

Zur Physiologie und Biologie der Exkrete.

Von **Ernst Stahl.**

Mit 3 Tafeln.

I. Einleitung.

Von den mineralischen Stoffen, welche die Pflanzen aus dem Substrat aufnehmen, findet ein erheblicher Teil keine dauernde Verwendung. Das meiste Wasser entweicht als Dampf oder wird, besonders bei krautigen Gewächsen, in Gestalt von Tropfen ausgeschieden. Gelöste Salze häufen sich hauptsächlich im Zellsaft an, falls sie nicht durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen nach außen befördert werden; unlösliche Exkrete finden eine Ablagerungsstätte im Inneren der Zellen oder in deren Häuten.

Das Verhalten der Pflanzen gegenüber den mineralischen Exkreten wechselt in hohem Grade selbst innerhalb näherer Verwandtschaftskreise. Es gibt Gewächse, bei denen in Ermangelung von Ausscheidungsorganen an Blättern oder Stengeln alle aufgenommenen Stoffe, die nicht in gasförmigem Zustand entweichen können, im Inneren gespeichert werden, falls sie nicht etwa, was schwer und nur auf umständlichem Wege entschieden werden kann, teilweise wieder durch die Aufnahmeorgane selbst, durch die Wurzeln, beseitigt werden. Von dieser Frage, deren Bedeutung zu bestreiten mir fern liegt, mußte bei dieser Arbeit abgesehen werden, um die an sich schon sehr verwickelte, vielseitige Aufgabe nicht noch mehr zu erschweren. Behandelt werden also hier bloß die mineralischen Ausscheidungen der oberirdischen Teile, insbesondere der Blätter.

Zurückhaltung, Speicherung der Exkrete findet sich in höchstem Maße ausgeprägt bei stammsukkulenten Kakteen und Euphorbien, von denen nach außen tätige Exkretionsorgane an den vegetativen Teilen, abgesehen von ganz besonderen, später zu behandelnden Fällen, nicht bekannt sind und die nicht, wie andere Gewächse, denen gleichfalls äußere Ausscheidungsorgane fehlen, einen erheblichen Teil der Exkrete mit den abfallenden Blättern zu beseitigen vermögen. Das entgegen-

gesetzte Verhalten findet sich bei den meisten Kräutern, die allnächtlich durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen (Hydathoden) nicht nur Wasser, sondern auch darin gelöste Salze nach außen befördern. Zwischen beiden extremen Fällen bestehen zahlreiche Vermittlungsstufen.

Die anatomische und die physiologische Seite der Exkretfrage sind schon viel bearbeitet worden; auch mangelt es nicht an Zusammenstellungen der wesentlichen Errungenschaften auf diesem Gebiet. Einzelne Teilfragen hat man auch bereits von biologischen Gesichtspunkten aus beleuchtet; doch fehlt zur Zeit noch eine auf breiterer Grundlage fußende vergleichend-biologische Behandlung dieses viel versprechenden Gebiets. Sie verheißt dem Biologen reiche Ausbeute und dürfte außerdem den Physiologen zu manch neuer Fragestellung anregen.

Das Kalziumoxalat als Ausgangspunkt der Untersuchungen.

Am genauesten unterrichtet sind wir über die geformten Exkrete, da ihre Lokalisierung in den Gewebeelementen, ihr Entstehen und Verschwinden hier der mikroskopischen Beobachtung unmittelbar zugänglich sind. Schwieriger zu verfolgen ist das Verhalten gelöster Exkrete, die sich der unmittelbaren Wahrnehmung entziehen und deren Verhalten nur auf viel umständlicherem Wege erschlossen werden kann. Von den geformten Exkreten ist wiederum das Kalziumoxalat am häufigsten untersucht und in seinem Verhalten am genauesten bekannt.

Dieses sehr verbreitete Exkret diene als Ausgangspunkt von Untersuchungen, die zunächst einen ganz anderen Zweck verfolgten. Wie bekannt, hat Schimper¹⁾, der auf mikrochemischem Wege die Verarbeitung der mineralischen Nährsalze in Blättern eingehend verfolgte, nachgewiesen, daß die Nitrate, die sich im Dunkeln und bei trübem Wetter in den Blättern mancher Pflanzen anhäufen, bei starker Belichtung daraus nach kürzerer oder längerer Frist verschwinden. Schimper (I, pag. 24) war hierbei zu der Ansicht gelangt, daß die grünen Zellen eine Hauptrolle bei der Verarbeitung der Nitrate spielen; er neigte sogar zu der Annahme, daß bei grünen Gewächsen die Assimilation des Stickstoffs eine ausschließliche Chlorophyllfunktion sei. Wie bekannt, hat sich diese Ansicht, daß dem Chlorophyllkorn die Reduktion der Salpetersäure übertragen sei, nicht bestätigt. Der Prozeß spielt sich auch bei Lichtabschluß ab, falls ein hinreichender Vorrat geeig-

1) A. F. W. Schimper (I), Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung 1888. Derselbe (II), Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

neter Kohlehydrate vorhanden ist. Wenn nun auch meine bald nach dem Erscheinen der Schimperschen Arbeit ausgeführten Versuche und Beobachtungen über die Unabhängigkeit der Nitratzerlegung vom Lichte längst überholt sind, so dürfte deren Mitteilung doch dem einen oder anderen Fachgenossen willkommen sein, der sich durch einfache, auch als Demonstrationsversuche brauchbare Experimente von der Richtigkeit dieser so wichtigen Tatsachen zu überzeugen wünscht.

Zuvor möchte ich jedoch kurz auf den Zusammenhang vorliegender Arbeit mit den vorher erwähnten Untersuchungen hinweisen.

Bei einigen meiner Versuchsobjekte, insbesondere bei *Viscum* und *Dianthus caryophyllus*, war mir aufgefallen, daß mit der Abnahme und dem schließlichen Verschwinden der Nitratreaktion eine in manchen Fällen sehr beträchtliche Zunahme an Kalziumoxalat einherging. Diese Wahrnehmung schien mir zunächst geeignet als Ausgangspunkt zu dienen für die Förderung der noch immer umstrittenen Frage nach der Bedeutung der Kalziumoxalatbildung, andererseits aber auch Ausichten zu eröffnen für die Inangriffnahme von Fragen der vergleichenden Physiologie und Biologie der Exkrete, deren Erörterung diese Abhandlung gewidmet ist.

Nitratzerlegung bei Lichtabschluß.

Vorzüglich geeignete und zu jeder Jahreszeit leicht zu erhaltende Versuchsobjekte zur Feststellung der Nitratzerlegung in dunkel gehaltenen Blättern liefern zunächst die schon von Hansteen¹⁾ benutzten Wasserpflanzen, besonders solche, die in Quellbächen wachsen und mit hin auch während des Winters in lebhafter Vegetation begriffen sind. Das von mir benutzte Material (*Sium angustifolium*, *Veronica beccabunga*, *Nasturtium officinale*, *Callitriche species*) entstammte einem rasch fließenden, klaren, niemals zufrierenden Quellbache, unter dessen Wasserspiegel die Blätter untergetaucht waren. Blätter und Stengel dieser Pflanzen zeigten, vom Herbst bis zum Frühjahr bei heiterem wie bei trübem Wetter, intensive Bläuung nach Vorahme der Diphenylaminprobe. Zu vergleichenden Versuchen sind besonders *Veronica beccabunga* und *Sium angustifolium* geeignet, da von ersterer gegenständige Blätter, von letzterer gegenständige Blattfiedern, also in bezug auf Alter und sonstige Verhältnisse ganz gleichmäßiges Material gewonnen werden kann. Mit einer Pinzette lassen sich von den Spreiten, an einander entsprechenden Stellen des

1) B. Hansteen, Über Eiweißsynthese in grünen Pflanzen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1899, Bd. XXXIII.

Randes, gleich große Stückchen zum Zweck der Diphenylaminprobe entnehmen, ohne den weiteren Verlauf der Versuche zu stören.

Läßt man derartige von ihren Trägern abgetrennte Spreiten oder Fiedern in kleinen Mengen reinen Brunnenwassers liegen, so ist in der kühlen Jahreszeit, bisweilen nach mehr als 2 Wochen, keine merkliche Abnahme der Nitratreaktion zu erkennen, falls die Objekte dunkel gehalten oder in einem von Norden her beleuchteten Zimmer, selbst in unmittelbarer Nähe des Fensters stehen. Am Südfenster ist dagegen, je nach der Witterung, bald früher, bald später, bei sonnigem Wetter aber immer schon nach wenigen Tagen jede Spur von Salpeterreaktion aus den Blättern verschwunden.

Zur Entscheidung der Alternative, ob die Reduktion der Nitrate auf einer direkten Wirkung des Lichtes auf den Chlorophyllapparat beruht, oder aber lediglich durch die Gegenwart reichlicher, assimilatorisch erzeugter Mengen von Kohlehydraten ermöglicht wird, enthebt man die nitratführenden Blätter der selbständigen Kohlenstoffassimilation, indem man sie direkt mit einem geeigneten Kohlehydrat ernährt.

Da Vorversuche gezeigt hatten, daß die Spreiten von *Beccabunga* und *Sium* in 10prozentigen Lösungen von Rohrzucker sich mit Stärke anreichern, wurden je ein Blatt und eine Fieder der genannten Pflanzen in eine Glasschale mit 10prozentiger Zuckerlösung gelegt, die Vergleichsobjekte dagegen in einer gleichen Menge reinen Wassers untergebracht. Beide Schalen wurden in einem Thermostaten bei 21° dunkel gehalten. Schon nach 3 Tagen war aus den mit Rohrzucker ernährten Spreiten jede Spur von Bläuung verschwunden, während die in Wasser liegenden Vergleichsobjekte sich noch ebenso intensiv bläuten wie beim Beginn des Versuchs. Legt man derartig behandelte Blattspreiten auf einen weißen Teller und betupft sie mit einigen Tropfen Diphenylaminsulfat, so erhält man Färbungsunterschiede, die auch einer größeren Zuhörerzahl bequem gezeigt werden können.

Minder geeignet zur Demonstration sind die Blätter von Landpflanzen, weil das Reagens viel langsamer in das Innere eindringt und die Bläuung sich daher langsamer einstellt. An zerriebenen Blattstücken oder an Querschnitten durch Blätter oder Blattstiele läßt sich jedoch auch hier zeigen, daß bei Lichtabschluß die Nitratreaktion allmählich abnimmt und schließlich verschwindet, falls für einen hinreichenden Vorrat von Kohlehydraten gesorgt ist. Bei Blättern, die reich an Reservestoffen sind, kann die künstliche Zufuhr von außen unterbleiben.

Ein Mitte März einem auf gedüngtem Acker stehenden Apfelbaum entnommener Zweig von *Viscum album* führte in den stärkereichen

Blättern reichlich Nitrate; schon ganz kleine Fragmente ergaben bei Diphenylaminbehandlung intensive Bläuung. Kleine Zweige, wie auch einzelne Blätter oder Blattstücke, die bei Lichtabschluß, bei 21° gehalten waren, zeigten schon nach wenigen Tagen, bei völlig gesundem Aussehen, keine Spur von Bläuung mehr.

Wenn gegen die Beweiskraft der Versuchsergebnisse mit Wasserpflanzen Einwände erhoben werden können, da hier das Verschwinden der Nitrate beruhen könnte auf der alleinigen Tätigkeit oder doch auf der Mitwirkung anderer Organismen — Bakterien oder Fadenpilzen — die bei diesen Versuchsbedingungen kaum auszuschließen sind, so fallen diese Bedenken weg bei den Blättern von *Viscum* und anderen Landpflanzen, die bloß in feuchter Atmosphäre gehalten werden oder doch nur destilliertes Wasser erhalten. Außer *Viscum* sind besonders die Nelke (*Dianthus caryophyllus*) und andere Caryophyllaceen geeignet. Den Blättern wurden nötigenfalls während oder schon vor Beginn der Versuche Nitrate, wie auch Kohlenstoff zugeführt in Gestalt von Rohrzucker oder Glyzerin, die zu Stärkeanhäufung führten. Diese wurde auch dadurch erzielt, daß die mit der Schnittfläche in destilliertes Wasser tauchenden Blätter tagüber in einer an Kohlensäure angereicherten Atmosphäre der Sonne ausgesetzt wurden. An derartig stärkereich gewordenen Blattstücken, die vor der Lichtentziehung noch starke Nitratreaktion zeigen, nimmt diese im Dunkeln rasch ab und ist nach wenigen Tagen verschwunden, während sie in den Vergleichsobjekten ohne Kohlehydratzufuhr unbegrenzt erhalten bleibt.

Zusammenfassung. Bei einer Reihe zur Demonstration geeigneter Versuche, durch die der Irrtum der Auffassung Schimpers der Nitratverarbeitung wiederum klar zutage trat, fiel es auf, daß mit der Abnahme und dem schließlichen Verschwinden der Nitrate eine bei manchen Pflanzen recht erhebliche Zunahme des oxalsauren Kalziums erfolgt. Diese Beobachtung ließ, wenn nicht die Lösung, so doch gewiß eine Förderung der viel umstrittenen Frage nach der Kalziumoxalatbildung erhoffen und war zugleich ein willkommener Ausgangspunkt für eine Reihe von Fragen, die sich auf die Physiologie und Biologie der Exkrete beziehen.

II. Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure.

Indem ich in betreff der reichen Literatur über die Bildung von Kalziumoxalat auf die Zusammenstellungen von W. Benecke¹⁾, Fr. Czapek²⁾, A. Onken³⁾ und N. Patschowsky⁴⁾ verweise, knüpfe ich direkt an die Arbeiten Schimpers an, die zu meinen eigenen Untersuchungen Anlaß gegeben haben.

Nach Schimpers Darlegung (Flora 1890) erscheint die giftige Oxalsäure in erster Linie als Nebenprodukt des Stoffwechsels, das normalerweise in starkem Maße auftritt. Für die Pflanze soll es daher eine Notwendigkeit sein, die Oxalsäure unschädlich zu machen oder mindestens aus dem Stoffwechsel auszuschalten. Schimper hatte mit *Tradescantia Sellowiana* gearbeitet und in Nährlösungen ohne Kalk Vergiftungserscheinungen an den Laubblättern und wachsenden Teilen der Pflanzen erzielt, die er auf die Wirkung reichgebildeter und angehäufter löslicher Oxalate zurückführte. Er verallgemeinerte diesen Befund, wobei er sich selbst den Einwand machte, daß im Widerspruch hierzu eine Anzahl Pflanzen ohne Schaden in ihren Geweben große Mengen von saurem oxalsauren Kali festhalten können. Hier aber — man denke an *Oxalis*, *Rheum*, *Rumex*, *Beta* u.s.f. — wies Schimper auf die Möglichkeit hin, diese Gewächse möchten abweichend von anderen ein großes Speicherungsvermögen für oxalsauré Salze haben, ähnlich wie *Chenopodiaceen*, *Datura* u. a. dies für starke, anderen Pflanzen gefährliche Ansammlungen von sonst unschädlichen Salzen besitzen. Während also bei diesen Gewächsen eine Beseitigung der Oxalsäure nicht erforderlich wäre, sollte sie bei anderen durch Kalkzufuhr gebunden und so unschädlich gemacht werden. Der ausgefällte Kalk sei ein Exkretstoff, bei dessen Bildung es in erster Linie auf die Beseitigung der Oxalsäure ankomme. Der Kalk habe mit dem Augenblick seine Funktion erfüllt, wo er mit Alkalioxalaten zusammentrifft und als Oxalat festgelegt wird.

1) W. Benecke, Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Bot. Zeitung 1903.

2) Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, Bd. II, pag. 417.

3) A. Onken, Über die Bedeutung des Kalziums im Leben der Pflanzen unter eingehender Berücksichtigung des oxalsauren Kalkes. Prometheus 1917, Bd. XXVIII, pag. 185.

4) N. Patschowsky, Studien über Nachweis und Lokalisierung, Verbreitung und Bedeutung der Oxalsäure im Pflanzenorganismus. Diss. Jena 1917.

Von der Berücksichtigung nachträglicher Wanderungen des Kalkoxalates, die Schimper für verschiedene Blätter behauptet, kann in diesem Zusammenhang abgesehen werden, da hierin mehrere Forscher ihm entgegengetreten sind und vor allem, weil es sich hier allein um seine allgemeine Vorstellung über die Rolle der Oxalsäure handelt, die auch andere Forscher teilen und die durch Schimper den stärksten Ausdruck gefunden hat.

Nach einer anderen, von de Vries¹⁾, Pfeffer²⁾ und Wehmer³⁾ vertretenen Auffassung ist es im Gegenteil der Kalk, der im Überschuß aufgenommen die Bildung von Kalkoxalat veranlaßt. Von neueren Arbeiten, deren Ergebnisse für diese Ansicht sprechen, sind besonders zu nennen die von Benecke und Amar.

Benecke (l. c. pag. 80 u. ff.) hat die von Wehmer an Pilzen gemachten Erfahrungen an grünen, in Nährlösungen wurzelnden Pflanzen bestätigt. Bei *Oplismenus*, *Fagopyrum*, *Tradescantia* wurde die Bildung von oxalsaurem Kalk durch Zufuhr von Kalziumnitrat gefördert, durch solche von Ammon verringert. Die für das Gedeihen des Mais unerläßliche Zufuhr von Kalksalzen hatte dagegen „aus noch unbekannten Gründen keine Ausfällung von Kalkoxalat zur Folge“. In einem späteren Abschnitt wird zu zeigen sein, daß die meisten kein oder wenig Kalziumoxalat führenden Gewächse das überschüssige Kalzium in löslichen Verbindungen nach außen befördern.

Von großem Interesse für die in dieser Arbeit behandelten Fragen ist eine Arbeit von Amar⁴⁾. Bei verschiedenen *Caryophyllaceen* gelang es ihm durch Anzucht der Samen in kalkfreien Nährlösungen völlig oxalatfreie Pflanzen zu ziehen. Vergleichende Versuche mit Pflanzen, zu deren Nährlösung Kalziumnitrat in verschiedenen, steigenden Proportionen zugefügt war, ergaben, daß Oxalatkristalle in den Blättern erst bei einer gewissen, nach den Arten wechselnden Konzentration des Nitrats auftreten, obwohl ein gutes Gedeihen auch schon bei geringerem Gehalt zu beobachten ist. Anfangs ziemlich selten, nehmen die Kristalle mit steigendem Nitratgehalt an Zahl zu. Mit der

1) H. de Vries, Über die Bedeutung der Kalkablagerungen in der Pflanze. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1881, Bd. X.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., 1881, pag. 304.

3) Wehmer, Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Bot. Zeitung 1891.

4) Amar, Maxime. Sur le rôle de l'oxalate de Calcium dans la nutrition des végétaux. Thèse, Paris 1904.

vermehrten Kristallbildung wächst die Kohlenstoffassimilation keineswegs; sie geht schon ebenso gut vor sich, wenn noch keine oder fast gar keine Kristallauscheidung zu beobachten ist. Bei geringer Nitratzufuhr soll das Kalzium ganz beim Aufbau und den „Verrichtungen“ verwendet werden. Bei Aufnahme im Überschuß wird es als nicht verwertbares Exkret im Oxalat abgeschieden. Seine Bildung dient also der Beseitigung des überschüssigen Kalkes und nicht der Schadlosmachung der Oxalsäure.

Die genauere Untersuchung der Verteilung der Kristalle in Blättern, Stengeln und Wurzeln verschiedener Gewächse, insbesondere von Caryophyllen, ergibt eine Abnahme ihrer Zahl, je mehr man sich von den Blättern entfernt und sich dem Stengel, dem Rhizom und endlich den Wurzeln nähert. Bei der sehr oxalatreichen *Saponaria officinalis* finden sich manchmal vereinzelte Kristalle in den Wurzeln, während sie bei anderen Arten (z. B. *Dianthus Carthusianorum*), wo sie weniger zahlreich sind, in den Wurzeln fehlen. Amar schließt hieraus auf eine Abwärtswanderung der in größeren Mengen entstandenen Stoffe, aus denen die Kristalle hervorgehen. Eine Wiederauflösung dieses Exkretes, wofür verschiedene Forscher Belege angeführt haben, konnte Amar nirgends beobachten, auch dann nicht, wenn die Versuchsobjekte in kalkfreie Nährlösungen versetzt, also in Ermangelung von verwendbaren Kalziumverbindungen, nur eine geringe Zahl neuer Blätter zu bilden vermocht hatten. Die neuen Spreiten blieben frei von Kristallen; in den älteren trat keine Abnahme ein. Das Kalziumoxalat ist also bei den untersuchten Gewächsen ein selbst in der Not nicht weiter verwertbares Exkret.

Die Ergebnisse von Amar, wie auch die seiner Vorgänger, sind bei Versuchen mit ganzen Pflanzen erzielt worden, also unter Bedingungen, die den natürlichen Verhältnissen entsprechen. Es schien sich mir nun zu empfehlen, auch einzelne Pflanzenteile, insbesondere Blätter oder Blattstücke, zu verwenden. Den Einwand, daß dies keine normale Umstände seien, lasse ich gelten; es hat sich aber gezeigt, daß sich unter Umgehung der Wurzeltätigkeit viel rascher und auf weniger umständlichem Weg überzeugende Beweise erzielen lassen, deren Richtigkeit auch aus Dauerpräparaten ohne weiteres gesehen werden kann. Auch haben die bisherigen Untersuchungen, wenn wir von Wehmers Pilzversuchen absehen, sich fast nur auf die Zerlegung der Nitrats beschränkt, hingegen andere Kalziumverbindungen, durch deren Heranziehung weitere Belege für die regulatorische Bildung von Oxalsäure auch bei grünen Pflanzen erhofft werden konnten, nicht berücksichtigt. Vorzüge der Versuchs-

anstellung mit abgetrennten Blättern sind also die Zufuhr bestimmter Salze ohne fremde Beimischung zu den Blättern, ferner die Möglichkeit der Anwendung konzentrierterer Lösungen, die von den Wurzeln nicht ertragen würden. Die Anreicherung der Blätter oder Blatteile mit Kohlehydraten ist außerdem leichter zu erreichen als bei ganzen, in Wasserkulturen wurzelnden Pflanzen.

Der Schilderung der Versuche ist voranzuschicken, daß zur Feststellung der Bildung, wie auch der Zunahme von Kalkoxalat, wo solches schon vorhanden war, eine Auswahl geeigneter Pflanzen zu treffen ist. Viele Gewächse (z. B. Cruciferen, Papaveraceen, Saxifragaceen, Campanulaceen, Equiseten) bilden keine Kristalle in den Blättern, auch wenn ihnen Stickstoff nur als Kalziumnitrat zugeführt wird. Bei einer großen Anzahl der ebengenannten Pflanzen wird das überschüssige Kalzium in leicht löslichen Kalksalzen durch Wasserspalten, Wasserdrüsen oder auf anderem Wege ausgeschieden. Aber auch von den reichlich Kalkoxalat speichernden Pflanzen sind für unseren Zweck nicht alle verwendbar. Sind nämlich bei Beginn des Versuches schon zahlreiche Kristalle vorhanden, so wird ihre Zunahme an Zahl und Größe auf mikroskopischem Wege nicht immer leicht erkannt werden können, falls die hinzugekommenen Bildungen sich nicht durch Besonderheiten der Gestalt oder Lage von den ursprünglich vorhandenen unterscheiden. Auch scheint es Pflanzen zu geben, in deren Blättern die Fähigkeit, die zugeführten Kalziumverbindungen zu zerlegen, frühzeitig erlischt, wie dies schon von gewissen Raphidenpflanzen bekannt ist, vielleicht aber auch bei Gewächsen mit anders gestalteten Kristallen vorkommen mag.

Versuche mit künstlicher Zufuhr von Kohlehydraten.

Bei der Ausführung dieser Versuche wurden breitere Blätter der Länge nach halbiert, von schmalen auch 2 bis 3 cm lange Stücke verwendet. Jedesmal wurden Vergleichsstücke lebend oder in Alkohol aufbewahrt. Die Versuchsstücke tauchten in eine Lösung, die auf 100 ccm destillierten Wassers 10 g Rohrzucker und 1 g Kalziumnitrat enthielt. Das ganze wurde bei Lichtabschluß in einem Thermostaten bei etwa 25° C untergebracht. Im folgenden sind die unter den genannten Bedingungen entstandenen Neubildungen von Kalziumoxalat der Kürze halber als Adventivoxalat bezeichnet, mit welchem Ausdruck nichts anderes gesagt sein soll, als daß sie eben zu den bereits vorhandenen Kristallen neu hinzugekommen sind.

Dianthus caryophyllus.

Die schon von Amar benutzten Caryophyllaceen lieferten das vorzüglichste Objekt für die Adventivoxalatbildung. Wir verfertigen Querschnitte durch ein junges noch nicht ausgewachsenes Blatt um Anordnung, Zahl und Größe der bereits vorhandenen Kristalle festzustellen. Es kommen vereinzelt stattliche große Drusen dieses Salzes im Mesophyll vor, besonders in den Zellen der Blattmitte. Die Größe der Drusen beträgt durchschnittlich $50\ \mu$, kann aber in einzelnen Fällen $80\ \mu$ erreichen. Große Drusen finden sich in der Zellreihe, welche die Sklerenchymfaserstränge der stärkeren Gefäßbündel scheidenförmig umgibt. Einzelkristalle in Oktaeder- oder Säulenform von nur $4\text{--}8\ \mu$ Größtdurchmesser sind sehr selten und im Vergleich zu den nachher zu besprechenden Adventivbildungen von keiner Bedeutung für das anatomische Bild. Oft sucht man, selbst an ganz alten Blättern, vergeblich nach ihnen. Fig. 1, Taf. I gibt einen etwas schematisierten Querschnitt durch ein überwintertes völlig ausgewachsenes Blatt. Auf der rechten Hälfte sind die normaliter vorhandenen Drusen (Fig. 2) dargestellt, auf der linken diese mit dem nach künstlicher Zufuhr von Kalziumnitrat entstandenen Adventivoxalat, dessen Bildung in verschiedener Weise veranlaßt werden kann. Längsgespaltene Blattstücke können mit eingetauchter Schnittfläche in niedrigen Flüssigkeitsmengen gehalten werden oder ganze Stücke werden nur mit dem Grund, der Schnittfläche, mit der Lösung in Berührung gebracht. Dabei ist immer darauf zu achten, daß die Blätter irgendwo mit der Luft in Berührung bleiben. Das erste Verfahren bietet den Vorteil einer leichteren Salzaufnahme, das andere den einer geförderten Atmung.

Werden nun an den folgenden Tagen wiederholt Querschnitte verfertigt, so läßt sich die allmähliche Anreicherung an Oxalat verfolgen. Sie kann schließlich so weit gehen, daß sie sich schon beim Schneiden an dem zunehmenden Widerstand und deutlich hörbarem Knirschen bemerkbar macht.

Die Neubildungen sind vornehmlich Einzelkristalle von oft ansehnlicher Größe (Fig. 3, 4, 6) oder Aggregate kleiner Kristalle (Fig. 5). In etwa gleicher Menge findet sich als ganz neue Erscheinung in den Mesophyllzellen Kristallsand, entweder lose oder als Haufen zusammenhängender Körnchen. Der Sand umgibt vielfach mantelförmig die Einzelkristalle (Fig. 7, 8), schließlich so weit, daß ihre Oberfläche sich vollständig dem Blick entzieht und ihre Gegenwart nur durch die regelmäßige Gestaltung des Ganzen verraten wird. Wahrscheinlich gibt

es auch Drusen, die als solche angelegt worden sind und sich nachträglich noch vergrößert haben, was sich aber nicht immer bestimmt erkennen läßt.

Als Einzelbeispiel sei folgendes erwähnt. Ein Blatt wurde seitlich der Mittelrippe längs zerlegt und die ungleichen Teile in der Weise behandelt, daß das kleinere, etwa ein Viertel der ganzen Blattbreite fassende Stück in 10%ige Rohrzuckerlösung mit 1%igem Kalknitrat in der oben angegebenen Art gebracht wurde, das größere Vergleichsstück in destilliertes Wasser mit 10%igem chemisch reinem Rohrzucker ohne Salzzusatz. Nach dreitägigem Aufenthalt im dunkeln Wärmeschrank bei etwa 25° C zeigten beide Blattstücke in genau einander entsprechenden Teilen sehr beträchtliche Unterschiede. Die mit Kalknitrat ernährte Seite enthielt auf dem Querschnitt 25 Drusen, 19 große Tafelkristalle und 39 dicht von Kristallsand umhüllte Tafeln. Das Vergleichsstück zeigte dagegen auf gleich dickem, aber dreimal breiterem Querschnitt nur 21 Drusen ohne irgendwelche andere Kristallbildungen.

Mit ähnlichem Ergebnis lassen sich als Kohlenstoffquelle für die Oxalsäurebildung auch Traubenzucker und Glyzerin verwenden. Bei Darbietung von 10%igem Glyzerin erfuhren die Blätter bei Gegenwart von Kalknitrat in 3 Tagen eine Anreicherung, die sich auf 60 bis 70 große Tafelkristalle mit und ohne Sand für den halben Querschnitt belief.

Viscum album.

In den frisch eingesammelten einjährigen Blättern dieser Pflanze finden sich reichliche Mengen von Kalkoxalat in Gestalt von großen Drusen (Fig. 9, 10) von rund 40 μ Durchmesser. Daneben gibt es auch typische Sphärokristalle gleicher Größe, äußerst selten aber tafelförmige Einzelkristalle, die meist nur 6, 8 bis 12 μ im Durchmesser groß sind. Diese Gebilde liegen im Assimilationsparenchym zerstreut, durchweg in etwas kleineren, sonst inhaltarmen Zellen, bisweilen aber auch in Zellen, die im übrigen den Assimilationszellen völlig gleich sehen.

Teile derselben Blätter, die 2—3 Tage in der oben genannten Lösung gelegen hatten oder in sie eingetaucht gewesen waren, zeigten an durchsichtig gemachten Schnitten schon bei schwacher Vergrößerung einen ganz auffallenden Unterschied in bezug auf Größe und Anzahl der Kristalle. Die anfangs vorhandenen, kugeligen Kristalldrusen hatten zwar ihren Durchmesser nicht vergrößert, wohl aber hatten sich an sie schön ausgebildete Adventivkristalle meist in Gestalt von Säulen angesetzt, die ihnen bald seitlich ansaßen (Fig. 13, 14), sie auch ganz

einschlossen (Fig. 12). In manchen Zellen fanden sich (Fig. 15) neben den ursprünglich vorhandenen Kugeln Säulen und kleine Sphärokristalle; auch fehlte es nicht an schönen Kristallen in Zellen, die vorher völlig kristallfrei waren (Fig. 11). In den bloß mit Zucker ernährten Vergleichsstücken fehlte jede Spur von Neubildungen.

Tradescantia zebrina

bildet bei Zufuhr von Kalziumverbindungen gleichfalls große Mengen von Adventivkristallen. Auf Taf. II, Fig. 17 unten sind einige Epidermiszellen der Blattoberseite dargestellt, und zwar von einer an Kristallen reichen Stelle. Die Figur oben zeigt die beträchtliche Menge von Neubildungen, die in einer entsprechenden Stelle desselben Blattes entstanden waren nach siebentägigem Verweilen in einer 5%igen Lösung von Kalziumsaccharat. Verschieden große Säulen, Stäbchen, wetzsteinförmige Kriställchen finden sich hier in buntem Durcheinander.

Versuche bei selbständiger Kohlehydratbildung.

Außer den bei Lichtabschluß ausgeführten Versuchen, in denen die Ernährung durch Zufuhr von organischen Stoffen stattfand, wurden solche unter Mitwirkung des direkten, wo es notwendig schien, durch Papierschirme gemilderten Sonnenlichts vorgenommen. Die Objekte tauchten mit der Schnittfläche in eine 1%ige Kalknitratlösung oder schwammen an deren Oberfläche. Die Lösung befand sich in einer kohlendioxidreichen Atmosphäre.

Mehr oder weniger reiche Bildung von Adventivoxalat wurde erzielt in den Blättern von *Convolvulus arvensis* und *C. sepium*, *Dianthus caryophyllus*, *Lychnis viscaria*, *Saponaria officinalis*, *Ribes alpinum*, *Robinia pseudoaccacia*, *Poterium sanguisorba*, *Platanus orientalis*, *Rumex obtusifolius*, *Rheum rhaponticum*, *Fagopyrum esculentum*, *Chenopodium bonus Henricus*, *Viscum album*, *Vallisneria spiralis*, *Elodea densa*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Panicum plicatum*, *Bambusa spec.*

Diese Versuchsanstellung bietet den Vorzug, daß die bei Zuckerfütterung fast unvermeidliche, nach längerer Zeit sich einstellende Verschimmelung der Blätter vermieden wird. Es lassen sich daher beblätterte Sprosse, auch abgetrennte Blätter tage-, ja wochenlang unter Glocken frisch erhalten und mit Kristallen anreichern.

In den bisherigen Versuchen wurde die Kristallzunahme aus dem optischen Bilde erschlossen. Um jedoch ihren Betrag wenigstens

für zwei Fälle quantitativ festzustellen, führte ich folgende Versuche durch:

Zweige von *Saponaria officinalis* wurden mit ihren Schnittflächen in durch Wasserzusatz stets etwa 1%ige Kalziumnitratlösung gestellt und im Freien einer Belichtung ausgesetzt, die zur Zeit des höchsten Sonnenstandes durch einen benachbarten Strauch gemildert wurde. Unter der durch Wasser abgeschlossenen Glocke stand ein Gefäß mit Marmor, dem täglich verdünnte Salzsäure zugesetzt wurde. Die Versuchsdauer betrug 5 Wochen. Die Witterung wechselte während dieser Zeit sehr, meistens war sie ungünstig. Die Blätter waren durchaus gesund geblieben.

Herr Dr. Weyland hatte die Freundlichkeit, die quantitative Bestimmung vorzunehmen.

In den frisch den im Garten stehenden Pflanzen entnommenen Blättern betrug die Menge des an Oxalsäure gebundenen Kalziums 1,5835 % des Trockengewichts; in den mit Kalziumnitrat ernährten war sie auf 1,9845 % gestiegen, hatte also um 25,3 % zugenommen.

Eine weitere Analyse betraf *Dianthus caryophyllus*. Von 20 Blattpaaren wurde je ein Blatt sofort getrocknet, das gegenständige, mit der Trennungsfläche in eine 1%ige Kalziumnitratlösung tauchend, unter einer Glocke in kohlensäurereicher Luft am Südfenster aufgestellt. Nach wenigen Tagen wurden diese Blätter gleichfalls getrocknet und die Bestimmung auf Kalzium und Oxalsäure vorgenommen. Lösliche Oxalate waren in beiderlei Blättern nicht nachzuweisen.

100 g Trockensubstanz der nicht künstlich ernährten Blätter enthielten 0,1523 g an Oxalsäure gebundenes Kalzium, welches bei den ernährten auf 0,9622 g gestiegen war, also mehr als das Sechsfache betrug, ein Ergebnis, das wohl auf die günstigeren Aufnahme- und Ernährungsbedingungen in diesem zweiten Versuch beruhen wird. Der Einwand, es könnte die Zunahme der Kristalle auf Ausfällung bereits vorhandener freier oder gebundener Oxalsäure beruhen, ist angesichts solch beträchtlicher Anhäufungen hinfällig. Auch wo Neubildungen nicht so massenhaft auftreten, läßt sich die stetige, im Lauf der Tage erfolgende Zunahme durch wiederholte Untersuchung von Querschnitten in der Nähe der das Nitrat aufnehmenden Schnittfläche feststellen. Der obige Einwand läßt sich auch durch das Ergebnis von Parallelversuchen entkräften, in denen die Zufuhr von organischen Verbindungen unterbleibt und den Blättern nur die Kalziumnitratlösung zur Verfügung steht. Es zeigt sich dann entweder keinerlei Zunahme oder es sind doch nur schwache Anzeichen einer solchen zu erkennen.

Zufuhr von anderen anorganischen und organischen Kalziumverbindungen.

Die Bildung des Kalziumsoxalats, die in vielen Fällen die als Vorstufe zur Eiweißbildung zu betrachtende Zerlegung des Kalziumnitrats begleitet, wird durch die geschilderten Versuche von neuem bekräftigt. Sie ist die Veranlassung gewesen, dem Kalzium eine besondere Aufgabe im Stoffwechsel zuzuschreiben. Die beiden Standpunkte zu dieser Frage sind früher (pag. 6) dargelegt worden. Die bisherigen Versuchsergebnisse lassen sowohl die eine wie die andere Deutung zu. Gelänge es aber zu zeigen, daß die Zufuhr von anderen Kalksalzen, deren Säuren in keiner Beziehung zur Eiweißbildung stehen, ebenfalls die Bildung von Adventivoxalat zur Folge hat, so würde die Annahme, die in de Vries ihren Hauptvertreter gefunden hat und die in dem Satze gipfelt, „daß die Oxalsäure gebildet wird, um den überschüssigen Kalk unschädlich zu machen“, eine kräftige Stütze erhalten. Mit den für derartige Versuche besonders geeigneten Nelkenblättern war dieser Nachweis leicht zu erbringen.

Hierzu wurden zwei Versuchsreihen angestellt: 1. mit anorganischen, 2. mit organischen Kalksalzen. Die Versuchsdauer betrug 5 bzw. 6 Tage, die Temperatur 22—23°. Die Blätter entstammten jungen kräftigen Pflanzen. Wo im Folgenden Rohrzucker angegeben ist, fand er sich in 10%iger Konzentration. Zur Prüfung der Ergebnisse wurden möglichst gleich dicke Querschnitte, etwa $\frac{1}{2}$ cm oberhalb der Eintauchstelle, ausgeführt.

1. Anorganische Kalksalze.

Es wurden fünf Salze auf ihre Wirkung geprüft, das eine Mal allein, das andere Mal mit Rohrzuckerzusatz.

Kalziumnitrat 1%ig mit Zucker: äußerst viele Adventivbildungen; die Vergleichshälfte ohne Zucker: einige wenige Neubildungen.

Kalziumchlorid (granuliertes) 1%ig. Mit Zucker: über 40 vielfach von Sand umgebene Tafelkristalle. Ohne Zucker: im Mittel 7 meist kleine Tafeln zum Teil mit Sand.

Kalziumsulfat (gesättigt). Mit Zucker: im Mittel 14, ohne Zucker 8 Tafelkristalle.

Monokalziumphosphat, Lösung von 1 g auf 100 g kochenden Wassers. Mit Zucker: 11 kleine Einzelkristalle; ohne Zucker: deren 7—10.

Kalziumkarbonat. Nach Aufnahme einer Lösung, die durch Einleiten gereinigter Kohlensäure in destilliertes Wasser mit fein ge-

pulvertem Marmor gewonnen worden war, waren fast nur an der Eintauchschnittfläche sehr zahlreiche Neubildungen vorhanden.

2. Organische Kalksalze.

Die Querschnitte wurden hier unmittelbar an der Eintauchstelle ausgeführt, so daß die Ergebnisse nicht mit der bisher mitgeteilten direkt vergleichbar sind. Versuchsdauer: 6 Tage.

Zitronensaures Kalzium (gesättigte Lösung). Etwa 39 Neubildungen, und zwar freie oder von Sand umhüllte Tafeln.

Essigsaures Kalzium, 1 %ig. Etwa 20 Neubildungen wie oben.

Apfelsaures Kalzium, 1 %ig. Nur wenige (im Mittel 4) große Tafeln mit Sandhülle und viele (im Mittel 20) kleine Säulen (2—12 μ).

Saures weinsaures Kalzium, 1 %ig. Wenig Einzeltafeln, daneben in zahlreichen Zellen loser Kristallsand in dem Blatteil oberhalb des abgestorbenen Schnittflächengewebes.

Neubildungen unterblieben in 1 %igen Lösungen von milchsaurem und buttersaurem Kalk.

Zuckerkalk (*Calcium saccharatum*) erwies sich, wie schon auf pag. 12 für *Tradescantia* gezeigt worden ist, als besonders günstig, da er den doppelten Vorzug hat, äußerst diffusibel zu sein und neben dem Kalzium Zucker als günstige Kohlenstoffquelle zu enthalten. Von Nachteil ist allerdings seine Eigenschaft, durch die von den Blattstücken ausgeatmete Kohlensäure zersetzt zu werden, wobei das Kalzium als Karbonat ausgefällt wird, das dann in dichten Krusten nicht nur die Schnittflächen überzieht, sondern auch im Inneren der Blätter, ja selbst in den Zellen sich ansammelt. Verzögert wurde diese hier unliebsame, vielleicht aber bei gewissen Zellstudien verwertbare Erscheinung dadurch, daß die Gläser mit den Versuchsobjekten in größere, durch Wasser abgeschlossene Behälter, die Kalilauge zur Absorption der Kohlensäure enthielten, untergebracht wurden. In 5—10 % ige angesetzten Lösungen von Zuckerkalk wurden ganz erhebliche Mengen von Adventivkristallen erzielt, die allerdings erst nach vorhergehender Behandlung mit Essigsäure deutlich sichtbar sind.

Von Versuchsergebnissen, die unter ähnlichen Bedingungen mit Blättern anderer Gewächse erzielt worden sind, erwähne ich folgende. Mehr oder weniger starke Anreicherung an Kalziumoxalat bei Ernährung mit zitronensaurem Kalk bei: *Viscum album*, *Menyanthes trifoliata*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton lucens*; mit essigsaurem Kalk bei:

Viscum, *Myriophyllum*; mit apfelsaurem Kalk bei: *Potamogeton*; mit saurem weinsaurem Kalk bei: *Viscum*, *Saponaria*; mit buttersaurem Kalk bei: *Elodea densa*; mit Zuckerkalk bei: *Humulus*, *Beta vulgaris* (Blatt), *Rumex obtusifolius*, *Saponaria*, *Allium cepa* (Zwiebelschuppen), *Elodea*, *Vallisneria*.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß die verschiedenen Kalksalze nicht gleichgut geeignet sind, Oxalsäurebildung hervorzurufen, wobei die Art der jeweils gebotenen Säure maßgebend sein dürfte. Andererseits wird durch den Ausfall der Oxalatbildung bei Darbietung von milch- und buttersaurem Kalzium von neuem klar, wie wenig fertig gebildete, freie oder gebundene Oxalsäure die Blätter, z. B. von *Dianthus*, enthalten. Die Versuche können nicht darüber entscheiden, ob die organischen Säuren der angeführten Kalksalze Kohlenstoffspender für die Oxalsäurebildung gewesen sind. Die verwendeten Blätter waren, da sie sich im winterlichen Zustand befanden, meist reich an Reservestoffen. So erklären sich auch die Adventivbildungen in den Fällen der ersten Versuchsreihe, wo gar kein Zucker dargeboten wurde.

Das allgemeine und für uns wichtige Ergebnis aber ist, daß Zufuhr von verschiedenen anorganischen und organischen Kalkverbindungen die Nelke und auch andere Gewächse, die gewöhnlich „sekundäres“ Oxalat anhäufen, zur fortgesetzten Bildung von Oxalsäure anregt, ein Vorgang, der nach Größe und Menge der Kristalle zu urteilen, längere Zeit vor sich gehen kann und der an das von Wehmer (Bot. Zeitung 1901) entdeckte Verhalten gewisser Pilze erinnert, bei denen Oxalsäure gebildet wird, falls die entstehende Säure wieder durch Basen, z. B. Kalziumkarbonat, gebunden wird. Während aber jene Pilze (z. B. *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*) schon von vornherein Oxalsäure bilden, und zwar so lange, bis die Kulturflüssigkeit eine mäßige Ansäuerung erfahren hat, scheint bei *Dianthus* Oxalsäure in nachweisbarer Menge nur bei Zutritt von Kalksalzen zu entstehen. Besonders hervorgehoben sei hier, daß bei Ernährung von *Dianthus*-blättern mit einer Lösung von 10%iger Rohrzucker- und 1%iger Kaliumnitratlösung, auch nach 3 Tagen Oxalsäure nicht nachzuweisen war. Wenn nun auch sehr geringe Mengen von Oxalsäure dem sicheren Nachweis sich entziehen mögen, so geht doch aus den geschilderten Versuchen mit Deutlichkeit hervor, daß auch ohne die Gegenwart von Nitraten Oxalsäure in großen Mengen gebildet werden kann; andererseits wird aus dem Wegfall der Oxalsäurebildung bei Zufuhr von Kaliumnitrat klar, daß die Nitrate als solche gar nicht maßgebend sind.

Das Wesentliche ist vielmehr, das bei der Verarbeitung der Salpetersäure erfolgte Freiwerden des Kalkes, der die immer weiter vor sich gehende Bildung von Oxalsäure veranlaßt.

III. Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an andere Säuren.

Die Beseitigung des überschüssigen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure, unter Bildung des kristallinen Kalkoxalats, ist eine bei äußerst zahlreichen Gewächsen wiederkehrende Erscheinung. Weit seltener wird es als Karbonat in Zellhäuten oder in ihren Auswüchsen (Cystolithen) niedergelegt; bei fleischigen, saftreichen Blättern können erhebliche, an anorganische und organische Säuren gebundene Mengen im Vakuolensaft oft weitleumiger Zellen untergebracht werden. Wie die chemische Untersuchung des Aschengehalts von Blättern ergeben hat, ist deren Kalkgehalt äußerst verschieden sowohl nach den Arten als auch nach den Ernährungsverhältnissen und dem Lebensalter.

Aus den in Pflanzenteilen, insbesondere in den Blättern, enthaltenen Kalkmengen einen Rückschluß auf die Menge der aufgenommenen und verarbeiteten Kalksalze zu ziehen, wäre also durchaus fehlerhaft. Kalkreiche Asche braucht nicht immer auf besonders starker Aufnahme zu beruhen, umgekehrt kann aus Kalkarmut nicht ohne weiteres, wie dies z. B. Kohl¹⁾ getan hat, auf geringe Aufnahme von Kalziumsalzen geschlossen werden. Ein mehr oder weniger erheblicher Teil des aufgenommenen Kalziums kann bei der Guttation in gelöstem Zustande ausgeschieden, ein anderer mit den abgestoßenen Teilen, hauptsächlich den abfallenden Blättern, beseitigt werden.

Es sind also den Pflanzen verschiedene Möglichkeiten gegeben, sich des überschüssigen Kalziums zu entledigen. Bald mag ein Weg allein, bald mögen mehrere nebeneinander benutzt werden.

Verschiedene Forscher haben sich für eine Beteiligung der Wurzeln an diesem Vorgang ausgesprochen.

So sollen nach Déléano²⁾ große Mengen der aufgenommenen

1) Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, pag. 64 u. ff. Marburg 1889.

2) Déléano, N. T., Étude sur le rôle et la fonction des sels minéraux dans la vie de la plante. Instit. bot. de l'Univ. de Genève 1907, Série 7, fasc. 9.

Salze wieder durch das Wurzelwerk ausgeschieden werden. In demselben Sinn äußert sich Mazé¹⁾.

Erwähnt sei hier auch eine Angabe von Severini²⁾, der an den Wurzeln von *Hedysarum coronarium* eigenartige Anhängsel gefunden hat, die in dem Inneren lebender Zellen Kalziumkarbonat als Exkret enthalten.

Die nur auf sehr umständlichem Wege festzustellende Beteiligung der Wurzeln habe ich auf sich beruhen lassen müssen und lediglich die an den Blättern vor sich gehende Exkretion, über die schon vieles bekannt ist, näher zu würdigen versucht.

Von den von Blättern ausgeschiedenen Exkreten ist das Kalziumkarbonat am häufigsten behandelt worden, weil es unmittelbar sichtbar ist und oft massenhaft vorkommt. Die Zahl der Pflanzen, die nach Aufnahme von Kalksalzen kein Kalkoxalat speichern, wohl aber den Kalk an andere Säuren — vornehmlich an Kohlensäure binden — und ihn so beseitigen, ist sehr groß und umfaßt oft ganze Familien. Es sei jedoch gleich hinzugefügt, daß auch viele Oxalat speichernde Gewächse außerdem noch gelöste Kalksalze ausscheiden.

Ausscheidung von kohlensaurem Kalk.

Während Kalziumoxalat bei den höheren Pflanzen, abweichend von den Pilzen, bloß im Inneren der Gewebe auftritt, findet sich Kalziumkarbonat sowohl im Innern als auch an der Oberfläche von Pflanzen ausgeschieden. Wenn wir von Wasserpflanzen absehen, deren Kalküberzüge verschiedener Herkunft sein können, so finden wir an der Blattfläche mancher Gewächse, z. B. Plumbagineen, Farne, Saxifragen, Rhinanthaceen, bald mehr diffuse, bald streng lokalisierte außen auf sitzende Kalkkrusten deren Herkunft aus besonderen Exkretionsorganen oft untersucht worden ist. Im Innern der Pflanze tritt das Kalziumkarbonat relativ selten im Zellumen, häufig dagegen in den Membranen auf (Cystolithen und verwandte Gebilde, Borstenhaare). Schimper (Bot. Zeitung 1888, pag. 148) hat schon die Vermutung ausgesprochen, daß bei der Verarbeitung der Kalksalze das Kalzium nicht nur an Oxalsäure, sondern „wahrscheinlich noch an andere Säuren, z. B. Kohlensäure gebunden“ und dem Stoffwechsel entzogen werden könne. Es

1) Mazé, Sur l'excrétion des substances minérales et organiques par les racines et les stomates aquifères. Comptes rendus 1911, pag. 1624.

2) Severini, G., Particolarità morfologiche ed anatomiche nelle radici dell' *Hedysarum coronarium* (Ann. di Botanica VII, 1908). Zitiert nach Bot. Zentralblatt 1909, II, pag. 49.

ist leicht, bei einer Reihe von Pflanzen den Beweis für die Richtigkeit der Schimperschen Vermutung zu erbringen, eine Vermutung, der sich auch Kohl (l. c. pag. 143) für die Karbonatablagerungen in Zellhäuten, Cystolithen angeschlossen hat. Vor der Schilderung eigener Beobachtungen muß ich hier die ausgezeichnete Arbeit Ruhlands¹⁾ erwähnen, die erst nach Fertigstellung dieses Abschnitts veröffentlicht worden ist.

Bei einer über ein halbes Jahr dauernden Wasserkultur von *Statice Gmelini*, die als alleinige Stickstoffquelle Kalziumnitrat erhalten hatte, kam es weder zu einer merklichen Vermehrung der schon normalerweise öfters nur in Spuren vorhandenen Oxalsäurebildung, noch zur Ausscheidung von Kalkoxalat. Bei *Armeria vulgaris* wird der Kalk unter natürlichen Verhältnissen in großen Mengen als saures Karbonat ausgeschieden; bei einigen Analysen bestand die Asche des festen Sekretrückstandes bis zu 88% aus CaO .

Bei diesem Sachverhalt neigt Ruhland zu der Annahme, daß den Drüsen hier die Beseitigung der überschüssigen Basen zufällt, so daß die Bindung an die gleichwohl vorhandene Oxalsäure unterbleiben kann. Da er auch im Sekret keine an andere Basen gebundene Oxalsäure nachweisen konnte, dürfte diese hier eine andere Rolle spielen.

Soweit die Ausführungen Ruhlands aus denen sich ergibt, daß bei gleichzeitiger Gegenwart von Oxalsäure und Kalziumverbindungen in den Blättern nicht unter allen Umständen Kalkoxalat zu entstehen braucht, das Kalzium vielmehr als lösliche Verbindung, hier als Bikarbonat aus den Blättern geschafft wird.

In den vegetativen Organen der Cruciferen sind (Solereder pag. 71) Kristalle von oxalsaurem Kalk niemals beobachtet worden; bei vielen Arten sind dafür die dicken Haarwände und ihre Knötchen mit kohlensaurem Kalk inkrustiert. Hier lag die Vermutung nahe, daß die Cruciferen durch Zufuhr von Kalziumsalzen zur Bildung von Adventivkarbonat gezwungen werden können. Als sehr günstiges Versuchsobjekt erwies sich *Arabis albida*, von der Ende März kräftige, mit der Schnittfläche in 1% Kalziumnitrat tauchende Blätter in mit Kohlensäure angereicherter Luft während 3 Tagen der Sonne ausgesetzt wurden. Die mikroskopische Untersuchung ergab niemals Spuren von Kalziumoxalat, wohl aber die Gegenwart von großen, gelb-

1) W. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrbücher für wissenschaft. Botanik 1915, Bd. LV.

lich gefärbten kugeligen und halbkugeligen Anhäufungen von Kalziumkarbonat in den Interzellularräumen. Die in Essigsäure aufbrausenden, bei Behandlung mit Schwefelsäure die Entstehung von Gipsnadeln veranlassenden Gebilde saßen stellenweise gehäuft den Parenchymzellen, besonders denen des Schwammgewebes an; sie waren von wechselnder Größe und übertrafen oft um ein Beträchtliches die der Blattzellen. Hier ist also das bei der Zerlegung des Nitrats freigewordene Kalzium an Kohlensäure gebunden, als Kalziumbikarbonat in die Interzellularräume befördert worden und hat sich, nach Abgabe von Kohlensäure, als Karbonat abgelagert. Wenn unter natürlichen Umständen in den Blättern dieser Crucifere — und ähnlich wird es sich wohl auch bei vielen anderen Pflanzen verhalten — auch bei reicher Aufnahme von Kalziumnitrat durch die Wurzeln kein Karbonat in den Interzellularräumen auftritt, so muß dies auf der, durch Wasserspalten vermittelten Ausscheidung des Kalkes beruhen, ein Verfahren, das bei unseren von der Pflanze abgetrennten Versuchsblättern ausgeschlossen oder doch sehr erschwert war.

Ähnliche Ergebnisse wie mit *Arabis albida* wurden erzielt mit *Aubrietia deltoidea*, *Dentaria glandulosa* und von Pflanzen aus anderen Familien, mit *Adoxa moschatellina* und *Petasites officinalis*. Bei der zuletzt genannten Pflanze bekleidete das Karbonat die Interzellularräume des Blattstiels dicht unter dem Spreitenansatz.

Bei Verwendung ganzer Sprosse, wurde zur Verhinderung des bei Besonnung rasch eintretenden Welkens eine Kalziumnitratlösung von 1‰ unter Quecksilberdruck in die Stengel eingepreßt. Diese waren mit einer bei etwa 45—50° erstarrenden Gelatine die für derartige Versuche sehr geeignet ist, in dem einen Schenkel einer U-förmigen Röhre dicht eingefügt. Um eine ausgiebige Assimilation zu erzielen, waren die Versuchsobjekte einer kohlensäurereichen Atmosphäre ausgesetzt. Bei dieser Versuchsanstellung, in der die Pflanzen mehrere Tage frisch blieben, ergab bei *Corydalis solida* die nach 4 Tagen vorgenommene Untersuchung von Stengel- und Blattstielquerschnitten die Gegenwart zahlreicher am Rand der Zentralthöhle sitzenden Kristalle von kohlensaurem Kalk, die an den entsprechenden Stellen der in Wasser stehenden Vergleichspflanzen vollständig fehlten. Unter gleichen Umständen bildete *Sisymbrium Alliaria* große Kristalle, die gruppenweise in den Hohlräumen des schwammigen Stengelgrundgewebes und in den Blattspreiten verteilt waren.

In den bisher besprochenen Fällen trat das Karbonat an ungewohnten Stellen auf, nicht nur bei den Gewächsen, die unter nor-

malen Umständen kein Karbonat als Exkret in ihrem Inneren führen, sondern auch bei solchen, die, wie die Cruciferen, dieses Salz in den Haarwandungen speichern. Bei diesen war nicht zu erkennen, ob in den Haaren eine Vermehrung stattgefunden hatte. Um so deutlicher trat dies bei verschiedenen Boragineen, bei deren Untersuchung ich mich der dankenswerten Unterstützung von Dr. Emmy Stein erfreute, zutage. Ältere Blätter der für diese Versuche besonders geeigneten *Omphalodes verna* enthalten wechselnde Mengen von Kalziumkarbonat nicht nur in den Borstenhaaren, sondern auch in den dem Haaransatz benachbarten Oberhautzellen. Abgeschnittene junge Triebe, denen nur ein etwa halb ausgewachsenes Blatt, dessen Haare noch ganz kalkfrei waren oder davon höchstens Spuren enthielten, standen mit der Stengelschnittfläche in Kalziumnitrat tauchend, der Besonnung ausgesetzt, in kohlensäurereicher Luft.

Hier konnten, ohne den weiteren Verlauf des Versuchs zu stören, wiederholt kleine Oberhautschnitte auf etwaige Kalkabscheidung untersucht werden. Je nach der Witterung war nach 1—2 Wochen eine mehr oder weniger beträchtliche Karbonatspeicherung eingetreten, die bei den mit destilliertem Wasser versorgten Versuchsobjekten vollständig fehlte. In extremen Fällen war das Lumen der Haare fast völlig mit Karbonat angefüllt und die Speicherung des Exkrets erstreckte sich auf zahlreiche Oberhautzellen in weitem Umkreis des Haargrundes. Das bei Zerlegung des Nitrats freigewordene Kalzium wird also bei diesen Pflanzen nicht an Oxalsäure, sondern an Kohlensäure gebunden und als Karbonat dem Stoffwechsel entzogen. Bei unversehrten Pflanzen, in deren Blättern und Stengeln die Kalkeinlagerung an den betreffenden Stellen mit dem Alter zunimmt, wird es sich ähnlich verhalten. Bei diesen, wie bei vielen anderen Gewächsen, die Oxalat nicht oder doch nur vorübergehend anhäufen, mag das überschüssige Kalzium ganz oder teilweise durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen als gelöstes Bikarbonat ausgeschieden, oder infolge von weiteren Umsetzungen, vielleicht aber auch direkt, an andere Säuren gebunden, nach außen befördert werden. So dürfte es sich auch mit dem Kalzium verhalten, das bei der Verarbeitung anderer Kalziumverbindungen frei wird. Die „Karbonatpflanzen“ bilden in dieser Beziehung ein Seitenstück zu den „Oxalatpflanzen“. Bei Zufuhr verschiedener anorganischer und organischer Kalksalze wurde an den gleichen Stellen wie bei der Nitraternährung Kalziumkarbonat in mehr oder weniger großen Mengen abgeschieden.

Bei der näher untersuchten *Omphalodes verna* erwiesen sich günstig Lösungen von Zitrat (1 %), Chlorid (1 %), Zuckerkalk; weniger günstig waren das Sulfat (in gesättigter Lösung), das Malat (1 %).

Fig. 16 stellt ein Borstenhaar der Oberseite eines bei Beginn des Versuchs noch karbonatfreien Blattes dar, welches während 7 Tagen zitronensauren Kalk durch den Blattstiel aufnehmen konnte. Die schraffierten Zellen führten reichlich, inzwischen angehäuften Karbonat, das in der Haarzelle selbst nicht hervortrat.

Die bei manchen Gewächsen nach Aufnahme von Kalksalzen erzwungene Ablagerung von kohlensaurem Kalk, der bald in den Interzellarräumen, bald im Inneren von Zellen abgeschieden wurde, konnte bei anderen Pflanzen, entsprechend der Bildung von Adventivoxalat, auch bei längerer Versuchsdauer mit durchaus gesund bleibenden Objekten nicht erzielt werden. So gelang sie weder bei Gräsern noch bei Schachtelhalmen.

Bei *Equisetum palustre* und *E. limosum* trat auch unter den anscheinend günstigsten Bedingungen kein Karbonat im Inneren auf. Hier mag das negative Ergebnis darauf beruhen, daß die mit der Schnittfläche in die Kalziumnitratlösung tauchenden Stengelstücke imstande sind, durch ihre Blattsäuge Flüssigkeit auszuscheiden und sich so des Kalziums zu entledigen.

Zusammenfassung. Durch verschiedene Versuchsreihen mit anorganischen und organischen Kalksalzen werden die Angaben Amar's und Benecke's bestätigt und erweitert. Blattstücke von *Dianthus*, *Viscum* und anderen Pflanzen, denen die verschiedenen Kalziumverbindungen künstlich zugeführt wurden, zeigten in den meisten Fällen schon nach ziemlich kurzer Zeit einen mehr oder weniger reicheren Gehalt an Kalziumoxalat als die Vergleichsobjekte, die, möglichst ebenso groß und aus entsprechenden Spreitenzellen gewählt wie jene, bloß in Zuckerlösung oder Glycerin eintauchten.

Da eine stärkere Oxalsäurebildung durch Kaliumnitrat nicht hervorgerufen wird, so erhellt zur Genüge, daß nicht das NO_3 -Jon., sondern das Ca-jon, das freiwerdende Kalzium-ion also, das stete Fortschreiten der Oxalsäurebildung verursacht. Andere Pflanzen legen den Kalküberschuß als Karbonat im Gewebe fest oder scheiden ihn als saures Karbonat oder in Gestalt anderer löslicher Verbindungen mit dem Exkretionswasser aus. Die verschiedenen Arten der Kalkbeseitigung können auch nebeneinander vorkommen.

Eine Reihe von „Karbonatpflanzen“ (z. B. Cruciferen) wurde mit ähnlichem Erfolg denselben Versuchen unterworfen wie vorher die

Oxalatpflanzen. Das je nach dem zugeführten Kalksalz in mehr oder weniger großer Menge gebildete Adventivkarbonat fand sich bald in den Interzellularen, bald, obwohl seltener, im Zellinneren. Bei Gräsern und Equiseten ließ sich eine Anreicherung an Karbonat nicht erzielen, was bei letzteren vielleicht damit zu erklären ist, daß die in die Nährlösung eintauchenden Stengelstücke den Kalküberschuß durch ihre Blattzähne auszuscheiden vermögen.

IV. Physiologische Bedeutung der Guttation.

In den im vorhergehenden mitgeteilten Versuchen waren den Blättern unter Umgehung der Wurzeltätigkeit Kalksalze einverleibt worden. Hierbei hatten die einen das bei der Salzerlegung frei gewordene Kalzium als Oxalat in den Zellen angehäuft und so dem Stoffwechsel entzogen, die anderen es als Karbonat bald in den Zellen, bald in den Interzellularräumen untergebracht. Wenn auch bei diesen Versuchen die Zufuhr der Salze von der unter natürlichen Bedingungen erfolgenden Aufnahme durch die Wurzeln abweicht, da deren qualitative wie quantitative Auswahl wegfällt, so wird man doch die Versuchsergebnisse verwerten dürfen und zu der Annahme berechtigt sein, daß auch unter normalen Aufnahmebedingungen die Vorgänge sich im wesentlichen in ähnlicher Weise, wenn auch viel langsamer abspielen werden. Die Beseitigung entbehrlich gewordener Stoffe wird sich nun nicht auf das Kalzium beschränken, sondern auch auf andere im Überschuß aufgenommene Basen, wie auch auf die an sie gebundenen Säuren erstrecken. Dort, wo die Exkrete nach außen befördert werden, geschieht es hauptsächlich durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen, deren Bau und Verhalten schon oft untersucht worden sind.

Über die Bedeutung dieser wässerigen Ausscheidungen sind nacheinander verschiedene Ansichten ausgesprochen worden, ohne daß bisher eine Einigung hat erzielt werden können.

Moll¹⁾, der bei künstlicher Einpressung von Flüssigkeiten Infiltration der Interzellularräume beobachtet hat, nimmt an, daß die von ihm als „Emissarien“ bezeichneten Austrittsstellen die Funktion haben, die Blätter vor nachteiliger Injektion zu schützen. Haberlandt²⁾ sagt,

1) J. W. Moll, Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injektion bei Blättern. Verslagen en Mededeelingen d. Kon. Ak. v. Wetensch. te Amsterdam 1880.

2) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., 1909, pag. 466.

die Füllung der Interzellularräume mit Wasser scheine zwar unschädlich zu sein, doch könne wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungstätigkeit der Blätter herabgesetzt werden.

Nun ist Wasserfüllung von Interzellularräumen allerdings vorwiegend bei Gewächsen ohne Wasserspalten oder Wasserdrüsen beobachtet worden¹⁾ (Papilionaceen, Chenopodiaceen), ein Umstand, der zunächst für Haberlandt's Ansicht zu sprechen scheint. Doch stellt sich nach Forrest Shreve²⁾ in den Regenwäldern Jamaicas, deren Vegetation verhältnismäßig selten mit Wasser ausscheidenden Organen versehen sein soll, bei ausnahmsweise starken Regenfällen gelegentlich vollständige Infiltration des Blattparenchyms ein, und zwar auch bei Blättern, die mit Hydathoden versehen sind. Bei unseren einheimischen Gewächsen wird es, worauf schon hingewiesen worden ist, unter natürlichen Bedingungen kaum jemals zur Infiltration kommen. So fehlte sie selbst des Morgens bei eingetopftem, kräftig gedeihendem *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Tetragonolobus siliquosus*, auch wenn sie, unter Glaskasten stehend, abends mit warmem Wasser begossen worden waren.

Es ist das Verdienst Lepeschkin's³⁾, gezeigt zu haben, daß Haberlandt's Annahme, der auch andere Forscher, allerdings mehr zurückhaltend, sich zugeneigt haben, sich nicht begründen läßt. Die bei veränderter Wasserausscheidung und gehemmter Transpiration rasch eintretende Infiltration der Interzellularräume verschwindet in trockener Zimmerluft nach kurzer Zeit, ohne schädliche Folgen zu hinterlassen. Auch künstliche, sich über 1—2 Wochen erstreckende Injektion ruft keinen merklichen Schaden hervor. Die Annahme, daß die Ausscheidung von flüssigem Wasser die Infiltration der Interzellularräume zu verhindern habe, läßt sich also nicht aufrecht erhalten. Eingehende Berücksichtigung verdient dagegen die von verschiedenen Forschern vertretene Auffassung, daß die Ausscheidungsorgane im Dienste der Nährsalzaufnahme stehen. Hierbei sind auseinander zu halten, einerseits die auch über Nacht, bei stark herabgesetzter Transpiration noch immer mögliche Wasserdurchströmung

1) Vgl. E. Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Botanische Zeitung 1897, pag. 89.

2) Forrest Shreve, The direct effect of Rainfall on Tropical Hygrophilous Vegetation. Carnegie Institution of Washington. Annual Report of the Director of the Department of Botanical Research 1914, pag. 83.

3) W. Lepeschkin (I), Die Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen. Flora 1902, Bd. XC. Hier auch eine Zusammenstellung und Verarbeitung der älteren Literatur.

der ganzen Pflanzen, andererseits die etwaige Aufnahme von Wasser und darin gelöster Salze durch die Ausscheidungsorgane, die in Folge ihres anatomischen Baues sich ja ebensowohl zur Aufnahme wie zur Hinausschaffung eignen. Die Wasseraufnahme mag bei Wüsten- und Steppenpflanzen, sowie bei anderen Xerophyten von Bedeutung sein¹⁾. Aber auch bei krautigen Pflanzen mit für Wasser durchlässiger Oberhaut mag diese Art der Nährsalzaufnahme ein Geringes zur Ernährung beisteuern. Der Kot von Vögeln und Insekten, verwesende Pflanzenteile, Staub, Dinge, die niemals an der Oberfläche von Blattspreiten fehlen, geben an das von Regen oder Tau herrührende Benetzungswasser lösliche Bestandteile ab, die von den durchlässigen Stellen, seien dies nun Wasserdrüsen, die Gewebe unter den Wasserspalten oder sonstige Teile der Oberfläche, aufgenommen werden können. Die früher fast allgemein als recht gering eingeschätzte Permeabilität der Blattoberfläche ist, von den meisten Xerophyten abgesehen, ziemlich beträchtlich. Hierauf beruht ja die Bekämpfung mancher Unkräuter, z. B. des Ackersenfs, der Ackerdistel durch Bespritzung mit Eisensulfat, bzw. mit Kainit, und der Vorschlag Hiltner's²⁾, Nutzpflanzen auf diesem Wege zu düngen. Lupinen, die auf kalkreichem Boden nicht gedeihen, konnten durch wiederholte Bespritzung mit $\frac{1}{2}$ —1%iger Eisenvitriollösung zu vollständig normalem Blühen und Fruchten herangezogen werden. Bei verschiedenen Leguminosen, der Kartoffel, dem Senf, hingegen nicht bei Gräsern, wurde durch Bespritzen mit verschiedenen Nährsalzen eine bis in die Wurzeln zu verfolgende günstige Wirkung erzielt.

Bei chlorotischen Pflanzen läßt sich die Aufnahmefähigkeit der Blattspreiten sehr deutlich vor Augen führen. Sie können, wie schon A. Gris (1843) gezeigt hat, durch Bestreichung der Blätter mit einem Eisensalz geheilt werden. Am besten gelingt dies bei leicht benetzbaren Blättern³⁾ und namentlich bei solchen mit Drüsenhaaren oder anderen für Wasser durchlässigen Stellen, deren eigenartiges Verhalten in der noch nicht gedruckten Dissertation „Die Epidermis und epidermale Transpiration“ meines Schülers Dr. Konrad Rudolph † behandelt worden ist.

1) Vgl. z. B. Volken s, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887, pag. 31.

2) L. Hiltner, Über eine neue Verwendungsmöglichkeit für Kalisalze und andere düngende Stoffe. (Mitteilungen d. Deutschen Landw. Gesellsch. 1911.) Referat in Biedermann's Zentralblatt für Agrikulturchemie, Jahrgang 41, 1912.

3) H. Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892, pag. 93.

Eigene, seit Jahren durchgeführte Versuche an chlorotischen Gewächsen des botanischen Gartens in Jena zeitigten in der Mehrzahl der Fälle durchschlagenden Erfolg nach Bespritzen der jungen Blätter mit Lösungen verschiedener Eisenverbindungen. Ich teile sie hier mit, da auf diese Weise unter Vermeidung umständlicher Kulturen zur Gewinnung chlorotischer Pflanzen, sehr schönes Demonstrationsmaterial in kurzer Zeit gewonnen werden kann. Auf kalkreichem Boden wird man nur zu oft chlorotische Blätter finden; aber auch auf kalkarmem Substrat sucht man bei großer Trockenheit, an überreich gedüngten Stellen, oder dort, wo die Wurzeln auf verjauchende Bodenflüssigkeit stoßen¹⁾, niemals vergeblich nach Blättern, die infolge von Eisenmangel erkrankt, also für die Versuche brauchbar sind. Bebrausen der gelben Spreiten mit verdünnten Lösungen von Eisensulfat, -zitrat oder -nitrat verursacht schon nach wenigen Tagen gänzliches oder teilweises Ergrünen; besonders schön z. B. bei *Hydrangea hortensia*, *Weigelia*, *Calycanthus*-Arten, *Lythrum Salicaria*, deren Spreiten nach spärlichem Bebrausen begrenzte runde dunkelgrüne Flecken auf gelb gebliebenem Grunde zeigen.

Da die für Eisensalze so leicht nachweisbare Aufnahmefähigkeit der Blätter auch für andere Nährsalze gelten wird, so liegt die Annahme nahe, daß das, was bei epiphytischen *Bromeliaceen* Regel ist, auch für manche im Boden wurzelnde Pflanzen nicht ausgeschlossen ist: nämlich mittels der Blätter aus Tierkot, Staub usw. stammende Nährsalze aufzunehmen. Nur wird deren Menge verschwindend klein sein gegenüber derjenigen, die durch das Wurzelwerk aufgenommen wird.

Die Wirkung der Durchlässigkeit der Blattepidermis, insbesondere ihrer Anhängsel, der Wasserdrüsen usw. wird, abgesehen von besonderen Fällen, nach dieser Seite nur gering einzuschätzen sein; sie ist nur eine notwendige Folge des Baues und der Eigenschaften der Exkretionsorgane, die bei unterdrückter oder stark herabgesetzter Transpiration Wasser nach außen befördern und so für neue Mengen Platz schaffen. Die dadurch bewirkte Begünstigung der Nährsalzdurchströmung kann nicht bezweifelt werden, so schwer es auch sein mag, sie durch vergleichende Versuche direkt zu erweisen.

Um einen Einblick in die Bedeutung des durch die „Wasser-

1) Vgl. E. Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten 1907, II. Abt., Bd. XIX. G. Fischer in Jena.

apparate“ geförderten Nährflüssigkeitsstromes zu gewinnen, hat Spanjer¹⁾ festzustellen versucht, was der „Blutungsstrom“ im Verhältnis zu dem Transpirationsstrom zu leisten vermag. An einem Sproßsystem von *Sanguisorba dodecandra*, in welches unter Quecksilberdruck (15 cm) Wasser eingepreßt wurde, fand er, daß die Wasserspaltenapparate nur den 15. Teil von dem leisten, was die Transpiration zu fördern vermag.

Aus derartigen Versuchen mit abgetrennten Sprossen, wo der bei Stauden oft sehr hohe Wurzeldruck durch künstlichen, vielleicht nicht ausreichenden Druck ersetzt wird, läßt sich meines Erachtens die Bedeutung der Ausscheidungsorgane für die Nährstoffzufuhr nicht erschließen, da die Bedingungen von den in der Natur obwaltenden schon in der angedeuteten Beziehung zu sehr verschieden sind. Indirekte Belege für die Bedeutung der Exkretionsorgane für den Nährsalzerwerb ergeben sich aus der Betrachtung des natürlichen Vorkommens der mit Wasserapparaten versehenen Gewächse.

Fast alle raschwüchsigen, krautigen Pflanzen mit völlig selbständiger Nährsalzaufnahme, die an den schattigsten Orten unserer Wälder noch gedeihen und es zum Blühen und Fruchten bringen, sind durch starke Guttation ausgezeichnet: Farne, Equiseten, Gräser, Carices, *Impatiens*, *Oxalis*, *Cardamine impatiens* u. *silvatica*, *Chrysosplenium*, *Circaea*, *Ajuga reptans* usw. Dasselbe gilt von den autotrophen Holzpflanzen dieser Standorte: *Sambucus* und *Rubus*arten, *Viburnum opulus*, die an den feuchtesten und schattigsten Stellen noch gedeihende Jugendform von *Populus tremula*, deren Spreiten im Gegensatz zu denen der adulten Pflanzen mit Wasserspalten versehen sind. Die Papilionaceen ohne Exkretionsorgane oder doch nur mit äußerst spärlicher Ausscheidung, die durch die veränderliche Stellung ihrer Spreiten die Transpirationsgröße in feinster Weise zu regulieren vermögen, halten sich fern von den schattigsten Orten, an denen nur einige mit zahlreichen Wasserdrüsen versehene Arten der Gattungen *Vicia* und *Lathyrus* noch zu gedeihen vermögen. Was von nicht ausscheidenden Gewächsen hier angetroffen wird, gehört zur biologischen Gruppe der Mykotrophen, deren Nährsalzerwerb wenigstens teilweise durch die symbiotischen Pilze vermittelt wird: *Abies*, *Picea*, *Taxus*, *Fagus*, *Goodyera*, *Euphorbia amygdaloides*.

Eine andere Gruppe von Pflanzen, deren Verhalten gleichfalls für unsere Annahme spricht, ist die der einmal fruchtenden, nach der

1) O. Spanjer, Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Botanische Zeitung 1898, Bd. LVI, pag. 73.

Samenreife absterbenden Kräuter, deren Vegetation im Herbst einsetzt, in milden Wintern andauernd fortschreitet und oft schon im zeitigen Frühjahr, bei trockener Witterung, ihr Ende zu finden pflegt. Gemeint sind hier besonders die Zwergpflanzen, die trockene Raine, Wegeränder, sandige Äcker und Triften, mit Erde bedeckte Felsen und Mauern in der kühlen Jahreszeit beleben: *Saxifraga tridactylites*, *Holosteum umbellatum*, Arten der Gattungen *Cerastium*, *Veronica*, *Erophila* und andere mehr. Alle diese Pflänzchen scheiden bei günstiger feuchtwarmer Witterung reichlich aus während der langen Herbst- und auch während der milderen Winternächte. Sind die Blätter beregnet oder mit Tau bedeckt, so sind an Blatträndern und Spitzen Tropfen vorhanden, die nach Entfernung vermittelt Filtrierpapier bald wieder ersetzt werden. Bei dem oft hohen, dem Taupunkt nahen Wassergehalt der Luft und der geringen Bestrahlung durch die niedrig stehende Sonne darf wohl hier der Guttation ein nicht zu unterschätzender Anteil bei der Wasserdurchströmung und mithin der Nährsalzversorgung zugesprochen werden.

Diese Annahme liegt um so näher, als die Guttation bei manchen Pflanzen, unter anderen bei Gräsern, auch bei sehr niedriger Temperatur noch vor sich geht.

In einer Schale mit gewöhnlicher Gartenerde stehende Getreidekeimlinge standen mit einem Glaskasten bedeckt im ungeheizten Gewächshause. Die Schale war rings mit Schnee umgeben, der auch die Erde zwischen den Keimlingen bedeckte. Boden- und Lufttemperatur wurden abends und morgens um 8 Uhr abgelesen, die ausgeschiedenen Tropfen jeweils am Abend vermittelt Filtrierpapier beseitigt. Die Guttation setzte sich unter diesen Umständen tagelang fort, bei Weizen, Hafer und Gerste, auch dann noch, als die Bodentemperatur vom Abend zum Morgen von 0,3 auf 0° sank und die entsprechenden Lufttemperaturen sich zwischen 0,4° und —2,2° bewegten. Höhere Ansprüche an Bodenwärme stellt der Roggen, bei dem auch bei 3° noch keine Tropfen an den Blattspitzen ausgeschieden wurden. Bei dem im Winter im Wachstum fortschreitenden *Geranium pyrenaicum* konnte Ausscheidung festgestellt werden bei einer Bodentemperatur von 0,5—1,1°. Weniger geeignet für derartige Versuche erwiesen sich die anderen oben genannten Dikotylen, da bei ihnen die ausgeschiedene Flüssigkeit sich über die Spreite ausbreitet und sich so der Beobachtung leicht entzieht.

Für gewisse Wurzelparasiten, die ihren Nährsalzbedarf nicht selbständig decken, sondern ihn den Wirtspflanzen entnehmen, ist die Be-

deutung der Flüssigkeitssekretion schon wiederholt behandelt worden (Heinricher, Haberlandt, Goebel¹). Bei *Lathraea squamaria*, die nur zum Blühen und Fruchten ans Licht aus dem Substrat hervortritt, kann diese Erwerbsweise fast ausschließlich in Betracht kommen. Dieser chlorophyllfreie Schmarotzer soll unter Umständen soviel Wasser absondern, daß die Gegenwart des im Boden verborgenen Parasiten durch die Durchnässung des Substrats in der Nähe der Wirtspflanze, des Weinstocks, verraten werden kann.

Aber auch bei grünen Rhinanthaceen ist die Ausscheidung sehr beträchtlich. Seeger²), der im Anschluß an Heinricher's Arbeiten deren Wasserökonomie eingehender untersuchte, hat eine starke Wasserabgabe gefunden, die derjenigen autotropher Pflanzen, auch soweit sie derselben Familie angehören (z. B. *Veronica chamaedrys*), um bei weitem mehr als das Dreifache überlegen ist. Wie andere stark transpirierende Pflanzen besitzen die Rhinanthaceen Wasserdrüsen, die fast durchgehend einen großen Teil der Blattunterseite einnehmen. Bei *Melampyrum nemorosum*, *Rhinanthus major*, *Euphrasia Rostkoviana*, die mit ihren Wirten in Töpfen gezogen waren, beobachtete ich, nachdem die Transpiration durch Überdeckung der Pflanzen mit einer Glasglocke herabgesetzt worden war, schon nach kurzer Frist große Mengen ausgeschiedenen Wassers.

Sehr abweichend von den Rhinanthaceen verhalten sich *Viscum* und *Thesium*, deren Blätter weder Wasserspalten noch Wasserdrüsen führen, sich also auf diesem Wege von Exkreten nicht befreien können.

Die Wachstumsenergie ist bei beiderlei Gewächsen sehr verschieden: überraschend schnelle Entwicklung bei den einen, träges Wachstum bei den anderen. Bei *Viscum* entstehen an den Sprossen alljährlich in der Regel bloß zwei Laubblätter, die wintergrün, also einen großen Teil des Jahres ihre Tätigkeit ausüben können. Das blattreiche *Thesium montanum* grünt vom Frühling bis in den Herbst, die im Vorjahr angelegten Sprosse sind schon beim Austreiben mit den Wurzeln der Wirtspflanze verbunden.

Wie anders das Verhalten der einjährigen Rhinanthaceen der Gattungen *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Euphrasia*, denen bloß die im Samen gespeicherten Reservestoffe zur Verfügung stehen und

1) Goebel, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei *Tozzia* und *Lathraea*. Flora 1897, pag. 452. Hier auch weitere Literaturangaben.

2) Seeger, R., Versuche über die Assimilation von *Euphrasia* und über die Transpiration der Rhinantheen. Anz. Kais. Akad. Wien XX, 1910.

die ihre Haustorien an die Wurzeln der Wirtspflanzen erst anlegen müssen, also scheinbar weit ungünstiger gestellt sind. Wenn sie trotzdem, insbesondere *Rhinanthus*, oft in wenigen Wochen zur Samenreife gelangen, so wird hierbei neben der beträchtlichen Transpirationsgröße die ausgiebige nächtliche Wasserdurchströmung von Bedeutung sein. Sehr einleuchtend ist diese Annahme auch für die im Waldschatten gedeihenden und schon nach kurzer Frist reichlich blühenden *Melampyrum*-Arten. Den Vorteil der nächtlichen Nährsalzdurchströmung, der bei den eben erwähnten Gewächsen klar hervortritt, werden sich wohl auch andere Pflanzen zunutze gemacht haben.

Die Ausscheidung im Dienste der Exkretbeseitigung.

Über diese Frage lauten die Äußerungen sehr verschieden. Zwar wird zugegeben, daß in Fällen wie bei *Tamarix* und anderen Halophyten, die Ausscheidung von Meeressalzen, bei Saxifragen, die Beseitigung größerer Mengen kohlensauren Kalkes eine Entlastung der Pflanze herbeiführe an Salzen, die überflüssig seien oder gar schädlich wirken könnten. Wo aber dergleichen Salzanhäufungen sich nicht unmittelbar der Wahrnehmung aufdrängen, neigt wohl die Mehrzahl der Forscher zur Annahme, daß die Exkretion so geringer Salzmengen, wie sie in dem ausgeschiedenen Wasser gefunden werden, entweder bedeutungslos oder doch von nur untergeordneter Bedeutung sein kann. Dies ist um so eher begreiflich, als bisher die Frage noch kaum von vergleichend biologischen Gesichtspunkten aus behandelt worden ist, vor allem aber noch keine experimentellen Beweise für die Notwendigkeit der Exkretion vorliegen.

Von Forschern, die sich — allerdings nur vermutungsweise — über die Wichtigkeit der Exkretion ausgesprochen haben, ist vor allen Schmidt¹⁾ zu nennen. Er nimmt an, daß das ausgeschiedene Produkt nur ein Auswurfstoff sein könne; der ganze Prozeß weise eine große Analogie mit dem Verhalten des tierischen Organismus auf. Wie hier, würden auch dort alle brauchbaren Stoffe aufgesaugt und die Reste durch Öffnungen an der Blattspitze ausgestoßen.

Einen ähnlichen Gedanken vertritt Gardiner²⁾, welcher die ausscheidenden Organe geradezu mit den Nieren vergleicht.

1) Schmidt, Beobachtungen über die Ausscheidungen usw. *Linnaea* 1831.

2) W. Gardiner, On the physiological Significance of Water Glands and Nectaries. *Proceedings of the Cambridge Philos. Soc.* 1884, Vol. V.

Von neueren Äußerungen über die Wichtigkeit der Exkretion sind besonders diejenigen Mazés¹⁾ zu nennen. „Une autre cause de variation de la teneur des végétaux en cendres réside dans l'élimination des substances minérales par les pleurs des feuilles.“ „L'exosmose, par les racines, des éléments non utilisés, l'exhalation, par les feuilles, d'eau chargée de sels, apparaissent comme des moyens de défense de la plante contre l'accumulation des substances non assimilables.“

In seiner zusammenfassenden Behandlung der „Wasserversorgung der Pflanzen“ (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. X, pag. 546) spricht sich Renner über die Bedeutung der Exkretion folgendermaßen aus: „In den extrafloralen Nektarien ist das Wasser augenscheinlich nur Träger des Zuckers, der Tieren gegenüber eine wichtige Rolle spielt Durch die Salzdrüsen entledigen sich die damit ausgestatteten Pflanzen überschüssiger, vielleicht schädlicher Salzmengen, die sie aus der Wurzel nicht haben fern halten können.“

Bei den untergetauchten Wasserpflanzen, die nicht transpirieren können, ersetzt die Guttation die Transpiration wohl in dem Sinn, daß sie einem Strom von nährstoffbeladenem Wasser von den Wurzeln her durch den Pflanzenkörper führt.

Verhältnismäßig unwichtig, wenn auch jedenfalls nicht belanglos, ist wahrscheinlich die gewöhnliche Guttation fast reinen Wassers aus den Blättern der Landpflanzen. Die Menge des Wassers, das auf diese Weise unter Zurücklassung der Aschenstoffe die Pflanze verläßt, ist gering“ In betreff der angeblichen Infiltrationsverhinderung schließt Renner sich Lepeschkin an.

Weit ablehnender über die Bedeutung der Exkretion bei Pflanzen spricht sich Grafe²⁾ aus bei seiner vergleichenden Betrachtung des Verhaltens von Pflanzen und Tieren. „Ein weiterer biochemischer Unterschied besteht im Unschädlichmachen der Abfallstoffe des Stoffwechsels. Jeder zusammengesetzte körperfremde Stoff, welcher zwischen den Zellen kreist, bedeutet für sie ein Gift, auf das sie mit Schädigung reagieren. Jeder Organismus hat also das Bestreben, solche Stoffe, wie sie in seinem Stoffwechsel abfallen, unschädlich zu machen. Der tierische Organismus entfernt sie auf dem Ausscheidungswege als Exkrete, darauf ist aber die Pflanze nicht eingerichtet, Exkrete kennt sie

1) Mazé, M., Sur l'excrétion des substances minérales et organiques par les racines et les stomates aquifères. Comptes rendus 1911, T. 152, pag. 455 u. 783.

2) Grafe, V., Einführung in die Biochemie, 1913, pag. 8.

nicht, es müssen also diese Stoffe so in ihrem Körper deponiert werden, daß sie nicht mehr in den Stoffwechsel einbezogen werden.“

Dieser extreme Standpunkt ist, wie wir später sehen werden, nicht aufrecht zu halten, sowohl in betreff der Innenexkrete, die z. B. in Milchröhren, Saftschläuchen usw. abgelagert und nach Bedarf wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, als der Exkretion nach außen durch verschiedenerlei Absalzungsorgane. Erzwungene Zurückhaltung von mineralischen Auswurfstoffen beeinträchtigt manche Pflanzen, kann sogar ihren Tod herbeiführen.

Über die Bedeutung der Ausscheidung für die Beseitigung der Exkrete gehen also, wenn man von gewissen Halophyten absieht, die Ansichten noch sehr auseinander, was sich daraus erklärt, daß Beweise für die Notwendigkeit der Ausscheidung zur Zeit noch für keine Pflanze vorliegen. Zur Lösung dieser Frage wird es erforderlich sein, bei Pflanzen, die gewohnheitsmäßig ausscheiden, die Exkretion zu verhindern, um festzustellen, welche Folgen an die künstliche Zurückhaltung der wasserlöslichen Exkrete geknüpft sind. Bleiben die Pflanzen trotzdem gesund oder stellen sich krankhafte Veränderungen ein?

Folgen unterdrückter Ausscheidung.

Zur Feststellung der etwaigen Nachteile, welche durch erzwungene Zurückhaltung der Exkrete verursacht werden, können selbstverständlich nur solche Versuche dienen, bei denen die Exkretionsorgane selbst unbeschädigt bleiben. Aus diesem Grunde wurde von einer Behandlung mit Sublimat oder anderen Giften (die eine dauernde Schädigung zur Folge haben) abgesehen. Die Verhinderung der Tätigkeit der Wasserspalten, wie sie Lepeschkin (I, pag. 47) ausgeführt hat, um die Harmlosigkeit der Injektion der Interzellularräume darzutun, kann ebenfalls für die Entscheidung unserer Frage nicht in Betracht kommen. Nachdem er vergeblich versucht hatte, die Ausscheidung durch Verklebung der Spalten mit verschiedenen Stoffen zu verhindern, schnitt er die sezernierenden Organe oder auch die ganzen Blattränder weg. Da bei derart verletzten Blättern, in feuchtem Raum, Tropfen an den Gefäßbündeln austraten, wurden sie einer längeren Kultur unterworfen, die manchmal 8—10 Tage fortgesetzt werden mußte, bis die Wunden durch Periderm und die Gefäßbündel mit Wundgummi verstopft waren. Aus diesen und anderen Versuchen zieht Lepeschkin nicht nur, worauf schon (pag. 24) hingewiesen, den berechtigten Schluß, daß Injektion der Interzellularräume keine bemerkbare Schädigung der Pflanze zur Folge hat, sondern er hält sich für berechtigt, die Wasserspalten

als Organe zu betrachten, „deren Vorhandensein zur Zeit weniger durch ihre Notwendigkeit selbst, als durch die Erblichkeit bedingt wird“, eine Verlegenheitsäußerung, auf die der Verfasser selbst kein größeres Gewicht gelegt haben mag.

Um festzustellen, ob die Ausscheidung fördernd wirkt auf den Nährsalzerwerb und die Beseitigung von Exkreten, die dadurch, daß sie im Körper zurückgehalten werden, möglicherweise schädlich werden könnten, müssen wir uns einer anderen Versuchsanstellung bedienen. Das Lepeschkin'sche Verfahren ist sowohl wegen seines tiefen operativen Eingriffs, als auch besonders wegen der damit verbundenen, längere Zeit währenden Funktionsstörung der Ausscheidungsorgane für unsere Untersuchung nicht geeignet.

Es kommt hinzu, daß es sich gar nicht anwenden läßt bei ganz jungen, eben aus der Knospenlage hervortretenden Blättern, die ja, wie bekannt, sich durch besonders ergiebige Flüssigkeitsabgabe auszeichnen.

Diese Nachteile ließen sich dadurch umgehen, daß die Versuchspflanzen in einem lufttrockenen, gasfreien Eckzimmer untergebracht wurden, dessen Fenster nach Süden und Westen gerichtet, nicht nur den ganzen Vormittag — im Sommer etwa von 9 Uhr an — sondern auch noch abends stark belichtet waren. Die Pflanzen standen am Fensterbrett oder in dessen unmittelbarer Nähe an der Südseite des Zimmers und erfreuten sich eines hinreichenden Lichtgenusses. Auch im Spätherbst und vom Februar an konnten die Versuche ausgeführt werden, da das Zimmer zwar nicht selbst, wohl aber die im unteren Stockwerke liegenden Räume stark geheizt waren. Verwendung fanden Keimlinge oder bereits weiter fortgeschrittene Exemplare von einjährigen wie auch ausdauernden Pflanzen, die in mit kräftiger Gartenerde gefüllten Töpfen wurzelten. In der Mehrzahl der Fälle wurden vergleichende Kulturversuche gemacht, mit möglichst gleich starken Pflanzen. Tagüber blieben alle der trockenen Zimmerluft ausgesetzt, in der auch über Nacht diejenigen gehalten wurden, deren Ausscheidung verhindert werden sollte. Für hinreichende Befeuchtung wurde stets gesorgt, um etwaige Schädigungen durch Wassermangel zu verhindern. Wenn es notwendig schien, bei Regenwetter, wurde die Erde der Töpfe nur morgens befeuchtet. Die Vergleichspflanzen, welche ausscheiden sollten, verweilten vom Abend bis zum Morgen in der feuchten Atmosphäre eines über die Töpfe gestülpten Glaskastens. Unter diesen Umständen trat fast jede Nacht, besonders stark nach sonnigen Tagen, reichlich wässeriges Exkret aus den Austrittsstellen hervor. Bei trüber, kühler Witterung begünstigte ich die Ausscheidung durch Begießen mit lauem

Wasser oder durch Unterbringung eines Gefäßes mit warmem Wasser in der Nähe der Töpfe.

Die Bedingungen, denen die beiderlei Versuchspflanzen ausgesetzt waren, sind also nicht nur bezüglich der zu entscheidenden Frage — Förderung oder Hinderung der Exkretion — ungleich gewesen; denn es befanden sich die unter Glasbedeckung übernachtenden Exemplare in feuchterer und wärmerer Umgebung. Umstände, die das Wachstum und auch andere Vorgänge fördern mußten. Auf die hierdurch hervorgerufenen Unterschiede, Blattgröße, Höhe der Pflanzen, wurde denn auch bei der Beurteilung der Unterschiede kein Gewicht gelegt. Für unsere Fragestellung ist bloß das verschiedene Verhalten der einander entsprechenden, ungefähr gleichalterigen Blätter der beiderlei Versuchspflanzen, das Auftreten von Beschädigungen und die Lebensdauer der Spreiten von Wert.

Bei Gewächsen ohne Exkretionsorgane (*Pisum sativum*, *Linum usitatissimum*) wurden, abgesehen vom stärkerem Wachstum der Nachts im feuchten Raum gehaltenen Pflanzen, keine Unterschiede im Verhalten der Spreiten beobachtet. Das gleiche gilt für Arten, die keine Wasserspalten, dafür aber hauptsächlich auf den Blattnerven Wasserdrüsen führen. Es wäre aber unberechtigt hieraus auf die Bedeutungslosigkeit dieser Exkretionsorgane zu schließen, da bei diesen Gewächsen die Exkretion unter den angewendeten Versuchsbedingungen nicht ganz zu verhindern war. Nach einigen Tagen waren nämlich an den Spreiten, besonders an den kleinen und größeren von den Wasserdrüsen bevorzugten Rippen, kleine Krümelchen ausgeschiedener Salze zu bemerken. So bei jungen Pflanzen von *Althaea rosea* und *Anoda triloba*. Eine ältere *Sparmannia africana*, die ohne Gefahr des Vertrocknens sehr spärlich begossen werden konnte, stellte trotzdem in der trockenen Zimmerluft die Exkretion nicht ein. Die wochenlang gesund gebliebenen Blätter zeigten besonders am Rand und längs der Rippen einen reichen Besatz des körnigen Rückstandes der ausgeschiedenen Flüssigkeit. Ähnlich verhielt es sich bei *Phaseolus multiflorus*, *Vicia faba*, *Lathyrus odoratus*. Von einigen jungen Pflanzen der letzteren Art wurden die Triebspitzen etwa 1 Minute in sorgfältig gereinigte, mit doppelt destilliertem Wasser gefüllte Glasröhrchen getaucht, und darauf die Flüssigkeit eingedampft. In dem Rückstand waren K, Ca, Sulfate, Chloride, und Nitrate vorhanden.

Bei *Helianthus annuus* zeigten sich nach 10 wöchentlicher Kultur keine Unterschiede in der Lebensdauer der Blätter zwischen den beiderlei Versuchsobjekten. Auch bei verschiedenen Farnen, die

keine Wasserspalten, dafür verschieden gebaute Wasserdrüsen besitzen (*Scolopendrium officinarum*, *Pteris serrulata*, *Cystopteris fragilis* und *C. bulbifera*) war, abgesehen von dem stärkeren Wuchs der über Nacht in feuchterer Atmosphäre verweilenden Pflanzen, kein deutlicher Unterschied zu bemerken. In allen diesen Fällen konnten bei genauerer Untersuchung die bereits erwähnten körnigen Exkrete wahrgenommen werden. Die unter hohem Druck stattfindende Drüsen-tätigkeit läßt sich also hier nicht vollständig unterdrücken.

Zu wesentlich verschiedenen Ergebnissen führten dagegen die Versuche mit Gewächsen, die unter normalen Umständen in feuchter Nachtluft größere Flüssigkeitsmengen durch rand- oder endständige Wasserspalten nach außen befördern.

Impatiens noli tangere.

Bei dieser, nur an sehr feuchten Standorten gedeihenden Pflanze, deren Wasserspalten führende Blattränder sich schon nach kurzem Aufenthalt in feuchter Atmosphäre mit einem Kranz von Tropfen bedecken, die von der bereiften, unbenetzbaren Spreite rasch abfallen, tritt schon nach kurzdauernder Exkretionsverhinderung deren Folge deutlich zutage. In der trockenen Zimmerluft war bei dieser zartlaubigen Pflanze die Transpiration auch während der Nacht groß genug, um die hier so leicht erkennbare Guttation zu verhindern. Taf. IV zeigt die Folgen andauernder Guttationsverhinderung; alle Blätter, mit Ausnahme der allerjüngsten, zeigen abgestorbene Enden, einige ältere auch tote Blattrandstellen. Der Beginn der Schädigung tritt in der Regel schon nach wenigen Tagen ein. So zeigte ein Exemplar mit lauter gesunden Blättern, das vom Nachmittag des 13. Juli an nicht mehr auscheiden konnte, obwohl die Witterung kühl und feucht war, schon nach 3 Tagen an allen ausgewachsenen Blättern gebräunte Spitzen. Später bräunten sich auch die Blattränder, in der Regel ohne vorherige Vergilbung. Bei Vergleichspflanzen, die über Nacht im feuchten Raum standen, blieben dagegen die Blätter gesund bis zur Zeit des Abfalls, der erst nach Vergilbung der Spreite eintrat.

Wird Stöcken mit gebräunten Spreiten die Exkretion wieder ermöglicht, so bleiben die neugebildeten Blätter gesund. Abermalige Hinderung der Guttation hat stets Bräunung und immer weiter vorwärts schreitendes Absterben zur Folge.

Die bei *Impatiens noli tangere* stets mit dem gleichen Erfolg durchgeführten Versuche, zeitigten bei *Impatiens parviflora*, die gleichfalls durch Wasserspalten auszuscheiden vermag, ein ganz

anderes Ergebnis. Die Pflanzen blieben auch nach wochenlangem Aufenthalt in der trockenen Zimmerluft gesund; Blattspitze und Blattränder zeigten nicht die bei *I. noli tangere* so auffällige und rasch sich einstellende Veränderung. Begründet ist dieser Unterschied darin, daß *I. parviflora*, außer Wasserspalten extraflorale Nektarien besitzt, die *I. noli tangere* fehlen, Organe, die auch in trockener Luft die Exkretbeseitigung besorgen können.

Fragaria vesca.

Das Verhalten der Erdbeerpflanze beweist vielleicht noch deutlicher als dasjenige des Springkrauts, daß die Ausscheidung für das Gesundbleiben nicht nur der Blätter, sondern des ganzen Stockes notwendig ist. Die nachteiligen Folgen der Verhinderung treten zwar viel später als dort auf, sind aber dafür um so ausgedehnter, da sie bei längerer Versuchsdauer zum Tod der ganzen Pflanze führen.

Bei einem ersten Versuch wurden von jungen Rosetten einer rotfrüchtigen Monatserdbeere, die in Töpfen mit kräftiger Gartenerde wurzelten, vier möglichst gleichstarke ausgesucht. An jedem Stock waren bei Beginn des Versuchs, am 5. Juli 1915, nach Entfernung der älteren Blätter, drei junge gesunde kräftige Blätter vorhanden. Zwei der Versuchspflanzen, die vom Abend bis zum Morgen in der feuchten Atmosphäre eines Glaskastens standen und deren Blattzähne sich regelmäßig mit Wassertropfen bedeckten, wuchsen langsam weiter. Am 22. Juli besaßen die Stöcke je vier Blätter, am 5. August hatte der eine deren sechs, der andere sieben mit völlig gesunden Spreiten. Die Pflanzen blieben auch weiter durchaus gesund und wuchsen normal weiter.

Ganz anders das Verhalten der Stöcke, die über Nacht durch den Aufenthalt in der Zimmerluft an der Exkretion verhindert waren. Am 22. Juli hatte sich noch kein neues Blatt gebildet. Erst anfangs August entfalteten sich neue Spreiten, unter gleichzeitigem Absterben der älteren, so daß deren Zahl nicht zu, sondern abnahm. Am 10. August hatten beide Exemplare nur zwei völlig entfaltete, ausgebildete, schwächliche Blätter und je ein in Entfaltung begriffenes. Bei den älteren eingehenden Blättern begann das Absterben am Stiel, der von unten nach oben mißfarbig wurde; die Blättchen vertrockneten ohne ihre grüne Farbe zu verlieren.

Eine zweite Versuchsreihe wurde am 6. August 1915 eingeleitet mit vier Stöcken gleichen Ursprungs, die bisher im Freien gestanden hatten. Zwei davon, die allnächtlich ausschieden, wuchsen gleichmäßig weiter. Obwohl bei Beginn des Versuchs schwächer als die Vergleichs-

pflanzen, hatten sie bei dessen Abbruch am 20. August diese beträchtlich überholt. Bei den nicht ausscheidenden Exemplaren stellten sich bald nachteilige Folgen ein.

Bei Pflanze A waren die drei anfangs vorhandenen gesunden, damals noch jungen Blätter schon am 12. August, also nach 6 Tagen im Absterben begriffen; am folgenden Vormittag zeigte das einzige, bisher noch grüne Blatt fleckige Spreiten und einen unten gebräunten Stiel. Bereits am Nachmittag war es umgefallen, die Spreite vertrocknet. Das Leben des Stockes war jedoch noch nicht erloschen, denn am 16. August zeigte sich ein neues Blatt, allerdings ohne sich entfalten zu können, da der Tod der ganzen Pflanze schon nach wenigen Tagen eintrat.

Pflanze B, die beim Versuchsanfang, am 6. August fünf gesunde Blätter besaß, hatte deren am 10. August nur noch zwei, am 13. August nur noch eines der ursprünglichen und ein neu hinzugekommenes, das sich noch zu entfalten vermochte. Am 19. August war das ältere Blatt tot, das jüngste folgte ihm am 20. August nach und fast gleichzeitig trat das Absterben der ganzen Pflanze ein, und zwar schon nach 14 tägiger Versuchsdauer.

Die erzwungene Exkretzurückhaltung wirkt also viel verderblicher auf die Erdbeerpflanze als auf das Springkraut, was sich vielleicht daraus erklärt, daß letzteres größere Mengen von Exkreten in die saftreichen Stengelteile aufzunehmen vermag. Bei dem Springkraut sah ich stets nur die Blätter von den Spitzen und Rändern aus sich bräunen und langsam bis zum Grunde absterben. Die hier langsam eintretende Schädigung schritt bei der Erdbeere rasch vorwärts, und zwar so, daß in der Regel erst der Blattstiel ergriffen wurde und unter Bräunung abstarb, was dann den Tod der Spreite zur Folge hatte, die, ohne ihre grüne Farbe zu verlieren, rasch vertrocknete.

Bei *Moehringia trinervia* äußerte sich die Exkretzurückhaltung in rascherem Vergilben und Absterben der Blätter, bei Keimlingen von *Clarkia elegans* im Vergilben der Kotyledonen.

Keimlinge der einjährigen *Urtica pilulifera*, die auch in trockener Luft oberseits an den Kotyledonen kleine Salzkrusten führten, bei denen also die Exkretion nicht ganz zu verhindern war, zeigten trotzdem, im Vergleich zu den ausscheidenden Pflanzen, nur ein äußerst kümmerliches Wachstum. Die Kotyledonen wie auch die folgenden Blätter starben frühzeitig ab, nachdem schon bald an der Spreitenbasis eine Abwärtskrümmung eingetreten war.

Bei *Sambucus nigra* äußerte sich die Unterbindung der Exkretion darin, daß die Oberseiten der Fiedern konkav wurden, verfrüht verblichen und schließlich die ganzen Blätter abstarben.

Bei Monokotylen (*Carex acuta* und Getreidearten) verursachte die Exkretzurückhaltung vorzeitiges Absterben der Blattspitzen. Roggen-, Weizen- und Haferkeimlinge ließen bei im Spätherbst vorgenommener Zimmerkultur die Enden der ersten und auch der folgenden Laubblätter rascher vergilben und absterben als die während der Nacht ausscheidenden Vergleichsexemplare. Ähnlich wie die genannten Monokotylen verhält sich die unter natürlichen Bedingungen kräftig ausscheidende *Pilularia globulifera*, deren Blätter bei verhinderter Exkretion von der Spitze ab sich verfärben und absterben.

Equisetum.

Es lag nahe anzunehmen, daß die bei den Schachtelhalmen so mächtige, in der Regel schon nach kurzer Hemmung der Transpiration sich einstellende Exkretion nicht ohne Schaden unterdrückt werden könne. Mit kräftigen Pflanzen ausgeführte Versuche bestätigten diese Annahme. Beiderlei Versuchsobjekte standen an einem Südfenster, die einen außen, die anderen innen von der Fensterscheibe. Die draußen angebrachten trugen fast jeden Morgen an den Blattquirlen ausgeschiedene Flüssigkeitstropfen; die innen stehenden brachten es nur selten, so in feuchten Nächten, besonders an den jungen, eben aus der Erde herausgetretenen Trieben, zu spärlicher Guttation. Mai und Juni 1915 mit ihrer heißen, anhaltend trockenen Witterung boten für diese Versuche ganz besonders geeignete Bedingungen.

Während ein im Freien übernachtendes *Equisetum palustre* üppig gedieh und immer neue, durchaus gesund bleibende Sprosse aus der Erde hervorschickte, zeigte das von Ende Mai an in der trockenen Zimmerluft stehende Exemplar, trotz ausreichendem Begießen, schon nach wenigen Tagen vergilbte Triebspitzen. Am 11. Juni waren die Enden einiger Stengel bereits trocken und die basipetal fortschreitende Erkrankung hatte Ende des Monats den Grund einzelner Stengel erreicht. An den einzelnen Internodien begann die Verfärbung stets an dem oberen Ende und schritt allmählich bis zum Grunde fort. Vor dem Absterben waren die Stengelhöhlungen häufig mit Flüssigkeit erfüllt. Der Grund des Absterbens war also nicht Wassermangel, sondern die Exkretionsverhinderung. Ähnliche Ergebnisse wurden mit *Equisetum arvense* erzielt. Bei beiden Arten wuchsen, bei langsamerem Fortschreiten des Absterbens, nicht selten an noch lebens-

kräftigem Stengel, unterhalb des toten Endstücks ein oder zwei Seitensprosse aus, die aber auch bald ihr Wachstum einstellten, sich basipetal verfärbten und dem Tode anheimfielen.

Von *Equisetum hiemale* wurde Ende Juni 1914 einer Pflanze mit schon ausgebildeten diesjährigen Sprossen die Ausscheidung in der gewohnten Weise unterbunden. Die Triebe begannen einer nach dem anderen von der Spitze aus abzusterben; nur beanspruchte dies bei dieser wintergrünen, langsamer wachsenden Art viel längere Zeit als bei den sommergrünen, viel raschwüchsigeren Arten und erstreckte sich nur auf einige Stengelglieder. Im Laufe des Sommers wuchs z. B. an einigen Stengeln unterhalb des toten Endstücks ein gesund überwinternder Seitensproß hervor, der im Mai des folgenden Jahres gleichfalls vom Ende aus abzusterben begann und durch einen neuen Sproß aus demselben Quirl ersetzt wurde.

Viel rascher als an älteren bereits ausgewachsenen Stengeln tritt die Schädigung an jungen, eben aus der Erde hervorgetretenen Sprossen ein. Diese gehen lange vor Abschluß des Längenwachstums, mitunter kurz nach Durchbrechung der Erdoberfläche zugrunde. Sie werden mißfarbig, das Innere verjaucht, die nur noch lose miteinander verbundenen Stengelglieder lassen sich fast ohne Anwendung von Zug voneinander lösen.

Diese so bedenklich erkrankte Pflanze wurde am 16. Mai 1916 vor das Fenster gestellt, wo sie im Laufe des Sommers neue, gesund bleibende Sprosse hervorbrachte.

Am 17. Mai 1915 wurde ein anderer, bisher im Freien gehaltener, ganz gesunder Stock der trockenen Zimmerluft ausgesetzt. Auch hier setzte mit der unterdrückten Exkretion das Absterben der obersten Glieder ein. An den schon langen diesjährigen Stengeln beschränkte es sich zunächst auf die oberen Glieder und schritt nur sehr langsam weiter abwärts. Der Tod der ganzen Sprosse stellte sich auch bei dieser Pflanze um so rascher ein, je jünger sie waren. Schon Anfang Juli, zu einer Zeit, wo an den im Freien stehenden Pflanzen immer noch neue junge Sprosse aus der Erde hervorbrachen, hatte dies bei der im Zimmer stehenden ganz aufgehört. Der frostfrei überwinterte Stock hatte im Frühjahr 1916 neue Sprosse getrieben; am 19. Mai waren deren acht vorhanden, deren längster 25 cm maß. Zwei der längeren waren schon wieder, trotz ziemlich reicher Wasserversorgung, im Absterben. Infolge des nunmehr spärlicheren Begießens griff die Beschädigung rascher um sich, so daß Ende Juli alle diesjährigen, etwas älteren, wie auch die Seitensprosse, mehr oder weniger weit von

der Spitze abwärts tot waren. Aus der am 16. April 1916 aufgenommenen Photographie (Taf. IV) ist das sonderbare Aussehen der kranken Sprosse zu ersehen. Alle sind bogenförmig in annähernd vertikaler Richtung abwärts gekrümmt. Die Krümmungen hatten schon im Juli 1915 eingesetzt und zwar jedesmal oberhalb des Internodiumgrundes, wo das Längenwachstum bekanntlich zuletzt erlischt.

Nicht bei allen zu den Versuchen herangezogenen Pflanzen trat der Einfluß der Exkretionshemmung auf Funktionsfähigkeit und Lebensdauer der Organe gleich stark hervor. Cruciferen (*Sinapis alba*, *Lepidium sativum*, *Raphanus sativus*) zeigten zwar erhebliche Unterschiede in Größe und Dicke der Blätter, sowie in der Behaarung, aber kaum in der Lebensdauer der Blattspreiten. Nur bei *Lepidium* vergilbten in der Regel die Keimblätter früher bei verlinderter Ausscheidung. Das Verhalten der Cruciferen ist vielleicht bedingt durch den Saftreichtum ihrer Blätter, der sie befähigen mag, stärkere Salzanhäufungen ohne Schaden zu ertragen; sind ja doch die Cruciferen an nährsalzreiche Böden gebunden. Immerhin halte ich es für wahrscheinlich, daß auch bei ihnen Exkretzurückhaltung schädliche Folgen mit sich gebracht hätte, falls die Versuchspflanzen nicht im Zimmer, sondern im Freien gestanden hätten und bei ungehinderter Bestrahlung und von stärker bewegter Luft umgeben, zu gesteigerter Transpiration und Salzaufnahme veranlaßt worden wären.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß bei einer Reihe Wasserspalten führender Gewächse die Gesundheit der Blätter, bei *Equisetum* die der Stengel, an die regelmäßige Verrichtung jener Organe geknüpft ist. Unterbindung ihrer Tätigkeit hat schädliche Folgen, die sich bei manchen Arten bloß auf teilweises Absterben der Spreiten in der Nähe der Wasserspalten beschränken, in anderen Fällen den Tod von Sprossen (*Equisetum*), ja der ganzen Pflanzen (Erdbeere) verursachen. Ob der Tod eine Folge osmotischer Vorgänge ist, oder ob direkte Vergiftung des Plasmas, etwa durch Kalium, vorliegt, muß ich dahingestellt sein lassen. Die Verjauchung der *Equisetum*sprosse scheint für letztere Alternative zu sprechen. Verursacht sind die Erscheinungen durch die Anhäufung von Stoffen, die unter natürlichen Umständen aus dem Körper beseitigt werden¹⁾.

1) Vgl. N. T. Déléano, Étude sur le rôle et la fonction des sels minéraux dans la vie des plantes. (Institut. bot. de l'Univ. de Genève 1907.)

Auch dort, wo bloß Blattspitzen und Ränder vertrocknen oder selbst äußerlich keine Beeinträchtigung auffällt, ist es denkbar, daß die Leistungsfähigkeit der Blätter durch Exkretanhäufung benachteiligt wird.

Bei unserer Versuchsanstellung kann dieser Punkt nicht entschieden werden, da die über Nacht unter Glasbedeckung gehaltenen Pflanzen hierdurch den anderen gegenüber im Vorteil waren.

Es braucht kaum noch besonders hervorgehoben zu werden, daß es bei der Ausscheidung des nur geringe Salzmengen enthaltenden Wassers nicht auf die Beseitigung des Wassers als solches ankommen kann. Von den beiderlei Verfahren ausgesetzten Pflanzen sind ja nur die benachteiligt, die das Wasser bloß in Dampfform abgeben können. Bei ihnen unterbleibt die Guttation, weil sie es auf genanntem Wege los werden können, die darin gelösten Stoffe aber zurückbehalten müssen. Der Sinn der Exkretion liegt also nicht in der Entfernung des Wassers, sondern der in ihm gelösten Stoffe¹⁾.

Die Notwendigkeit der Ausscheidung ist für eine Anzahl Pflanzen durch Versuche erbracht, die zugleich lehren, daß die Exkretbeseitigung durch die Wurzeln, welche nach manchen Forschern (vgl. weiter oben pag. 17 u. 31) sehr beträchtlich sein soll, nicht hinreicht, um unsere Versuchspflanzen vor mehr oder weniger weit gehender Beschädigung zu schützen.

Perldrüsen.

Als Folge der erzwungenen Zurückhaltung von Stoffen, die unter günstigen Bedingungen zur Ausscheidung gelangt wären, wurde bei den geschilderten Versuchen fast nur das vorzeitige Absterben gewisser Teile beobachtet. Abnorme Gewebewucherung in dem Bereich der in ihrer Tätigkeit behinderten Exkretionsorgane sah ich mit Ausnahme zweifelhafter Fälle bei Cruciferen nicht eintreten. Auf Grund allerdings nur fragmentarischer Untersuchungen an verschiedenen Ampelideen halte ich es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß die Perldrüsen ihre Entstehung erschwerter Ausscheidung verdanken.

1) Um das Gedeihen von Zierpflanzen in der Luft unserer Wohnräume, die besonders in geheizten Zimmern, also im Winter, sehr trocken ist, zu fördern, empfiehlt man, die Blätter mit Wasser zu bebrausen. Gewöhnlich geschieht dies bei Tag, also zur Zeit stärkster Transpiration unter der Annahme, dadurch den Wasserverlust zu vermindern und mithin die Assimilation des Kohlenstoffs zu begünstigen. Auf Grund der hier mitgeteilten Erfahrungen wäre meines Erachtens zu prüfen, ob es nicht, wenigstens bei exkretionsbedürftigen Pflanzen, sich besonders lohnen würde, die Blätter bei Nacht zu befeuchten, also zu den Zeiten geringerer Transpiration, wo die Exkretion am ehesten zu erwarten ist.

Küster¹⁾ zählt die Perldrüsen der Ampelideen zu den Intumescenzen, von denen sie sich aber dadurch unterscheiden, daß sie sich leicht von ihrem Mutterboden ablösen. Ihre Entstehung ist bekanntlich an Spaltöffnungen gebunden: die Parenchymzellen wachsen in die Atemhöhle hinein, heben die Epidermis in die Höhe und bilden mit dieser glashelle Kügelchen, an deren Scheitel die weit geöffneten Schließzellen zu finden sind. Sie können sich sehr rasch entwickeln. Küster ist im Zweifel, ob sie sich als „normale“ Gebilde betrachten lassen oder ob sie den abnormen zuzurechnen sind. Lichtmangel und feuchte Luft scheinen ihre Entstehung zu fördern. Für wenig befriedigend hält er die ökologischen Deutungen von Müller-Thurgau, der in ihnen Schutzorgane gegen kleine Tiere erblickt und von O. Penzig, der sie für Futterkörper kleiner Tiere ansieht. Ich selbst halte mit Küster die oft in großen Mengen an Blättern, Zweigen und Ranken vorhandenen Gebilde für krankhafte Erzeugnisse, höchst wahrscheinlich veranlaßt durch erzwungene Zurückhaltung von Exkreten.

Betrachten wir zunächst eine zur Perldrüsenbildung neigende Pflanze, z. B. eine ältere an einem Gebäude sich emporrankende *Ampelopsis radicans*. Hier sind es nicht die dem Regen und Tau ausgesetzten Sprosse, die Perldrüsen tragen, sondern die gegen Benetzung geschützten Teile im Inneren des Laubwerks, besonders an den einspringenden, Wind und Regen wenig zugänglichen Wänden des Gebäudes. Hier finden sie schwache Belichtung, wenig bewegte und, was mir wesentlich scheint, auch über Nacht trockene Luft, so daß die Wasserspalten in ihrer nächtlichen Tätigkeit beeinträchtigt werden. Je tiefer die Blätter im Buschwerk verborgen sind, um so reicher ist der Besatz mit Perldrüsen. Geradezu übersät mit den glänzenden Kügelchen fand ich Triebe, die in einen nach Süden gelegenen hellen Gang zwischen zwei Abteilungen eines Gewächshauses hinein gewachsen waren und 3—4 m lang vom Giebel herabhängen. An Stengeln und Ranken vereinzelt, schon häufiger an den Blattstielen, ganz besonders aber auf der Unterseite von Blattspreiten und Nebenblättern waren Perldrüsen in Menge an den Rippen vorhanden, und zwar schon an den eben aus der Knospenlage hervortretenden Teilen.

Daß die trockene Luft des hellen Raumes die massenhafte Ausbildung der Perldrüsen veranlaßt hatte, bewiesen die Folgen der Einführung von Triebspitzen in feucht gehaltene Glaszylinder. Hier blieben die neu heranwachsenden Teile fast ganz frei von Perldrüsen, die bald

1) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., pag. 52. Jena 1916.

wieder erschienen, nachdem die Triebe einige Zeit der trockenen Luft ausgesetzt gewesen waren.

Ähnliche Ergebnisse wurden mit eingetopfter junger *Ampelopsis Veitchii* erzielt. Die bis zum 30. Juli im Freien, an schattigem, feuchtem Orte untergebrachten Pflanzen kamen, die eine in den oben genannten Raum, die andere in eine feuchte Abteilung des Gewächshauses und wurde häufig am Abend bespritzt. Am 31. August zeigte die in feuchter Umgebung gehaltene Pflanze nur ganz wenige Perldrüsen; bei dem von trockener Luft umgebenen Exemplar hatten sich dagegen, schon nach 2 Tagen, an den jüngsten Blättern einige gebildet und ihre Zahl nahm derart zu, daß gegen Ende Juli alle jüngeren Blätter diese Gebilde in größerer Zahl an den Rippen der Blattunterseite, am Stiel, vereinzelt auch an den Stengelgliedern und Ranken trugen. An älteren, aber noch lebenskräftigen Blättern traten sie nur ganz vereinzelt auf.

Weniger als die untersuchten *Ampelopsis*-arten neigt *Vitis vinifera* zur Perldrüsenbildung; doch gelang es auch, eine im Freien gewachsene, bis jetzt davon freie Keimpflanze dazu zu veranlassen. Sie wurde vorsichtig eingetopft, zunächst zum Anwachsen ins Warmhaus gestellt und Ende August in einem trockenen, gut beleuchteten Raum untergebracht. Nach 14 Tagen waren an einem einzigen Blatt 14 völlig ausgebildete Drüsen vorhanden, zahlreiche andere an den jüngeren Blättern eben in der Ausbildung begriffen.

Trockene Luft befördert also in hohem Grade die Perldrüsenbildung, eine Wahrnehmung, die der Angabe Küster's, der sie bei *A. Veitchii* an Blättern, die mit der Oberseite auf Wasser schwammen, schon nach 24 Stunden entstehen sah, zunächst zu widersprechen scheint. Die Aufklärung dieses Widerspruches muß eingehenderen, verschieden abgeänderten Versuchen vorbehalten bleiben. Es wird zu unterscheiden sein zwischen der Vorbereitung zur Bildung dieser Wucherungen und den ihr Auswachsen begünstigenden Ursachen.

Zugunsten der hier angesprochenen Vermutung, die in den Perldrüsen die Folge unterdrückter Guttation sieht, sprechen auch Versuche, die im Winter und im ersten Frühjahr mit abgeschnittenen Sprossen der genannten Versuchspflanzen ausgeführt wurden. Mit den Schnittflächen in Wasser tauchend, standen die einen an der Südseite eines Warmhauses, wo sie vor Bespritzen geschützt, von verhältnismäßig trockener Luft umgeben waren; die anderen waren in zugedeckten Glasgefäßen untergebracht an der Nordseite des Hauses, wo sie fort-

während, infolge häufigen Bebrausens, nahezu gesättigter Luft ausgesetzt waren. Gegen Mitte März trugen die trockener stehenden Exemplare bereits zahlreiche, große Perldrüsen an den starken Rippen der Unterseite der entfalteten Blätter. An den möglichst feucht gehaltenen Sprossen fehlte an manchen Blättern davon noch jede Spur; an anderen wieder waren die Drüsen meist so winzig, daß sie erst mit der Lupe zu sehen waren und wenn überhaupt erst viel später heranwuchsen.

Diese Wahrnehmungen an unbewurzelten Sprossen sprechen, wenn auch noch andere Ursachen im Spiel sein mögen, gleichfalls für die oben vertretene Auffassung, die das Entstehen der Perldrüsen der Zurückhaltung von Exkreten zuschreibt. Der spärlichere Perldrüsenbesatz an den sehr feucht gehaltenen Sprossen dürfte auf der, unter diesen Umständen möglichen Ausscheidung beruhen, eine Möglichkeit, die bei den trockener gehaltenen Objekten nicht gegeben war.

Bei diesen und ähnlichen Versuchen mit abgeschnittenen Sprossen von *Ampelopsis* fiel mir auf, daß die Größe der Zweigstücke darüber entscheidet, ob sich viel oder wenig Perldrüsen zeigen werden an den jungen, aus den Ruheknospen hervorgegangenen Trieben. Nachdem ich einmal hierauf aufmerksam geworden war, stellte ich vergleichende Versuche an mit schwächtigen vorjährigen Stengeln der beiden *Ampelopsis*-Arten und mehrjährigen, dicken, mehrere Dezimeter langen Stammstücken mit zahlreichen Knospen.

Von 20 schwächtigen Stengeln hatten 18 der *A. radicans* und 15 der *A. Veitchii* kräftig heranwachsende Triebe mit gut ausgebildeten Blättern entwickelt, die am 30. April alle vollständig frei von Perldrüsen waren. An den gleichzeitig (3. April) in Kultur genommenen starken Stammstücken trugen dagegen die jungen Triebe äußerst zahlreiche Drüsen an den üblichen Stellen. Einzelne Blätter mit noch gefalteten Spreiten waren damit so dicht besetzt, daß das Gesamtvolumen der weißen Kügelchen dasjenige des Blattes selbst übertraf. Bei weiterem Wachstum der Spreiten rückten dann die sich noch stark vergrößernden Kugeln auseinander. Wenn sich auch in anderen Versuchen nicht so starke Unterschiede herausstellten, so trat doch immer der Gegensatz zwischen schwachen und starken Zweigstücken hervor. Auf Grund meiner Auffassung von den Ursachen der Perldrüsenbildung neige ich zu der Annahme, daß der Unterschied darauf beruhe, daß den Jungtrieben aus starken Sprossen mehr Stoffe zufließen als denjenigen aus schwächtigen; es werden mithin bei ihnen

auch mehr Abfallstoffe vorhanden sein, die durch ihre Gegenwart die Entstehung dieser krankhaften Gebilde veranlassen.

Zusammenfassung. Die Bedeutung der wässerigen Ausscheidungen liegt nicht in der etwaigen Verhinderung einer, falls sie überhaupt unter natürlichen Verhältnissen eintritt, dann harmlosen Infiltration der Interzellarräume; sie ist vielmehr auf dem Gebiet der Salzökonomie zu suchen. Was zunächst die Nährsalzaufnahme betrifft, so ist eine solche von außen vermittelt der Wasserspalten und Wasserdrüsen im allgemeinen von durchaus untergeordneter Bedeutung, falls nicht die Oberfläche der Blätter für Salzlösungen durchlässig ist, eine Eigenschaft, welche man sich bekanntlich bei der Bekämpfung verschiedener Unkräuter (Ackersenf, Ackerdistel) und zwecks der Heilung der Chlorose zunutze macht, ja die sogar eine neue, von Hiltner empfohlene Düngung ermöglicht.

Diese Annahme wird durch die Beobachtung bestätigt, daß fast alle Schattenpflanzen, vornehmlich die Kräuter, aber auch manche Holzgewächse, soweit sie schnellwüchsig und autotroph sind, stark ausscheiden. Pflanzen, denen die Guttation fehlt, und die dennoch bei geringerem Lichtgenuß gedeihen, sind fast durchweg mykotroph.

Die fördernde Wirkung der Ausscheidung kommt ferner den nach einmaligem Fruchten absterbenden Zwergpflanzen zugute und auch die meist stark transpirierenden Wurzelparasiten machen sie sich zu Nutzen, besonders die Rhinanthaceen, die auf die Reservestoffe der Samen solange angewiesen sind, bis sie die Haustorien ausgebildet haben. Wenn bei *Viscum* und *Thesium* Guttation fehlt, so dürfte sich dies daraus erklären, daß sie als ausdauernde Gewächse ernährungsphysiologisch günstiger gestellt sind als einjährige Pflanzen.

Eine weitere, vielleicht noch wichtigere Aufgabe der Hydathoden ist die Beseitigung verschiedener, nicht mehr verwertbarer Stoffe, deren Anhäufung im Inneren der Pflanze mehr oder weniger schädlich wirkt, ja zum Tode der ganzen Pflanze führen kann.

Während die mit Wasserdrüsen ausgestatteten Gewächse auch in trockenerer Luft auszuscheiden vermögen und sich an den Ausscheidungsstellen mit Krümeligen Exkretrückständen bedecken (*Phaseolus*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Althaea*, manche Farne), läßt sich bei den Wasserspalten führenden Arten die Exkretion dadurch verhindern, daß man sie Tag und Nacht einer sehr trockenen Zimmerluft aussetzt. Die schädlichen Folgen der unterbundenen Ausscheidung treten zwar bei den verschiedenen Pflanzen nicht gleich schnell und gleich stark auf, sind

aber bei manchen so ausgeprägt, daß die Krankheitserscheinungen kaum anders gedeutet werden können. Bei *Impatiens noli tangere* beginnt die Erkrankung mit dem Verfärben, Braunwerden und schließlichem Absterben der Blattspitzen und greift dann auf andere, in der Nähe der Wasserspalten gelegene Spreitenteile über. *Equisetum*-Arten zeigen eine basipetal fortschreitende Bräunung der Internodien, die bis zum Absterben ganzer Sprosse führen kann. Bei *Carex*, Gramineen, *Pilularia* bedingt die Anhäufung von Exkreten im Inneren gleichfalls das Absterben der Blattspitzen. Für *Fragaria* endlich bedeutet die Unterbindung der Exkretion den Tod der ganzen Pflanze.

Es muß einstweilen dahin gestellt bleiben, wodurch die Schädigung bedingt ist, ob durch physikalische oder chemische Vorgänge; man wird an osmotische Verhältnisse oder Vergiftungserscheinungen denken können. Die Verjauchung, die sich im Inneren der *Equisetum*-sprosse zeigt, macht eine Vergiftung (durch Kalium?) wahrscheinlich. Wenn endlich Cruciferen durch derartige Eingriffe scheinbar nicht oder doch nur wenig geschädigt werden, so dürfte dies vielleicht dem Saftreichtum ihrer Blätter und ihrer Anpassung an nährsalzreiche Böden zuzuschreiben sein.

Daß es in all diesen Fällen nicht um die Beseitigung des bloßen Wassers, sondern um die der darin gelösten Exkrete handelt, dürfte ohne weiteres einleuchten, da ja die stets gesund gebliebenen Vergleichspflanzen bezüglich der Transpirationsmöglichkeit von den Versuchspflanzen nichts voraus hatten.

Die Perldrüsen der Ampelideen sind krankhafte Gebilde, deren Entstehung wahrscheinlich auf veränderter Exkretion beruht.

V. Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungszustand und verschiedenen Vorgängen (Atmung, Nastieen, Exkretion).

Die Exkretion, die unter allen Umständen an einen gewissen Wassergehalt der Ausscheidungsorgane gebunden sein wird, ist je nach der Art dieser letzteren in sehr verschiedenem Grade abhängig von der Ergiebigkeit der Wasseraufnahme der ausscheidenden Pflanzen. Ohne auf physiologische Einzelheiten einzugehen, erinnere ich nur daran, daß durch Steigerung der Transpiration in trockener Zimmerluft (vgl. pag. 33) die Guttation durch Wasserspalten zum Teil völlig verhindert werden konnte, während dies bei Wasserdrüsen nicht oder doch nur in geringerem Grade gelang und die extrafloralen Nektarien

endlich ihre Tätigkeit anscheinend ungehindert und unbegrenzt fortzusetzen vermochten. Wenn nun bei den Wasserspalten führenden Pflanzen durch erhöhte Transpiration die Exkretion erschwert oder gar verhindert werden kann, so wird andererseits Herabsetzung der Wasserdampfabgabe die Guttation befördern müssen, in besonders hervorragendem Maße, wenn die Aufnahme durch die Wurzeln begünstigt wird. Zum Vorzeigen der Guttation ist es denn auch üblich, den Wurzeln der unter Glaskästen gehaltenen Pflanzen warmes Wasser zuzuführen.

In der freien Natur beginnt die Exkretion, je nach dem Wassergehalt des Bodens und der Luftfeuchtigkeit, früher oder später in den Abendstunden; begünstigt wird sie in hohem Grade durch Windstille. Da nun die Transpirationsgröße nicht allein durch die atmosphärischen Zustände, sondern auch durch das Verhalten der Spaltöffnungen beeinflusst wird, so stellt sich von selbst die Frage nach den Beziehungen zwischen Spaltenweite und Exkretion. Wie bekannt öffnen sich bei heiterem Wetter die Stomata frühmorgens und erreichen die größte Spaltweite, die nicht lange beibehalten wird, um Mittag herum. Früher oder später nach Mittag beginnt die Verengerung, und bei Sonnenuntergang ist die geringste Spaltweite erreicht, die während der Nacht erhalten bleibt. Bei manchen Pflanzen geht die nächtliche Verengung der Spaltöffnungen bis zum vollständigen Verschuß, bei anderen bleibt sie mehr oder weniger davon entfernt.

Die Folgen des Spaltenverschlusses für verschiedene physiologische Vorgänge scheinen mir, trotz verschiedener Anläufe, noch nicht hinreichend Beachtung gefunden zu haben. Er bedeutet nämlich nicht bloß eine Minderung der Wasserdampfabgabe, sondern auch eine Erschwerung der Kohlensäureaushauchung, mithin eine Verringerung des Verlustes an organischer Substanz während der Nacht. Dies dürfte nicht nur für die Sukkulente mit geringer Oberflächenentwicklung der Assimilationsorgane, sondern auch für andere Gewächse mit strengem Spaltenverschluß von Bedeutung sein.

Bei Stamm- und Blattsukkulente, aber auch bei manchen Gewächsen mit weniger massigen Assimilationsorganen, werden während der nächtlichen Lichtentziehung beim Atmungsvorgang statt Kohlensäure Apfelsäure oder andere organische Säuren gebildet. „Für diese Pflanzen, bei denen der Gasaustausch und insbesondere die Gewinnung von Kohlensäure erschwert ist, bietet es ohne Frage Vorteil, wenn während der Nacht möglichst wenig Kohlensäure durch den Atmungsprozeß verloren geht“ (Pfeffer, Physiologie, II. Aufl., Bd. I, pag. 390 u. ff.).

Soweit meine Untersuchungen reichen, tritt nun bei diesen Gewächsen schon frühzeitig Spaltenschluß ein, und zwar nicht nur bei Nacht, sondern auch während des Tags unter wenig günstigen Assimilationsbedingungen.

Die Frage nach der Beteiligung der Spaltöffnungen beim Atmungs-gaswechsel ist noch strittig und verdient jedenfalls noch weitere Beachtung. Gegen die sonst geltende Annahme sprechen z. B. die Versuchsergebnisse von A. Meyer und N. T. Deleano¹⁾, nach welchen der Spaltöffnungszustand für die Entstehung der Periodizität der CO_2 -Produktion bei *Vitis vinifera* keine Bedeutung haben soll. Linsbauer²⁾ spricht sich ganz allgemein dahin aus, daß der Atmungs-gaswechsel sich ungestört bei geschlossenen, ja selbst bei fehlenden Spaltöffnungen vollzieht. In letzterem Fall muß dies ja zutreffen, wahrscheinlich auch bei hygrophilen Gewächsen mit sehr wegsamer Cuticula. Anders dürfte es sich verhalten bei Pflanzen mit dicker Cuticula, also bei lederartigen Blättern (z. B. *Ficus elastica* und anderen Immergrünen), Stamm- und Blattsukkulenten, überhaupt bei Gewächsen mit hermetischem Spaltenverschluß. Bei erneuten Untersuchungen dieser Frage wird man also bei der Auswahl der Versuchspflanzen deren Ökologie zu berücksichtigen haben.

Unter den mannigfaltigen Faktoren, welche den Zustand der Spaltöffnungen beeinflussen, ist von unserem Gesichtspunkt aus noch besonders beachtenswert die von F. Darwin festgestellte, durch Linsbauer (l. c. I, pag. 127) eingehender erforschte Wirkung der Kohlensäure bemerkenswert. Nach letzterem wirkt CO_2 -Anhäufung in gleicher Weise wie Verdunkelung auf die Schließbewegung, während umgekehrt Belichtung und CO_2 -Entzug gleichsinnig eine Öffnung bewirken. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß dies Verhalten von großer biologischer Bedeutung ist. Da nämlich bei Lichtentzug, infolge des Ausfalls der Zerlegung der CO_2 , aber fortgesetzter Atmung, im Blattinneren zunächst eine CO_2 -Zunahme eintritt, welche die Stomata mit einer Schließbewegung beantworten, so wird das Entweichen der Kohlensäure, das bei geschlossenen Spalten nur noch durch die Cuticula vor sich gehen kann, erschwert, mithin der Verlust an organischer

1) Meyer, A. und Deleano, N. T., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atmungsgröße. Zeitschrift für Botanik 1911, Bd. III, pag. 667.

2) Linsbauer, K. II, Über die Physiologie der Spaltöffnungen. Die Naturwissenschaften, 1918, Bd. VI, pag. 85.

Substanz verringert. Bei vielen Gewächsen, wie bekannt nicht nur bei Sukkulenten, werden dann statt Kohlensäure organische Säuren beim Atmungsprozeß gebildet, was eine weitere, wohl noch viel stärkere Verringerung des nächtlichen Verlustes an organischer Substanz bedeuten mag.

Über die durch zunehmenden CO_2 -Gehalt bedingte Herabsetzung der Transpiration (vgl. Linsbauer I, pag. 137) liegen schon mehrere übereinstimmende Beobachtungen vor. Wie groß die Bedeutung des Spaltenschlusses für die Ernährungsbilanz sein mag, ist vor der Hand nicht abzusehen.

Eine andere meines Wissens noch nicht behandelte Frage betrifft die Beziehungen zwischen Spaltenweite und nastischen Krümmungen, die auf Unterschieden des Wachstums oder des Turgors an den entgegengesetzten Seiten der Organe beruhen. Hier soll zunächst von denjenigen die Rede sein, die durch Veränderungen des Wassergehalts hervorgerufen werden.

Bei der oft untersuchten *Impatiens parviflora* verharren, wie bekannt, die noch wachstumsfähigen Blätter während des Tages in der schon am frühen Morgen eingenommenen horizontalen Tagstellung. Bei beginnender Dunkelheit tritt dann ziemlich schnell eine Senkbewegung ein, die dahin führt, daß die Blätter mit der Spitze den Stengel berühren.

Wie Hermann¹⁾ gezeigt hat, spielen die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Gelenke bei den Bewegungen der Blätter der Marantaceen eine wesentliche Rolle; ihre Ausschaltung durch Benetzung mit Wasser oder Bestreichen mit Kakaobutter ist gleichbedeutend mit der Aufhebung der Blattbewegung. Bei den nyktinastischen Krümmungen junger, noch wachstumsfähiger Blätter dürften die Stomata gleichfalls, zum mindesten bei der Einleitung der Schlafbewegung, ganz wesentlich mitwirken. Aber auch bei anderen Erscheinungen — Hydro-
nastie und Chemonastie — wird das Verhalten der Spaltöffnungen, mehr als dies bisher geschehen, zu berücksichtigen sein. Hierdurch wird allerdings die Untersuchung in unliebsamer Weise erschwert.

Urtica dioica gehört zu den Pflanzen, deren noch im Wachstum begriffene Blätter bei Verdunkelung sich epinastisch krümmen; dasselbe stellt sich ein bei Versenkung der Pflanze unter Wasser, bei Bespritzung, bei Unterbringung in einen feucht gehaltenen Glaskasten,

1) Hermann, W., Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehungen zur Transpiration. Flora 1917.

alles Umstände, die an sich schon die Transpiration herabsetzen. Aber auch unter in bezug auf Wassergehalt der Umgebung entgegengesetzten Bedingungen, nämlich in trockener Laboratoriumluft, zeigen die Blätter merkwürdigerweise dasselbe Verhalten. Die Brennessel gehört eben zu den Pflanzen, die, wie die Kobaltpapierprobe und die Infiltrationsmethode zeigen, bei Verdunkelung die Spaltöffnungen bald verschließen. Einen gleichsinnigen Erfolg — Verschluß der Stomata — hat nun auch die durch Leuchtgas verunreinigte Laboratoriumluft. Während reiner Luft ausgesetzte Blätter mit der Unterseite ein bestimmtes Kobaltpapier schon in weniger als einer Minute verfärben, tritt bei gleichalterigen Spreiten, die nach mehrtägigem Aufenthalt im Laboratorium sich stark epinastisch gekrümmt haben, auch nach einer Viertelstunde noch keine Verfärbung ein. Gleichsinnige Unterschiede wurden bei *Impatiens parviflora*, *Ervum lens*, *Sambucus nigra* gefunden; geringere Unterschiede wurden bisher beobachtet bei *Maranta Kerchoveana*, *Tropaeolum majus*. Bei *Callisia repens*, deren Blätter, wie Wächter¹⁾ gefunden hat, sich unter Wasser, wie unter Einwirkung von Leuchtgas, stark epinastisch krümmen, fand ich nach mehrtägigem Aufenthalt in Laboratoriumluft die Stomata geschlossen: nach 10 Minuten war Kobaltpapier noch nicht oder kaum gerötet, während nicht vergaste Blätter dies schon nach $1\frac{1}{2}$ —2 Minuten getan hatten; Jodbenzol drang nur langsam ein und zwar vom Rande aus. Die am unverletzten Blatt durchführbare mikroskopische Untersuchung ergab vollständigen Verschluß der Spalten an den vergasten Blättern.

Die Spaltenweite wird also bei künftigen Untersuchungen der Wirkungen der Laboratoriumluft sorgfältig berücksichtigt werden müssen, da mindestens ein Teil der bisher beobachteten Erscheinungen höchstwahrscheinlich auf den Folgen des Spaltenschlusses beruht, so die Zunahme des Turgors wegen der herabgesetzten Transpiration. Andere Besonderheiten wie die beobachtete Zunahme des Asparagins dürfte mit dem Kohlehydratmangel zusammenhängen, der selbst durch den Verschluß der Stomata verursacht ist. Letzteren habe ich nicht nur bei chemonastische Krümmungen zeigenden Blättern gefunden, sondern auch dort, wo den Pflanzen äußerlich von Folgen der Gaswirkung nichts anzumerken war. Bei Infiltrationsversuchen erwiesen sich die Stomata geschlossen bei *Phalangium lineare*, *Impatiens Holstii*,

1) Wächter, W., Hydronastische Bewegungen der Blätter von *Callisia repens*. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, Bd. LIII.

Cochlearia officinalis, *Mimulus luteus*, *Valeriana dioica*, *Leontodon taraxacum*.

Als besonders geeignete Objekte erwiesen sich sukkulente Begonienblätter mit glatter Oberhaut, bei denen am Blatt der Spaltöffnungszustand unter dem Mikroskop bei unversehrter Epidermis zu erkennen ist. Von einer halbierten Spreite wurde eine mit der Schnittfläche in Wasser tauchende Hälfte unter Glasglocke in reiner Luft, hellem, diffusem Licht vom Südfenster ausgesetzt; die andere Hälfte befand sich an gleicher Stelle unter einer tubulierten Glocke, in welche zeitweise Leuchtgas hineingeleitet wurde. Nach Verlauf von zwei Stunden (9 Uhr⁴⁵—11 Uhr⁴⁵) waren die Stomata der nicht vergasten Hälfte weit offen, die der vergasten geschlossen. Die Jodprobe ergab in Übereinstimmung mit den Befunden Iljin's, daß die Schließzellen bei offenen Spalten völlig frei von Stärke waren, bei geschlossenen dagegen reichlich Stärke führten. Bei *Ranunculus repens* fanden sich bei den geschlossenen Spalten große, bei den offenen nur winzige Körner. Es reagieren also die Stomata bei diesen Pflanzen auf Gaswirkung mit einer Schließbewegung, die für das Gedeihen der Pflanzen schädliche Folgen hat.

Es ist selbstverständlich, daß die Reaktion der Schließzellen auf Gasbestandteile, wie auch ihre Folgen nicht biologisch gewertet werden können, da die Blätter in der Natur nie mit Leuchtgas in Berührung kommen. Die wegen ihrer Wirkungen unvorteilhafte Reaktion der Schließzellen ist in deren hoher Empfindlichkeit begründet. Ich erinnere hier an den analogen Fall bei *Mimosa pudica*, deren Bewegungen nicht nur durch Berührung, Licht und andere natürliche Reize, sondern auch durch ganz ungewohnte chemische Reize ausgelöst werden.

Da der Assimilationswechsel ganz vorwiegend durch die Stomata vor sich geht, darf es nicht wundern, wenn die in Laboratoriumluft stehenden Pflanzen sehr arm an Stärke sind. Bei verschiedenen Arten fand ich in den Spreiten, obwohl die Töpfe am Südfenster standen, sehr wenig, bei manchen, nach längerem Aufenthalt in der schädlichen Atmosphäre, zeitweise gar keine Stärke in den Zellen des Assimilationsgewebes, so bei der Kartoffel, Linse, Phaseolus, *Sambucus nigra*, *Taraxacum*, *Cystopteris bulbifera* und manchen anderen. An einzelnen Tagen fand ich in Stückchen von bereits stärkefrei gefundenen Spreiten wieder deutliche Spuren dieses Kohlehydrats; es war dies besonders der Fall an den während des Kriegs so häufigen Gas-sperrtagen. Trotz der Gegenwart von Leuchtgas in abgeschlossenen Glasbehältern verrät die Jodprobe bald eine starke Stärkeanhäufung,

wenn die Blätter in an Kohlensäure angereicherter Atmosphäre gehalten worden sind. Bei Pflanzen ohne den Gaswechsel erschwender Cuticula fand ich stets Stärke. So bei vorher entstärkter Spirogyra, Fegatella, auch dann, wenn ein fortlaufender Leuchtgasstrom durch die Behälter geleitet wurde. Der Prozeß der Kohlenstoffassimilation selbst wurde also keineswegs verhindert, ein deutlicher Beweis dafür, daß der Verschluß der Stomata in erster Linie bei der Erklärung der schädlichen Wirkungen der Laboratoriumluft in Betracht kommt.

Auf den Spaltenverschluß ist auch das bekannte Ausbleiben der geotropischen Krümmungen bei Fortdauer der phototropischen zurückzuführen. Nach längerem Aufenthalt in Laboratoriumluft verschwindet nämlich die Stärke sogar aus den Zellen der Stärkescheide und den Wurzelspitzen, wenn die Pflanzen schwach belichtet werden. Diese Wahrnehmungen liefern eine einwandfreie Stütze der Haberlandt-Nemeč'schen Statolithentheorie.

Die in Laboratoriumluft ausgehungerten Pflanzen zeigen bekanntlich oft abnorm gedunsene Stengel, deren krankhafte Beschaffenheit wohl auch als eine indirekte Folge des Spaltenverschlusses anzusehen ist. Da die Exkretion von Abfallstoffen in hohem Grade von dem Ernährungszustande abhängt, so unterbleibt dieser die Gesundheit erhaltende Vorgang bei den unterernährten Kümmerlingen unserer Laboratorien und es stellen sich die oft beschriebenen Abnormitäten als Folgen der Exkretzurückhaltung ein. In einer späteren Abhandlung soll auf die hier nur kurz angedeuteten Fragen näher eingegangen werden.

In der Laboratoriumluft steht der Forschung ein bequemes Mittel zur Herbeiführung der Erschöpfung der Pflanzen an Kohlehydraten zur Verfügung, was für mancherlei Untersuchungen von Wert sein dürfte. Andererseits bilden die mitgeteilten Befunde, die durch weitere Untersuchungen ergänzt werden sollen, eine für den Pflanzenphysiologen höchst unangenehme Überraschung, da sie zeigen, daß die unreine Laboratoriumluft sich nicht nur dort geltend macht, wo die Pflanzen durch die ohne weiteres sichtbaren Änderungen des normalen Verhaltens ihren krankhaften Zustand verraten; die schädlichen Wirkungen sind viel verbreiteter, als man bisher anzunehmen geneigt war. Der pflanzenphysiologische Betrieb wird in hohem Grade erschwert; quantitative Assimilations- und Atmungsversuche und sicher noch mancherlei andere Untersuchungen werden nur in reiner Luft ausgeführt werden dürfen.

Auf das Konto der durch Spaltenverschluß bedingten Erschwerung der Assimilation muß wohl in erster Linie das kümmerliche Gedeihen von Zierpflanzen in Wohnräumen mit Gasbeleuchtung gesetzt werden: die Pflanzen leiden an Unterernährung. Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß der oder die giftigen Bestandteile des Leuchtgases — nach Wehmer¹⁾ soll es in erster Linie Blausäure sein — auch bei der äußerst starken Verdünnung in der Laboratoriumluft ihre Wirkung nicht bloß auf die Schließzellen, sondern auch auf andere Gewebeelemente ausüben können.

Es sei hier noch erwähnt, daß an chemonastisch gekrümmten Blättern der Brennessel die Krümmungen an noch wachstumsfähigen Blättern bei Besonnung nach wenigen (2—3) Stunden — auch bei weiterem Aufenthalt im Laboratorium — völlig zurückgehen. Dies gilt nicht bloß für die Laubblätter, sondern auch für die Kotyledonen. Über Nacht pflegen dann die Krümmungen sich wieder einzustellen. Ob die geschilderte Stellungsänderung auf direkter Wirkung des Lichtes beruht oder Folge erhöhter, den Turgor herabsetzender Transpiration ist, muß ich dahin gestellt sein lassen.

Bei manchen Gewächsen tritt bekanntlich an älteren, dem Absterben entgegengehenden Blättern eine Änderung der Lage ein, die sich darin äußert, daß sie durch epinastische Krümmung des Stiels steil nach unten gerichtet werden, so bei *Aucuba*, *Ficus elastica* und manchen anderen Immergrünen; besonders auffällig ist dies bei den Wedeln der Cycadeen (*Cycas revoluta*, *Dioon edule*), die durch starke Abwärtskrümmung des Blattstielgrundes herabhängen und so gewissermaßen den jüngeren Wedeln Platz machen. Es wird zu prüfen sein, ob diese Erscheinung nicht gleichfalls durch Spaltenverschluß eingeleitet wird.

Wenden wir uns nun den Beziehungen zwischen Spaltenweite und Exkretion zu. Bei Beobachtungen im Freien läßt sich in den feuchten Abendstunden der Spaltöffnungszustand nur durch die In-

1) Wehmer, C., Leuchtgaswirkung auf Pflanzen. Blausäure als gefährlichster Gasbestandteil. Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft 1918, Bd. XXXVI, pag. 460.

filtrationsmethode prüfen; in vielen Fällen wurden außerdem die sofort nach der Abtrennung in Glasdosen aufbewahrten Blätter im Laboratorium der Kobaltprobe unterworfen. Auf Petroläther¹⁾, der noch durch sehr verengte Spalten eindringt, wenn durch Benzol, Alkohol oder Xylol keine Infiltration mehr erfolgt, mußte leider verzichtet werden. Benutzt habe ich Benzol, dem nach Neger's Vorschlag etwas Jod zugesetzt worden war zum Zweck der dauernden Dunkelfärbung der infiltrierten Spreiten. Bei stärkehaltigen Blättern, um die es sich hier fast allein handelt, tritt fast sofort nach der Betupfung mit dem Infiltrationsmittel eine die Erkennung des Eindringens fördernde, bleibende Verdunkelung der infiltrierten Stellen ein. Da die Blätter mancher Gewächse die tatsächlich eingetretene Infiltration nicht oder nur schwer erkennen lassen, so wurde zur Vermeidung dieser Fehlerquelle mit der unverletzten Spreite zugleich eine vorher oberflächlich geritzte Stelle betupft. Die Versuche wurden zum Teil im Mai, zum Teil im August, vor Eintritt der Dämmerung, meist an im Garten stehenden Pflanzen vorgenommen. Die Ergebnisse waren je nach dem Alter der Blätter, von denen aber nur ganz gesunde verwendet wurden, und je nach den Witterungsverhältnissen des Tages, ziemlich wechselnd; doch zeigte die Mehrzahl der Pflanzen mit kräftiger Ausscheidung nicht sofortige Infiltration, wodurch sich eine weitgehende Verengung (Verschluß?) der Stomata kundgibt.

Bei diesen Untersuchungen stellte sich als Regel heraus, daß bei krautigen Pflanzen mit starker Ausscheidung die Spalten sich früh am Abend verengen und oft hermetisch verschließen. So zeigten im Mai *Equisetum limosum*, *E. hiemale*, die tagüber meist schon nach wenigen Sekunden Kobaltpapier verfärben und durch Jodbenzol sofort infiltriert werden, in den Abendstunden (6 Uhr) weitgehende Verengung. Nach weiterer halbstündiger Verdunkelung war, auch nach Ablauf einer Viertelstunde, nur an den Blattquirlen, den Sitzen der Ausscheidung, Verfärbung des Kobaltpapiers wahrzunehmen.

Geschlossen oder nahezu geschlossen fand ich die Spaltöffnungen

1) Über die Infiltrationsmethode siehe:

1. Molisch, H., Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen. Zeitschrift für Botanik, 1912, pag. 106.

2. Stein, Emmy, I. Bemerkungen zu der eben genannten Arbeit von Molisch. Ber. d. bot. Ges. 1912, pag. 66 und II. Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. Diss., Jena 1913.

3. Neger, F. W., Eine abgekürzte Jodprobe. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft 1912, pag. 94.

bei *Scolopendrium*, *Osmunda*, *Onoclea*, *Marsilia*, *Pilularia*, verschiedenen Gräsern, *Luzula silvatica*, *Urtica*, *Parietaria*, *Rumex acetosa*, *Mercurialis annua* u. *perennis*, *Menyanthes*, *Hippuris*, *Circaea lutetiana*, *Chelidonium majus*, *Ranunculus lingua*, *Fragaria vesca*, *Geum urbanum*, *Alchemilla vulgaris*, *Viola odorata*, *Geranium Robertianum*, *Impatiens parviflora*, *I. noli-tangere* (weniger), *Malva rotundifolia*, *Cicuta virosa*, *Bryonia dioica*, *Valeriana dioica*, *Mentha piperita*, *Origanum vulgare*, *Hyssopus*, *Teucrium chamaedrys*, *Veronica beccabunga*, *Datura Stramonium*.

Beachtenswert ist das verschiedene Verhalten von Gräsern und der auf ihnen schmarotzenden *Rhinanthaceen*. Gräser, die in den Vormittagsstunden schon nach weniger als einer Minute das Papier verfärben, brauchen dazu in den Abendstunden in der Regel bedeutend längere Zeit: 5 Min. (August) *Triticum sativum*, *Brachypodium pinnatum*, *Avena sativa*, *Panicum miliaceum*, noch länger, bis 15 Min. *Avena elatior*, *Triticum repens*. *Dactylis glomerata* hatte dagegen auch nach längerer Verdunkelung noch wegsame Spalten.

Bei den besonders auf Graswurzeln schmarotzenden *Rhinanthus major* und *minor* waren die Stomata abends 7 Uhr selbst nach vierstündiger künstlicher Verdunkelung dagegen noch weit offen; dergleichen, aber in etwas geringerem Grade, bei *Thesium montanum* (vgl. pag. 68). Die durch die Wurzeln der Wirtspflanze vermittelte Nährsalzversorgung wird bei diesen Salzparasiten durch das Offenbleiben der Spaltöffnungen zu dem bei *Rhinanthus* die Wasserdrüsentätigkeit hinzukommt, unterstützt.

Bei mykotrophen Gewächsen bleiben in den Abendstunden, auch nach schon im Nachmittag eingeleiteter Verdunkelung, die Stomata gleichfalls meist ziemlich weit geöffnet, so bei verschiedenen einheimischen Orchideen, bei denen sie schon Leitgeb¹⁾ die ganze Nacht hindurch, mit Ausnahme des ausscheidenden *Cypripedium*, offen gefunden hatte. Ich selbst fand sie offen bei *Gymnadenia Conopea*, *Orchis latifolia*, *O. sambucina*, *Epipactis latifolia*, *Colchicum*, *Gentiana lutea*, *G. cruciata*, *G. germanica*, *Polygala comosa*, *P. amara*, *Pirola secunda*, *P. chlorantha*.

Auch bei anderen krautigen Pflanzen ohne oder mit nur spärlicher Exkretion fand ich die Stomata über Nacht mehr oder weniger

1) Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitteil. d. bot. Instituts zu Graz 1886, Bd. I, pag. 160.

weit offen. *Linum usitatissimum*, *Euphorbia Cyparissias*, *E. Lathyris*, *Sonchus laevis*, *Lactuca virosa*, *Taraxacum*, *Asclepias Cornuti*, *Galeobdolon luteum*, *Linaria striata*, *Chenopodium stramonifolium*; geschlossen fand ich sie bei verschiedenen Blattsukkulanten: *Sedum*- und *Sempervivum*-Arten.

Von kräftig ausscheidenden Pflanzen, deren Stomata über Nacht offen bleiben, sind von anderen Autoren bereits Arten der Gattung *Ranunculus* genannt worden; ich selbst beobachtete rasche Infiltration und Rötung bei *R. repens*, *R. lanuginosus*, ferner bei *Papaver somniferum*; bei den Cruciferen, die alle ausscheiden, fand ich wechselndes Verhalten.

Bei dem schwankenden, von so verschiedenen Umständen abhängigen Gebahren der Spaltöffnungen können die mitgeteilten, auf wenig zahlreichen und nicht oft genug wiederholten Beobachtungen beruhenden Angaben keinen Anspruch auf größere Genauigkeit machen. Doch weisen sie darauf hin, daß Spaltenverschluß bei der Mehrzahl der Pflanzen mit rasch sich einstellender Guttation schon in den späteren Nachmittagsstunden eintritt; die dadurch bedingte Herabsetzung der Transpiration muß den Eintritt der Ausscheidung und mit ihr die Exkretbeseitigung beschleunigen.

Eingehendere Prüfung verdienen auch die Beziehungen zwischen Spaltenweite und Beginn der Schlafstellung bei Blättern mit Variationsbewegung. Ein besonders geeignetes Objekt hierfür bietet *Amicia zygomeris*, deren Blättchen zu jeder Tageszeit bei Verdunkelung in Schlafstellung übergehen, und deren Stomata sich nach E. Stein (l. c. II, pag. 35) schon in den Vormittagsstunden, wenn auch langsamer als nachmittags, nach Verdunkelung stark verengern. Es wird allerdings nicht leicht sein, die Ursachen der Bewegung der Foliola festzustellen, ob sie Folge des Spaltenzustandes ist oder eine unmittelbare Wirkung der Verdunkelung auf die Gelenke selbst. Ich schließe hiermit diese fragmentarischen Mitteilungen, die nur den Zweck haben, zu weiteren Studien auf diesem Gebiete anzuregen.

Zusammenfassung. Der nächtliche Spaltenverschluß setzt den Verlust an organischer Substanz herab. Der Zustand des Spaltöffnungsapparats steht in inniger Beziehung zu Hydronastie, Nyktinastie und chemonastischen Erscheinungen.

Die Wirkungen der Laboratoriumluft erklären sich mindestens zum Teil aus dem durch Leuchtgasbestandteile bewirkten Spaltenverschluß. Seine Folgen sind Steigerung des Turgors und darauf beruhende nastische

Krümmungen, in hohem Grad erschwerte C-Assimilation. Die in Zimmern mit Gasbeleuchtung kümmernden Pflanzen leiden dadurch an Unterernährung. Die bei vielen Pflanzen schon in den Nachmittagsstunden eintretende Schließbewegung der Spaltöffnungen fördert die Guttation durch Herabsetzung der Transpiration.

VI. Über Menge, Zusammensetzung, Verbleib und Bedeutung der Aschenbestandteile der Ausscheidungsflüssigkeit verschiedener Exkretionsorgane.

In der durch Wasserspalten ausgeschiedenen Flüssigkeit ist der Trockenrückstand in der Regel gering. Nach Unger¹⁾ enthielt die von den Blättern von *Zea Mais* ausgeschiedene Flüssigkeit 0,05% feste Bestandteile und 0,027% Asche; die von *Colocasia antiquorum* abgesonderte Flüssigkeit 0,056% feste Bestandteile und bloß 0,008% Asche. Weit größer sind Trockenrückstand und Asche, in der von Wasserdrüsen stammenden Ausscheidung. Es fanden in der Ausscheidung des Bohnenblattes Nestler²⁾ nahezu 0,5% festen Rückstand, Lepeschkin³⁾ in der ausgeschiedenen Flüssigkeit von *Phaseolus* 0,4%, *Abutilon* 0,5%, *Nicotiana* 0,1%, *Polypodium* 0,2%, *Camellia* 0,5%, *Lathyrus odoratus* 0,5% Salze in Lösung.

Angesichts der meist so geringen Mengen im Wasser gelöster Stoffe könnte man, wie dies auch wiederholt geschehen ist, versucht sein, den Nutzen oder gar die Notwendigkeit ihrer Beseitigung zu bestreiten. Daß dies nicht der richtige Standpunkt wäre, erweisen aber die oben mitgeteilten, allerdings zunächst sich nur auf eine geringe Anzahl von Gewächsen erstreckenden Versuchsergebnisse, die die Notwendigkeit klar erweisen. Angesichts des oft so geringen Salzgehaltes der flüssigen Ausscheidung ist zu bedenken, daß letztere bereits in früher Jugend beginnt und sich auf längere Zeiträume erstreckt, innerhalb welcher unter

1) Zitiert nach der Zusammenfassung von Haberlandt, *Physiol. Pflanzen-anatomie*, 1918, 5. Aufl., pag. 465.

2) A. Nestler, Die Sekretröpfchen an den Laubblättern von *Phaseolus multiflorus* und den Malvaceen. *Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft*, 1899, Bd. XVII, pag. 334.

3) Lepeschkin, II. Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. *Beihefte zum botanischen Zentralblatt* 1906, Bd. XIX, pag. 438.

natürlichen Verhältnissen fast allnächtlich Exkrete aus der Pflanze entfernt werden, deren Gesamtbetrag uns allerdings bis jetzt noch nicht für eine einzige Pflanze bekannt ist. Versuche, die ich an im Garten ausgepflanzter *Colocasia antiquorum* eingeleitet hatte, und die dahin zielten, die Menge der Exkrete eines Blattes festzustellen, von seinem Austritt aus der Blattscheide bis zum Aufhören der Flüssigkeitsabsonderung, sind lange vor dem Abschluß, der erst nach mehreren Wochen hätte erzielt werden können, durch Witterungseinflüsse, starke Regengüsse, Sturm, der die Blätter verletzte, gestört worden.

Die Feststellung der Gesamtmenge der von einem Blatt ausgeschiedenen Exkrete, insbesondere der unverbrennlichen Bestandteile, wäre sehr erwünscht. Es ist möglich, daß sie bei manchen Gewächsen den Aschegehalt des Blattes nicht nur erreicht, sondern sogar übertrifft. Wie dem auch sein mag, die bei manchen Gewächsen schon nach kurzer Verhinderung der Ausscheidung sich einstellenden Schädigungen zeigen, daß es wahrscheinlich nicht bloß auf die Gesamtmenge der zurückgehaltenen Stoffe, sondern auf bestimmte Eigenschaften ankommen wird. Hierbei kann man sowohl an etwaige Störungen der osmotischen Zustände, wie auch an direkte Giftwirkungen denken. Dies führt zur Erörterung der Frage, welche Bestandteile der Gesamtausscheidung für die Schädigung besonders verantwortlich sein mögen.

Von den wohl stets in den Exkreten vorhandenen organischen Stoffen wird kaum anzunehmen sein, daß ihre Ausscheidung einen anderen Vorteil bieten wird, als etwa bei dem Vorgang der Exkretion wirksam zu sein. Ruhländ (l. c. pag. 430 u. ff.) führt verschiedene Tatsachen an, die dafür sprechen, daß die organischen Stoffe eine wesentliche Rolle bei der Sekretion spielen. Sie wären also bloß Voraussetzung für die Exkretion der anorganischen Verbindungen, die in wechselnden Mengen stets in den ausgeschiedenen Flüssigkeiten vorhanden sind.

In dem Lakmuspapier stark bläuenden Exkretwasser der Wasserdrüsen von *Phaseolus* und verschiedener *Malvaceen* hat Nestler (l. c. pag. 334) viel kohlensaures Kali und daneben geringe Mengen von Kalziumkarbonat nachgewiesen. Bei dem an den Ranken, Blattrippen, Hülsen und jungen Samen mit Drüsen versehenen *Lathyrus odoratus* fand Lepeschkin¹⁾ in dem hier neutral reagierenden, keine organischen Stoffe führenden Exkret viel P_2O_5 , sehr viel Cl, etwas SO_3 ,

1) Lepeschkin, I. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, VIII. Sér. Classe physico-math. 1903, Vol. XV, No. 6.

Spuren von N_2O_5 , viel K_2O , dgl. Na_2O , kein CaO , kein kohlensaures Alkali. Große Mengen von $CaCO_3$ fand er nach dem Verdampfen der Flüssigkeit in dem alkalisch reagierenden Exkret von *Nicotiana*, *Abutilon*, *Vicia sativa*; kleinere Mengen bei *Phaseolus*, *Camellia*, *Escallonia*; — S_2O_5 bei *Abutilon*, *Camellia* und besonders bei *Lathyrus*; Cl bei *Nicotiana* (hauptsächlich als $CaCl_2$), *Abutilon*, *Phaseolus*, *Camellia*, *Lathyrus* (sehr viel), *Vicia*, *Polypodium*; — SO_3 bei *Abutilon*, *Nicotiana*, *Phaseolus*. Besonders hervorgehoben werden die überall in großen Mengen vorhandenen Alkalien.

Den obigen Angaben Lepeschkin's über *Lathyrus* kann ich hinzufügen, daß Magnesium und das von ihm vermißte Kalzium in dem Exkret meiner auf kalkreichem Substrat wachsenden Pflanzen vorhanden waren.

In der aus Wasserspalten hervorgetretener Flüssigkeit, deren Trockenrückstand und Salzgehalt an Menge hinter dem der Wasserdrüsenabsonderung zurückstehen, hat bereits Unger¹⁾ bei *Zea Mais*, *Richardia aethiopica* die Gegenwart von Schwefelsäure, Phosphorsäure, Kieselsäure, Chlor, Kalium, Magnesium und vielem Kalzium festgestellt.

Ich halte es für überflüssig, im einzelnen mitzuteilen, was die mikrochemische Untersuchung von Wasserspaltenexkreten ergeben hat. Wenn nicht in den unmittelbar ausgetretenen Tropfen, so lassen sich doch fast stets in dem eingedampften Exkret Kalium, Kalzium, Chloride, Sulfate, Nitrate, seltener Phosphate und Magnesium nachweisen. Gelingt es nicht, wie es z. B. für Nitrate manchmal der Fall war, so genügt es, den Boden mit einer verdünnten Lösung des fehlenden Stoffes zu begießen, um gewöhnlich schon am folgenden Morgen die Reaktion deutlich hervortreten zu sehen.

Menge und Art der mineralischen Exkrete fallen bei einer und derselben Art verschieden aus, je nach dem Alter von Blättern und Pflanze, der Bodenbeschaffenheit, dem Standort usw. Eins scheint aber sicher, daß es sich wohl kaum jemals um bloßes Wasser handelt. Auf gereinigtem Platinblech aufgefangene kleine Tropfen hinterlassen nach vorsichtigem Eindampfen und Glühen fast stets einen zarten aber deutlichen Anflug, in manchen Fällen sogar eine zusammenhängende Kruste zurück. So verhält es sich schon bei Keimpflanzen, in deren

1) Unger, Fr., Über die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanzen.

Ausscheidungen, falls sie in guter Gartenerde wurzeln, in der Regel die Gegenwart von Kalium und Chloriden nachzuweisen ist.

Die Ansicht über die Funktion der Wasserdrüsen als Entsalzungsorgane ist besonders einleuchtend für gewisse, auf salzreichen Böden gedeihende Halophyten, deren Blätter sich oft mit dicken Salzkrusten bedecken¹⁾. Von den zahlreichen einschlägigen Arbeiten sollen hier bloß die neueren von Schtscherback und ganz besonders eine ausgezeichnete Abhandlung von Ruhland berücksichtigt werden. Die auf Anregung von W. Rother t ausgeführte physiologische Untersuchung von J. Schtscherback²⁾ hat zum Gegenstand *Statice Gmelini*, die in hohem Grade die Fähigkeit der Salzausscheidung besitzt und deswegen Böden mit ganz enormem Salzgehalt gut ertragen kann, aber auch auf ganz salzarmem Substrat zu gedeihen vermag.

Manchmal sind die Blätter mit einer glänzenden, hauptsächlich aus Chloriden und Sulfaten von K, Na, Mg bestehenden Salzkruste bedeckt. An abgeschnittenen, mit den Stielen in mit reinem Wasser oder verschiedenen Lösungen gefüllten Reagenzgläsern tauchenden Blättern sah Schtscherback die Spreiten sich mit Exkreten bedecken. Selbst Blattstücke, welche auf verschiedenen Salzlösungen schwimmen, beginnen sogleich unter den Augen des Beobachters sich mit Hilfe ihrer Drüsen von diesen Salzen zu befreien.

Auf Grund vergleichender Versuche mit Blättern, von denen die Salzkruste entfernt worden war, nimmt Schtscherback an, daß verschiedene Stoffe die Sekretion in verschiedenem Grade fördern oder hemmen. „Am meisten fördernd sollen wirken Sulfate und Chloride von Natrium, Kalium und Magnesium. Kalziumverbindungen sollen dagegen, was von Ruhland (pag. 471) bestritten wird, die Exkretion stark hemmen.

Von den kurzen Ausführungen Schtscherback's ausgehend gibt Ruhland eine Darstellung des Baues und des physiologischen Verhaltens der Drüsen. Das stets deutlich alkalisch reagierende Sekret der meist unpassend als „Kalkdrüsen“ bezeichneten Ausscheidungsorgane unterscheidet sich nicht von denjenigen gewöhnlicher Freilandpflanzen, die in Gartenerde ohne besondere Salzzufuhr gewachsen sind. Das Kalziumkarbonat tritt nur deshalb besonders stark in Erscheinung, weil die übrigen leichtlöslichen Stoffe, unter anderen die Chloride, durch Regen weggewaschen werden. Die Drüsen der *Statice* scheiden

1) Vgl. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanatomie* 1918, 5. Aufl., pag. 465.

2) J. Schtscherback, Über die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice Gmelini*. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.* 1910, Bd. XXVIII.

nämlich auch andere aufgenommene Salze aus, sofern sie nur in größeren Mengen geboten werden; auch wichtige Nährstoffe, wie Sulfate, Phosphate, Nitrate, Magnesium und Kalium, finden sich im Exkret, was befremden könnte, wenn nicht zu bedenken wäre, daß alle diese Salze „wegen des mangelnden Anschlusses der Drüsen an das Gefäßbündelsystem des Blattes zuvor reichlich die lebenden Zellen durchströmt haben, so daß sie genügend Gelegenheit hatten, aus der sie durchströmenden Lösung zu schöpfen“.

Auf die das Wachstum hemmenden Folgen veränderter oder doch erschwelter Exkretion in Wasserkulturen, in welchen die Wurzeln von stark konzentrierten Salzlösungen (10 %iger NaCl) umspült sind, macht Ruhland (l. c. pag. 476) gleichfalls aufmerksam. Absterben hat er zwar nicht beobachtet, doch sahen die Blätter kränklich aus und waren rötlich überlaufen.

Bei der großen Mehrzahl der ausscheidenden Pflanzen trennen sich, in scharfem Gegensatz zu den mit Salzkrusten sich umgebenden Halophyten und den Kalkschülferchen tragenden Saxifragen, die Exkrete mit dem Lösungswasser mehr oder weniger rasch von den Blättern. Am raschesten geschieht dies bei bereiften Spreiten (z. B. *Tropaeolum*, *Papaver somniferum*), wo in einer Nacht zahlreiche Tropfen nacheinander von den Rändern abfallen oder gar, wie bekannt, mit Gewalt ausgespritzt werden (*Colocasia antiquorum*). Auf benetzbaren Spreiten verbreitet sich dagegen die ausgeschiedene Flüssigkeit über die Fläche oder fließt in den Rinnen der Blattnerven nach den abwärts geneigten Enden oder Rändern der Spreiten, von wo sie tropfenweise zu Boden fällt. Diese von der Brennessel längst bekannte, aber auch sonst verbreitete Erscheinung wird in einer später erscheinenden Arbeit des Herrn J. Fentzke behandelt werden.

Bei unserer einheimischen Pflanzenwelt kommt es, dank der häufigen, die Spreiten abspülenden Regenfälle im Freien nur selten zur Bildung von Salzkrümeln oder gar -krusten, die nach Verdunsten des Wassers zurückbleiben. Bei Zimmerkulturen, wo die Abspülung durch Regen und Tau unterbleibt, habe ich sie bei Malvaceen, *Sparmannia*, *Phaseolus* und anderen Wasserdrüsen tragenden Pflanzen gesehen.

In auffallendem Gegensatz zu den Fällen raschen Loslösens der Exkrete von den ausscheidenden Stellen stehen diejenigen Pflanzenteile, bei welchen nicht nur die gelösten Stoffe, sondern auch das Lösungswasser in oft nicht unbeträchtlichen Mengen aufgespeichert werden. Es sind dies die zuerst von M. Treub bei *Spathodea campanulata*

beschriebenen Wasserkelche, die von Koorders¹⁾ am eingehendsten untersucht worden sind.

Die fest verschlossenen Blütenknospen verschiedener Bignoniaceen, Solanaceen, Verbenaceen, Scrophulariaceen usw. enthalten kürzere oder längere Zeit das vom Kelch, selten von der Krone ausgeschiedene Wasser fest. Die von Wasserdrüsen besorgte Exkretion erreicht in der Regel ihren Höhepunkt kurz bevor die Geschlechtsorgane fertig ausgebildet sind, wenigstens kurz bevor die Pollenkörner fertig sind und die Samenknospen eine beträchtliche Größe erreicht haben. In seltenen Fällen dauert sie auch während des früheren Fruchtstadiums an. Bei Convolvulaceen, insbesondere bei *Stichocardia tiliaefolia*, fängt sie dagegen nach Svedelius²⁾ erst nach der Anthese an; die von den mächtig anwachsenden, eine Scheinfrucht bildenden Kelchblättern umgebene Frucht reift gleichsam in einem Wasserbade heran.

Der chemischen Beschaffenheit des Wasserkelchinhalts hat schon Treub³⁾ (pag. 41) seine Aufmerksamkeit geschenkt. Bei *Spathodea* fand er 0,65% Trockensubstanz und 0,48% Asche, in welcher Nitrate, Chloride, Sulfate, Kalium, Natrium und Kalzium nachgewiesen wurden. Der Inhalt der Wasserkelche anderer Tropengewächse wurde auf Veranlassung von Koorders durch Boorsma untersucht. In dem frisch gesammelten Exkret von *Clerodendron Minahassae* blieben nach Verdunstung 0,7% feste Stoffe zurück. In der Spur Asche fanden sich Kalium- und Kalziumkarbonat. Bei *Parmentiera cerifera*: Feste Stoffe 2,7%, Asche 0,75%. *Nicandra physaloides*: Feste Stoffe 4%, davon etwa $\frac{1}{6}$ Asche. (Der hohe Gehalt mag hier vielleicht daher rühren, daß in dem Blütenknospenwasser stets zahlreiche losgerissene Trichome enthalten sind.) Nitrate und Sulfate fehlten hier, dagegen waren Chloride vorhanden.

In dem Exkret verschiedener, im botanischen Garten von Jena gezogener *Nicandra*-Pflanzen fand ich selbst Nitrate und Sulfate, von Basen waren vorhanden sehr viel Kalzium und Kalium, Spuren von Magnesium.

1) S. H. Koorders, Über die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen. *Annales du jardin bot. de Buitenzorg* 1897, Vol. XIV. Hier auch die ältere Literatur.

2) Svedelius, Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen. *Flora* 1906, Bd. 96.

3) Treub, M., Les bourgeons floraux du *Spathodea campanulata* Beauv. *Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg* 1889, Vol. VIII.

Im Anschluß an Haberlandt und unter Hinweis auf die anatomische Übereinstimmung zwischen den Hydathoden und den extrafloralen Nektarien, die außen auf Wasserkelchen aufsitzen, spricht Koorders (pag. 453) die Ansicht aus, daß beiderlei Gebilde von einem und demselben Typus abzuleiten sind. Diese Ansicht bekämpft Burck¹⁾, der andererseits aus seinen Beobachtungen schließt, daß die Ausscheidung in den Blütenteilen mit derjenigen an der Oberfläche der Pflanze auch an deren vegetativen Teilen homolog sei und die Anwesenheit des Wassers im Kelch sich daraus erkläre, daß es hier weniger verdunsten könne und sich deshalb hier anhäufe. Die Ausscheidung selbst hält er für bedeutungslos; doch mag sie immerhin die im Kelch eingeschlossenen Teile der Blüten oder die jungen Früchte vor der Vertrocknungsgefahr bewahren.

Auf diese schon von Treub und seinen Nachfolgern geäußerte Ansicht ist meines Erachtens kein besonderes Gewicht zu legen. Da nämlich die zarten Knospen sich gleichsam in einem „Wasserbade“ entwickeln, so ist es begreiflich, daß plötzliche Beseitigung der sie umspülenden Flüssigkeit und Ersatz der letzteren durch Luft, von schädlichen Folgen begleitet wird; würde man ja auch ähnliches beobachten nach Entfernung schützender Hüllen bei Blütenknospen anderer Gewächse. Zum Verständnis der eigentümlichen Gebilde wird man sie von ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus betrachten müssen, nämlich als Entsalzungsorgane, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß noch andere Deutungen mehr oder weniger berechtigt sein mögen.

Im Anschluß an die Wasserspalten und Wasserdrüsen wäre hier eine dritte Art von nach außen tätigen Exkretionsorganen zu besprechen, nämlich die von manchen Forschern von Wasserdrüsen abgeleiteten extrafloralen Nektarien, die zwar viel seltener sind als jene, insbesondere in unserer einheimischen Pflanzenwelt nur bei wenigen Arten vorkommen. Diese Gebilde sind schon des öfteren untersucht und physiologisch wie auch biologisch gedeutet worden, wobei dem regen Ameisenbesuch und seinen Folgen besonderes Interesse geschenkt wurde. Nach meiner später auszuführenden Ansicht, erfüllen die extrafloralen Nektarien die gleiche Aufgabe wie Wasserspalten und Wasserdrüsen: sie wirken als Entsalzungsorgane. Wenn die Behandlung dieser Frage hier einstweilen zurückgestellt wird, so geschieht es, um den Gang der Darstellung nicht zu unterbrechen, da an die rein physiologische Seite

1) Burck, Contribution to the Knowledge of Water-Secretion in plants. II. Secretion of Water in the flower. Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam 1909, p. 417.

der Nektarienfrage sich unmittelbar mancherlei Fragen anschließen, die mit der hier behandelten Hauptfrage nicht in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Hier genüge es mitzuteilen, daß in dem süßen Exkret der Zucker stets von mineralischen Exkreten (K, Ca, Sulfate, Chloride usw.) begleitet wird, Stoffen, die auch dann noch beseitigt werden können, wenn bei geringerer Wasserdurchströmung die Wasserspalten gar nichts, die Wasserdrüsen nur noch sehr wenig zu leisten vermögen. An sehr trocken gehaltenen Pflanzen, wo letztere versagen, wächst bei verhindertem Ameisenbesuch das sirupöse Exkret zu großen zähen Massen heran, in denen neben auskristallisiertem Rohrzucker in weit größeren Mengen dieselben mineralischen Bestandteile vorkommen, die in den Exkreten der Wasserspalten und Wasserdrüsen nachzuweisen sind.

Auf Grund unserer Untersuchungen der Exkretionsorgane werden wir annehmen dürfen, daß wir in ihnen Werkzeuge zu erblicken haben, die einerseits den Erwerb von Nährsalzen fördern, andererseits aber, und dies mag wohl ihre hauptsächlichste Funktion sein, die Beseitigung nicht weiter verwertbarer mineralischer Exkrete ermöglichen. Sie haben also die Aufgabe, Stoffe zu entfernen, die als unnützer Ballast liegen bleiben oder gar als Gifte den Betrieb stören, ja selbst den Tod von Organen, unter Umständen sogar der ganzen Pflanzen zur Folge haben würden. Wenn auch mit der ausgeschiedenen Flüssigkeit organische Verbindungen (Schleime, Zuckerarten) oft in erheblichen Mengen mit den Salzen ausgeschieden werden (extraflöre Nektarien), so kommt es doch in letzter Instanz auf die Beseitigung von Salzen an, so daß man sie, wie wir es schon getan haben, am treffendsten mit dem von Ruhland auf die Drüsen der Halophyten angewendeten Ausdruck „Absalzungsorgane“ bezeichnen kann. Was bei gewissen Bewohnern salzreicher Böden so deutlich hervortritt: die reiche Absonderung von Salzen, die sich in regenarmen Klimaten zu dicken Krusten anhäufen können, ist nur eine extreme Steigerung dessen, was bei der großen Mehrzahl unserer krautigen Gewächse in bescheidenem Maße vorkommt. Niemals handelt es sich bei der Ausscheidung lediglich um reines Wasser. Stets fand ich, falls ich nicht zu kleine, eben ausgeschiedene Tröpfchen, sondern durch Abdampfung eingedicktes Exkret verwendete, verbrennliche und unverbrennliche Rückstände. Dies gilt unter anderem auch von den äußerst reichlichen, aber sehr inhaltarmen Flüssigkeiten von *Caladium esculentum* und *Myriophyllum proserpina-coides*. Auf ein Platinblech gebrachte Tropfen des Exkrets lassen nach vorsichtiger Erwärmung mindestens im Umkreis der verdampften Flüssigkeit eine Randspur zurück, die sich erst bräunt, dann schwärzt

und bei fortgesetztem Glühen einen deutlichen, vom rotglühenden Platinblech sich abhebenden Aschenrest zurückläßt.

Der Aschegehalt der ausgeschiedenen Flüssigkeit unterliegt, wie vergleichende zu verschiedenen Zeiten unternommene Glühproben zeigen, bei einem und demselben Blatt beträchtlichen Schwankungen. Die stärksten Belege auf dem Platinblech stellen sich, aus naheliegenden Gründen, nach mehrtägiger Unterdrückung der Ausscheidung ein.

Zusammenfassung. Der Rückstand, den man nach dem Eintrocknen der Guttationsflüssigkeit erhält, führt neben oft recht beträchtlichen Mengen organischer Substanz stets mineralische Beimengungen. Mögen diese im einzelnen Fall sehr gering und nach der Veraschung oft nur als zarter Anflug auf dem Platinblech sichtbar sein, so gewinnen doch die beseitigten Stoffmengen an Bedeutung, wenn man bedenkt, daß die Ausscheidung während der Ausbildung der Blätter besonders stark zu sein und auch nachher noch mehr oder weniger lange Zeit fort zu bestehen pflegt. In den Salzkrusten mancher Halophyten, den Kalkschülferchen, tritt die Ergiebigkeit direkt vor die Augen; daß man geneigt war, die Leistungsfähigkeit für die Exkretbeseitigung zu unterschätzen, erklärt sich zum Teil aus der Tatsache, daß zum Unterschied von jenen Pflanzen die ausgeschiedene Flüssigkeit samt den darin gelösten Stoffen entweder abtropft (bei bereiften Spreiten), sich über die Blattfläche verteilt oder durch die Blattnervennrinnen abfließt. Die etwa bleibenden Rückstände werden von Regen und Tau abgewaschen. In schroffem Gegensatze hierzu stehen die Pflanzen mit „Wasserkelchen“, in denen nicht nur die gelösten Stoffe, sondern auch deren Lösungswasser zurückgehalten werden, so daß die jungen Früchte geradezu in einem Wasserbade heranreifen.

Im Anschluß an die Wasserspalten und Wasserdrüsen sind die gleichfalls die Beseitigung von mineralischen Exkreten vermittelnden extrafloralen Nektarien zu erwähnen, die auch dann noch leistungsfähig sind, wenn die andern versagen. In dem süßen, Ameisen und anderen Tiere als Beute zufallenden Exkrete findet man nach Veraschung stets reichlich mineralische Rückstände.

VII. Die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Ausscheidungsfähigkeit unter besonderer Berücksichtigung ernährungsphysiologischer Verhältnisse.

In der Pflanzenasche sind neben den für Aufbau und Betrieb notwendigen Bestandteilen solche enthalten, die bedeutungslos geworden sind, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben und solche, die trotz ihrer Entbehrlichkeit aufgenommen worden sind. Es fragt sich nun, ob sich Beziehungen erkennen lassen zwischen Aschenmenge und Vorhandensein bzw. Fehlen von Exkretionsorganen. Übertrifft, wie man a priori zu erwarten geneigt ist, der Aschegehalt der nicht ausscheidenden Blätter tatsächlich den der mit reichlicher Ausscheidung, also derjenigen, die im stande sind, wertlose oder wertlos gewordene Stoffe zu entfernen?

Da der Aschegehalt der Blätter bei einer und derselben Art großen Schwankungen unterworfen ist, je nach dem Alter und der Beschaffenheit von Substrat und Standort, so ist es eine mißliche Sache, die Aschenmengen verschiedener Arten miteinander zu vergleichen. Um diesem Übelstand einigermaßen abzuhelpen, wurden zur Veraschung, wo nichts anderes bemerkt wird, nur voll ausgereifte, womöglich demselben Standorte entnommene Blätter verwendet. Selbstverständlich wurde nur sorgsam gesäubertes Material zur Veraschung benutzt. Da angesichts der bekannten großen Gehaltsunterschiede in den Blättern einer und derselben Art, eine größere Genauigkeit nicht zu erzielen ist, so wurde meist nur etwa 1 g des im Trockenschrank bei 100° getrockneten Materials zur Herstellung der Rohasche im Platintiegel benutzt. Von zusammengesetzten Blättern wurden bloß die Fiedern, bei ganz kleinen Pflanzen (z. B. *Selaginella*) die ganzen Sprosse verwendet. Der mittlere Aschegehalt von 165 einheimischen oder doch im Freien wachsenden Arten betrug 11,6%. Die Gruppierung der Arten nach Prozentsen der Trockensubstanz ergab folgende Zahlen:

Bis 5 % (exkl.) bei 12 Arten,			
zwischen 5 % und 10 % (exkl.) bei 53 Arten,			
„ 10 %	„ 15 %	bei 70 Arten,	
„ 15 %	„ 20 %	18	„
„ 20 %	„ 25 %	6	„
„ 25 %	„ 30 %	6	„

Von dem im ganzen über 200 Rohaschebestimmungen, die ich ausgeführt habe, seien nur diejenigen besprochen, die für unsere Fragestellung von besonderem Interesse sind. Neben den eigenen Unter-

suchungsergebnissen wurden zur Ergänzung an einzelnen Stellen auch Angaben anderer herbeigezogen.

Mykorrhizenpflanzen.

Schon in einer früheren Arbeit (Sinn der Mykorrhizenbildung, pag. 634—661) ist auf die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Wasserdurchströmung, insbesondere des Vorkommens oder Fehlens der Ausscheidung aufmerksam gemacht worden. Damals wurde aber nur auf den Nutzen der Exkretion, nicht aber auf die mir damals unbekannten Nachteile der Exkretzurückhaltung Gewicht gelegt. Die inzwischen gemachten Erfahrungen gestatten es, die früheren Mitteilungen in mancher Hinsicht zu ergänzen.

Von obligat Mykotrophen, von denen manche bekanntlich nicht oder doch nur schwer in Kultur zu halten sind, war der Rohaschegehalt wie folgt:

Polygala amarella 4,1 %; *Gentiana lutea* 4,1 %; *Botrychium lunaria* 4,4 %; *Pirola rotundifolia* 4,4 %; *P. secunda* 4,5 %; *Selaginella spinulosa* 4,7 %; *Corallorhiza innata* (oberirdischer Teil) 5 %; *Neottia nidus avis* (ganze Pflanze) 5,2 %; *Gentiana ciliata* 5,5 %; *Psilotum triquetrum* 5,9 %; *Neottia* (junger Blütenstand) 6,0 %; *Monotropa* (dgl.) 6,1 %; *Orchis pallens* (ganze Pflanze) 6,4 %; *Platanthera bifolia* 7,0 %; *Gentiana germanica* 7,5 %; *Goodyera repens* 7,9 %.

Die Blätter und auch die ganzen Pflanzen der aufgezählten Arten zeichnen sich alle durch einen geringen Aschegehalt aus. Nur bei wenigen der später zu besprechenden Gewächse ist er geringer, bei der großen Mehrzahl beträchtlich größer als bei den erwähnten Mykotrophen, denen mit Ausnahme der *Pirola*-Arten Guttationsorgane fehlen. Da, wie wir später sehen werden, der Aschegehalt nicht ausscheidender Blätter autotropher Pflanzen in der Regel hoch zu sein pflegt, so könnte man seine geringe Höhe bei den obligat mykotrophen damit erklären, daß die tributären Pilze ihnen die Aufnahme von nicht dauernd gebrauchten Salzen zum Teil ersparen, während die Autotrophen letztere anhäufen müssen, falls sie dieselben nicht in gelöstem Zustande zu entfernen vermögen.

Parasiten.

Ganz beträchtliche Unterschiede im Aschegehalt ergab die Untersuchung einheimischer Parasiten. Die chlorophyllfreien Holoparasiten der Gattung *Orobanche* schließen sich in dieser Beziehung den Myko-

trophen an: *O. alba* Stev. 5,2%; *O. Eryngii* 5,4%; *O. speciosa* 6,1%; *O. rubens* 6,3%; *O. caryophyllacea* 7,4%; dgl. die nur spärlich chlorophyllführende *Cuscuta europaea* 5,9%. Anders das Verhalten der Arten mit Exkretion, selbst der chlorophyllfreien *Lathraea squamaria*. Für den Blütenstand ergaben sich allerdings nur 5,9%; für ein sorgfältig gereinigtes, noch junges Rhizomende, in dessen Schuppenhöhlen ausgeschiedener Kalk zurückgehalten wird, nicht weniger als 14,6%. Die Blätter der stark transpirierenden Rhinanthaceen lassen trotz reichlicher Guttation einen starken Aschengehalt zurück. *Melampyrum sylvaticum* 13,4, *M. pratense* 18,9, *M. nemorosum* 20,2, *Euphrasia officinalis* 17,7. Bei diesen Gewächsen geben die wohl hauptsächlich auf der Gegenwart von verkalkten Haaren und cystolithenartiger Bildungen beruhenden hohen Zahlen noch keine richtige Vorstellung der Salzmengen, die die Pflanze durchströmt haben, da vielleicht ein mehrfaches davon mit dem allnächtlich ausgeschiedenen salzreichen Guttationswasser entfernt werden mag. An Pflanzen, die vor Regen geschützt sind, lassen sich schon mit der Lupe zahlreiche Exkretkrümelchen erkennen. Im Gegensatz zu den Rhinanthaceen fehlen bei *Viscum* und *Thesium* Exkretionsorgane. Bei ersterem (einjährige Blätter 8,0%, dreijährige 14,6%) befremdet zunächst der in anbetracht der langen Lebensdauer nicht sehr hohe Aschegehalt. Verschiedenerlei Umstände mögen daran Schuld sein. Die wintergrünen Blätter haben dickwandige Zellen, dazu kommen das reichlich vorhandene Viscin, große Mengen von Stärke, also viel verbrennliche Stoffe, die den Prozentgehalt der Asche stark herabdrücken. Wolff (Aschenanalysen, pag. 146) und Reinsch¹⁾ geben an, daß der Parasit höhere Prozentsätze der wertvolleren Aschenbestandteile (K_2O , MgO , P_2O_5) enthält als die Wirtspflanze, was entweder auf Auswahl bei der Entnahme oder Rückwanderung in die Nährpflanze beruhen kann, beides Vorgänge, die den mäßigen Aschengehalt verständlich machen. Anders als die trägwüchsige Mistel verhält sich das raschwüchsige *Thesium montanum*, dessen Blätter im Herbst sich als sehr aschenreich erwiesen und mit 21,6, 24,1, ja sogar 31,9% Rohasche, den höchsten Betrag der von mir veraschten Pflanzenteile erreichen.

Betrachten wir nun die autotrophen Pflanzen und die fakultativ mykotrophen Gewächse, also diejenigen, welche nicht so streng auf die

1) P. Reinsch, Beiträge zur chemischen Kenntnis der weißen Mistel. Erlangen 1860.

Beihilfe von Pilzen angewiesen zu sein scheinen, so fällt zunächst auf, daß unter den Pflanzen, deren Aschegehalt bis zu 5% heranreicht, einige Coniferen stehen: *Abies pectinata* (2,4%), *Pinus montana* (Kalkberge bei Jena) (2,7%), *P. silvestris* (4,0%), ferner *Lycopodium complanatum* (3,7%), *L. clavatum* (4,0%), *Mahonia aquifolium* (3,4%), die mit Ausnahme der Lycopodien alle Wurzelpilze führen und der Exkretionsorgane entbehren. Der so geringe Aschegehalt der genannten Coniferen — nur bei *Picea excelsa* betrug er in einjährigen Nadeln 7,9%, bei *Larix europaea* 8,1% — dürfte zum Teil auf Mykotrophie, zum Teil auf dem Reichtum verbrennbarer Stoffe — dicke Zellwände, Balsam und wie Vischer¹⁾ gezeigt hat, noch auf verschiedenen anderen Umständen beruhen. In welchem hohem Grade der prozentische Aschegehalt durch stark verdickte Zellwände herabgedrückt wird, zeigen besonders die Cycadeen, deren Fiedern trotz des vielen Kalziumoxalats sehr niedrige Zahlen ergeben: *Ceratozamia robusta* (2,5%), *Dioon edule* (3,4%), *Encephalartos horridus* (3,8%), *Cycas revoluta* (4,3%).

Bei den Coniferen steigt der Aschegehalt mit dem Alter der Nadeln in ziemlich erheblichem Maße, falls die Pflanzen in kräftigem Boden wurzeln. Bei *Pinus silvestris* fand ich eine Zunahme von 3,1% (einjährig) auf 5,5% (dreijährig), bei *Picea excelsa* von 5,7% (einjährig) auf 10,2% (achtjährig). Eine auf Kalkboden bei Jena gewachsene *Pinus montana* ergab 1,6% bei einjährigen, 2,6% bei dreijährigen, 4,0% Asche bei den ältesten, fünfjährigen Nadeln. Eine weit geringere Zunahme beobachtete ich bei einer auf armem Hochmoorboden im Schwarzwald gewachsenen Form derselben Sammelart: Einjährige Nadeln (1,0%), dreijährige (1,25%), vierjährige (1,4%). Eine noch geringere Zunahme ergaben die Nadeln einer alten, auf Granitboden im Schwarzwald bei etwa 1000 m ü. d. M. gewachsenen *Abies pectinata*: einjährige Nadeln 2,4%, zehnjährige 2,6%. Bei auf kalkreichem Substrat bei Jena gewachsenen Tannen betrugen dagegen die Aschenmengen 5,2% (einjährige), 6,3% (vierjährige). Während an den obersten Ästen der eben gefällten Schwarzwaldtanne an den zehnjährigen Zweigen die meisten Nadeln noch völlig gesund aussahen, waren an den Jenaer Tannen nur die vierjährigen Triebe noch durchweg mit gesunden Nadeln besetzt. Die Lebensdauer der Nadeln ist auf dem nährkräftigen Kalkboden des Hügellandes weit kürzer als auf der Hoch-

1) W. Vischer, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora, Bd. CVIII, 1915.

ebene des Schwarzwaldes, was möglicherweise mit der verschieden starken Anhäufung von unverbrennlichen Stoffen zusammenhängen mag.

Der mittlere Aschegehalt der Blattspreiten von 41 Laubhölzern (Bäumen und Sträuchern) betrug 9,3 %. Von den laubwerfenden Arten zeigten niedrigen Gehalt *Vitis vinifera* (4,4), *Ampelopsis Veitchii* (5,3 %), *A. radicans* (6,9 %), die beiden Erlen *Alnus incana* (5,7 %), *A. glutinosa* (6,0 %), alles Gewächse mit starker Exkretion. Ihnen reihen sich einige derbblättrige Immergrüne ohne Exkretion an, bei denen durch dicke Zellhäute die Aschenprozentage herabgedrückt werden: *Rhododendron Cunninghami* (4,9 %), *Buxus sempervirens* (5,5 %), *Ilex aquifolium* (5,9 %), *Erica carnea* (5,6 %), *Calluna vulgaris* (6,0 %).

Durch höchsten Aschegehalt zeichneten sich aus die an ihren Rändern ausscheidenden Spreiten von *Ulmus montana* (22,7 %) und *Celtis australis* (25,5 %), die alle anderen Laubhölzer stark übertreffen. Die Ausscheidung steht, worauf noch in einem anderen Abschnitt zurückzukommen sein wird, hier im Dienste der frühzeitigen Verkieselung. Bei Arten, die der Ulme am nächsten kommen, sind die rauhen Spreiten stark verkieselt bei *Philadelphus latifolius* (15,9 %), *Cornus sanguinea* (14,8 %). Ziemlich hohen Aschegehalt fand ich noch bei *Evonymus europaeus* (13,9 %), *Salix alba* (12,5 %), *Populus pyramidalis* (14,5 %), *Caprifolium italicum* (16,8 %), bei denen Verkieselung nicht scharf hervortritt.

Unter den krautigen Gewächsen, deren Blattspreiten im Mittel 5—10 % Asche ergaben, waren neben einigen bereits besprochenen Mykotrophen und Parasiten ohne Ausscheidung vorwiegend Arten mit reicher Exkretion: *Digitalis purpurea* (5,6 %), *Poterium myriophyllum* (6,9 %), *Valeriana phu* (7,7 %), *Fragaria elatior* (9,3 %).

Blätter mit Verkieselung oder Verkalkung von Zellhäuten treten, trotz reichlicher Exkretion, oft durch hohe Aschenprozentage hervor. *Equisetum silvaticum* (19,2 %), *E. hiemale* (22,3 %), *Helianthus annuus* (24,9 %), *Urtica dioica* (17,2 %), *Ecbalium elaterium* (22,4 %).

Wo Inkrustationen fehlen oder doch sehr zurücktreten, findet sich, wie zu erwarten, ein hoher Aschegehalt besonders bei Blättern ohne Exkretion: *Anthyllis vulneraria* (29,8 %) und bei solchen salzreicher Böden. Lehrreich ist hier das Verhalten der *Chenopodiaceen*. Von den nicht oder höchstens spärlich ausscheidenden Arten ergaben *Chenopodium urbicum* 17,7 %, *Ch. album* 27,5 %, *Atriplex hastata*

27,7 %; das von ihnen durch reiche Guttation unterschiedene *Ch. bonus Henricus* dagegen bloß 13,2 % Aschegehalt.

Ein ganz auffallend hoher Aschegehalt wird durch Leclerc du Sablon¹⁾ für *Ranunculus aquatilis* angegeben: 28 %. An nicht inkrustierten, sorgfältig von Algenüberzügen gereinigten Blättern derselben in einen Teich auf Sandsteinunterlage gewachsenen Pflanzen fand ich dagegen nur 11,1 % Asche, eine Zahl die von dem mittleren Aschegehalt der von mir untersuchten Landpflanzen nur wenig abweicht. Die derberen Spreiten von demselben Standort entnommenen *Potamogeton natans* enthielten bloß 8,6 % Asche.

Unsere Erörterungen zeigen, daß die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Exkretionsfähigkeit recht verwickelter Art sind. Bei manchen Gewächsen mit reicher Ausscheidung (*Digitalis purpurea* 5,6 %) ist der Aschegehalt gering; bei anderen, die Kieselsäure (*Equisetum hiemale* 22,3 %) oder Kalk (*Melampyrum nemorosum* 20,2 %) zur Aussteifung von Zellhäuten verwenden oder Salze in saftreichem Parenchym ohne Schaden zu speichern vermögen, kann er ziemlich hoch (*Fumaria officinalis* 15,3 %), ja sehr beträchtlich sein (*Cakile maritima* 24,7 %).

Unter den nicht ausscheidenden Pflanzen finden sich sowohl aschenarme als aschenreiche Arten. Arm sind besonders die obligaten Mykotrophen (vgl. pag. 67). Verkieselung und Verkalkung von Zellhäuten treten bei ihnen zurück, feste intrazelluläre Exkrete sind bei unseren einheimischen Arten aus der Familie der Orchideen nur in Gestalt der als Schutzmittel wirksamen Rhaphiden vorhanden. Die obligaten Mykotrophen scheinen eben ihren Pilzwirten nur das von Nährsalzen oder deren Verarbeitungsprodukten zu entnehmen, was sie für Aufbau, Betrieb und Bestehen benötigen.

Von nicht ausscheidenden Pflanzen mit hohem Aschegehalt sind zu nennen *Trifolium rubens* (16,9 %), *Euphorbia lathyris* (18,3 %), *Chenopodium album* (27,5 %), *Anthyllis vulneraria* (29,8 %) und worauf schon früher hingewiesen wurde, *Thesium montanum*, wo einmal bis 31,9 % Rohasche gefunden wurden.

Beziehungen zwischen Aschegehalt und Exkretionsfähigkeit lassen sich also in manchen Fällen erkennen; in anderen, deren Diskussion zu weit führen und überdies verfrüht sein würde, da zu vielerlei Un-

1) Leclerc du Sablon, Sur la signification du dégagement de la vapeur d'eau par les plantes. *Revue générale de Botanique* 1909, T. XXI, pag. 301.

bekanntes hineinspielt, versagen vor der Hand die Erklärungsversuche. Auch in den hier behandelten Fällen konnten zum größten Teil nur Vermutungen ausgesprochen werden, die vielleicht zu weiteren Untersuchungen anregen können.

Zusammenfassung. Zwischen dem Aschegehalt der Pflanzen und ihrer Exkretionsfähigkeit lassen sich in manchen Fällen deutliche Beziehungen erkennen, in anderen hingegen ist vorläufig eine Erklärung nicht möglich. Man wird von vornherein zu der Annahme neigen, daß einerseits Pflanzen, die durch mehr oder weniger starke Ausscheidung einen großen Teil der nicht verwertbaren Mineralstoffe nach außen befördern, ziemlich aschenarm sein werden, und andererseits bei Gewächsen, die sich auf diese Weise nicht von Exkreten befreien können, einen beträchtlichen Aschenrückstand erwarten. Diese Überlegung trifft auch im allgemeinen zu, wenn man die ernährungsphysiologischen Verhältnisse und anatomischen Besonderheiten gebührend berücksichtigt.

So ist der Aschegehalt bei reich ausscheidenden, autotrophen Pflanzen im allgemeinen gering, wenn nicht, wie das z. B. bei *Equisetum* (Kieselsäure) oder bei manchen *Rhinanthaceen* (Kalk) der Fall ist, erhebliche Mengen von Exkretstoffen zur Festigung der Membranen zurückgehalten oder, wie es für *Fumaria* und *Cakile* zutrifft, erhebliche Salzmengen in dem saftreichen Gewebe zurückgehalten werden.

Da von nicht ausscheidenden Pflanzen vornehmlich die obligaten Mykotrophen einen sehr geringen Aschenrückstand aufweisen, und bei ihnen Verkalkung und Verkieselung der Membranen sowohl als auch geformte Exkrete im Zellinneren stark zurücktreten, so wird man annehmen dürfen, daß diese Gewächse ihren Wurzelpilzen fast nur die Verbindungen entnehmen, die für Stoffwechsel, Wachstum und Erhaltung unbedingt erforderlich sind.

Pflanzen, die ganz oder doch in der Hauptsache ernährungsphysiologisch selbständig sind und denen die Exkretionsfähigkeit abgeht, hinterlassen im allgemeinen ziemlich viel Asche: *Chenopodium album*, *Anthyllis vulneraria*.

VIII. Über Verbreitung, Kristallform und Verteilung des Kalziumoxalats in ihrer Beziehung zur Ausscheidung.

Nachdem wir die Beziehungen zwischen Aschengehalt und Ausscheidung behandelt haben, wenden wir uns nunmehr zu der Betrachtung

des Zusammenhangs zwischen Exkretion und dem Vorkommen geformter, also in ihrem Einbettungsmedium unlöslicher Exkrete, wobei wir uns auf das Kalziumoxalat, das als Ausgangspunkt dieser Arbeit diene, beschränken.

Bei der großen Mehrzahl der Gefäßpflanzen kommt dieses Salz in verschiedener Gestalt und Verteilung in den Geweben vor. Für ganze Familien, die allerdings nicht sehr zahlreich sind, wird seine Abwesenheit als charakteristisches Merkmal hervorgehoben (vgl. Sole-reder, l. c. Ergänzungsband, pag. 346); innerhalb gewisser Familien kommt es nicht allen Arten bzw. Gattungen zu. Wodurch sind nun diese Unterschiede bedingt? Neben anderen Ursachen, Stoffwechsel-fragen, die wir auf sich beruhen lassen, spielen Gegenwart oder Fehlen von Ausscheidungsorganen eine hervorragende, aber nicht entscheidende Rolle. Bei reichlich ausscheidenden Pflanzen können, aber brauchen Kristalle nicht zu fehlen, während andererseits nicht ausscheidende Pflanzen in der Regel, aber auch nicht ausnahmslos, Oxalat-kristalle führen.

Kohl (l. c. pag. 65 u. ff.) hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß bei Moosen und Gefäßkryptogamen im Gegensatz zu den Phanerogamen das Kalziumoxalat sehr zurücktritt. Bei Leber- und Laubmoosen ist es bis jetzt nicht nachgewiesen worden. Sein Fehlen bei den Gametophyten wird verständlich, wenn man bedenkt, daß bei ihnen an Blättern und Axen keine für Wasser schwer durchlässige Cuticula vorkommt; aber auch in den Sporophyten der Laubmoose, wo man es am ehesten zu finden erwarten könnte, fehlt es. Auch die Pteridophyten sind in der Mehrzahl davon frei. Oxalatkristalle fehlen bei den Equiseten und Selaginellen, bei *Psilotum triquetrum*; in geringen Mengen trifft man sie bei den Lycopodien.

Kohls Annahme, es bekunde sich in dem Zurücktreten des Kalk-oxalats bei diesen Gewächsen, wie auch in anderen Dingen eine Ausnahmestellung gegenüber den Phanerogamen, ist jedoch keineswegs berechtigt; gibt es doch auch unter diesen ganze Familien, in denen dieses Salz niemals auftritt, außerdem solche, wo es nur von wenigen Formen bekannt ist. Der Grund des Fehlens oder Zurücktretens wird dem Verständnis näher gerückt durch die vergleichende Betrachtung der übrigen Eigenschaften dieser Pflanzen. Die kristallfreien Pteridophyten sind mit wenigen Ausnahmen durch reichliche Ausscheidung von Salzen ausgezeichnet.

Die Equiseten sind schon an anderer Stelle ausführlich besprochen worden. Bei ihnen läßt sich, wie auch bei manchen anderen Ge-

wachsen (Cruciferen, Fumariaceen, Boragineen usw.) die Bildung von Kalziumoxalat nicht künstlich hervorrufen. Bei erzwungener Aufnahme von Kalksalzen durch abgeschnittene Halme, wird das Kalzium in löslichen Verbindungen ausgeschieden, die sich in dem Exkret nachweisen lassen.

Die von Kalziumoxalat freien Selaginellen besitzen, wie Seyd¹⁾ gezeigt hat, in der Ligula ein Organ, das sowohl bei der Aufnahme von Nährsalzen, wie auch bei der Ausscheidung tätig ist. Ob die Lycopodien Exkretionsorgane besitzen, bedarf noch näherer Untersuchung.

Die Farne, die in der Mehrzahl frei von Kalkoxalat sind, zeigen verschiedenartige Ausscheidungswerkzeuge. Am verbreitetsten sind wohl die als „Wassergruben“ bezeichneten, sowohl von rezenten als fossilen Arten bekannten Organe²⁾, die an der Blattoberseite als zartwandige, spaltöffnungsfreie, über Gefäßbündelendigungen liegende Stellen der Oberhaut (z. B. bei *Polypodium aureum*, *P. vulgare*) angebracht sind. Bei *Pteris serrulata* fehlen diese Wassergruben; dafür treten an Blattstiel und Fiedern zahlreiche Wasserdrüsen auf. *Pteris aquilina* ist der einzige einheimische Farn mit extrafloralen Nektarien, die fleißig von Ameisen besucht werden; außerdem sind wahrscheinlich als Wasserdrüsen wirksame Haare vorhanden, während Wassergrübchen auf den Spreiten zu fehlen scheinen.

Die Exkretionsorgane sind also bei den Farnen recht mannigfaltig, und es wäre eine lohnende Aufgabe ihre Verteilung unter biologischen Gesichtspunkten vergleichend zu erforschen. In bemerkenswertem Gegensatz zu unseren übrigen Farnen stehen *Ophioglossum vulgatum* und *Botrychium lunaria*, von denen keinerlei Ausscheidungsorgane bekannt sind. Erstere sind autotroph, Wurzelverpilzung fehlt bei ihnen stets (Stahl, *Mykorrhiza*, pag. 568 u. 641); letztere sind dagegen mykotroph und werden als solche im Nährsalzerwerb durch Pilze unterstützt.

Die Seltenheit des Kalziumoxalats bei autotrophen Farnen läßt sich aus der weiten Verbreitung von Exkretionsorganen verstehen. Auch in dünnen Blättern braucht das Kalzium nicht als Oxalat unschädlich gemacht zu werden, da es, wie leicht nachzuweisen ist, in großen Mengen ausgeschieden werden kann. *Ophioglossum* und *Botrychium*, die, trotzdem ihnen Exkretion abgeht, oxalatifrei sind, teilen

1) Seyd, W., Zur Biologie von Selaginella. Diss., Jena 1910, pag. 32.

2) Vgl. O. Spanjer, Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Botanische Zeitung 1898, Bd. LVI. Hier auch die ältere Literatur.

dieses Merkmal mit manchen anderen nicht ausscheidenden Mykotropen.

Von Monokotylen sind die Cyperaceen und auch die große Mehrzahl der Gramineen als oxalatreie Pflanzen bekannt, alles Formen mit reicher Ausscheidung, in der oft schon in kleinen Tropfen Kalzium, Kalium usw. nachweisbar sind. Bei unterdrückter Ausscheidung, wie auch bei Ernährung von Blattstücken mit Kalksalzen, ließ sich bei den normaliter oxalatreien Arten die Bildung der Kristalle nicht erzwingen.

Bei den Panicoideen *Oplismenus imbecillis*, *Panicum plicatum*, ferner bei einer breitblättrigen Bambusee aus der Gattung *Phyllostachys*, die¹⁾ unter normalen Umständen Kristalle führen, fand ich dagegen bei erzwungener Aufnahme von Kalziumnitrat durch die Blätter selbst, abweichend von Benecke (l. c. pag. 97), der seine Versuche mit bewurzelten Stecklingen ausgeführt hat, eine ganz erhebliche Anreicherung an Kalkoxalat.

Rhaphiden, die, wie bekannt, sehr frühzeitig ausgebildet werden und in den fertigen Geweben weder an Größe noch an Zahl zunehmen, finden sich unter den Dikotylen ganz vorwiegend bei ausscheidenden Arten. Von einjährigen Gewächsen, die ihren Salzbedarf nicht aus größeren Vorräten decken können, sondern ihn gewissermaßen von Tag zu Tag erwerben müssen, sind mir nur solche bekannt, die durch sehr starke Exkretionsfähigkeit ausgezeichnet sind (*Impatiens*, *Balsamina*, *Galium*, *Onagraceen*). In den Samen ist zwar ein Kalziumvorrat gespeichert, der es den Keimlingen ermöglicht zur Rhaphidenbildung zu schreiten, auch wenn sie, auf mit destilliertem Wasser befeuchtetem Filtrierpapier keimend, nicht in der Lage sind, Kalzium von außen aufzunehmen (z. B. *Impatiens glanduligera*, *Godetia Lindleyana*, *Asperula arvensis*). Ob unter diesen Umständen die Rhaphidenerzeugung geringer ausfällt als bei ermöglichter Aufnahme von Kalzium aus dem Substrat, habe ich nicht festzustellen versucht. Unter normalen Umständen sichert die reichliche Guttation den Erwerb des bei diesen raschwüchsigen, nadelreichen Gewächsen erforderlichen Kalziums.

Weniger streng als bei den Dikotylen sind Rhaphidenbildung und Exkretion bei den Monokotylen aneinander geknüpft. Neben solchen, die durch reiche Ausscheidung bekannt sind (*Colocasia* und andere

1) Monteverde, N., Über die Ablagerung von Kalzium- und Magnesiumoxalat in der Pflanze. St. Petersburg 1889. Nach Bot. Jahresbericht 1890.

Araceen) gibt es zahlreiche Arten ohne Exkretion. Insbesondere sind es Knollen- und Zwiebelgewächse, deren im Freien stets mehr oder weniger verpilzte Wurzeln auf Abhängigkeit von Pilzen hinweisen. Wir erinnern an die Knollen-Orchideen, an die Liliaceen und Amaryllideen. Daß der zur Herstellung der Rhaphiden erforderliche, übrigens recht geringe Kalziumbedarf auch bei diesen, zum größten Teil nicht ausscheidenden und durch geringe Transpiration sich auszeichnenden Gewächsen eher als bei raschwüchsigen, insbesondere einjährigen Pflanzen gedeckt werden kann, läßt sich verstehen aus dem starken Speicherungsvermögen der Knollen und Zwiebeln, deren unterirdische Tätigkeit viel länger andauert als diejenige der kurzlebigen oberirdischen Teile.

Nach der Betrachtung der Rhaphiden, die, im Dienst des Schutzes stehend, eine ganz besondere Stellung einnehmen, wenden wir uns den in mannigfaltigen Gestalten auftretenden anderen Kristallen zu, die fast immer nur als nutzlose Exkrete zu bewerten sein dürften.

Solche finden sich bei der großen Mehrzahl der Dikotylen. Ihr Fehlen bei manchen nicht ausscheidenden Parasiten (Orobanche) und obligat Mykotrophen (Monotropa) erklärt sich, wie schon erwähnt, aus deren vollständigen Abhängigkeit im Erwerb aller Nährstoffe von den ausgebeuteten Wirtspflanzen, denen der Schmarotzer nur das unbedingt Erforderliche zu entnehmen braucht, so daß, wie der geringe Aschegehalt (vgl. pag. 67) zeigt, Ballaststoffe sehr zurücktreten. Unter den grünen Parasiten sind die oxalatfreien Rhinanthaceen durch starke Ausscheidung kalziumreicher Exkrete ausgezeichnet, während das nicht ausscheidende *Viscum* sehr viel Oxalat enthält und, wie wir gesehen haben (pag. 11), ein sehr günstiges Objekt abgibt für die Entstehung des Salzes bei künstlicher Zufuhr verschiedener Kalziumverbindungen.

Abweichend von *Viscum* verhält sich das gleichfalls nicht ausscheidende, durch hohen Aschegehalt (bis 31,9%) hervorragende *Thesium montanum*, dem Kristalle fehlen, das aber starke Membranverkieselung aufweist. Ob der Kristallmangel darauf beruht, daß das Kalzium in löslichen Verbindungen gespeichert wird oder sich aus dem Verhalten seiner Wirte (Gräser und krautige Dikotylen mit Exkretion) erklärt, verdient nähere Untersuchung.

Von autotrophen Dikotylen sind unter anderen als frei von Kalkoxalat bekannt, sämtliche Cruciferen, Fumariaceen, Valerianeen, Campanulaceen, Primulaceen, Plantagineen, alles Pflanzen mit starker Exkretion.

Die Fähigkeit, den überschüssigen Kalk und andere Salze aus dem Körper herausschaffen zu können und so einer die Lebensprozesse beeinträchtigenden Anhäufung von Exkreten entgegenzuwirken, dürfte nicht nur im individuellen Leben von Bedeutung sein, sondern auch bei der spezifischen Ausbildung der Vegetationsorgane, insbesondere der Blätter einen vielleicht weitgehenden Einfluß ausgeübt haben. Mancherlei Eigentümlichkeiten der äußeren Gestaltung und des inneren Baues der Blattspreiten sind ja mit dem Vorhandensein oder Fehlen von Ausscheidung verknüpft. Ich erinnere hier an die verbreitete Ganzrandigkeit der Leguminosenblätter, die mit dem Fehlen der Wasserspalten in Korrelation stehen dürfte, an die im Gegensatz hierzu kerbig gezähnten Blattränder der Rosaceen mit ihren an den Zahnenden angebrachten Wasserspaltenapparaten.

Voraussetzung für die Abwicklung einer regelmäßigen Absonderungstätigkeit, insbesondere der Wasserspalten, ist ein hoher Wassergehalt der Organe. Bei niederen krautigen Gewächsen mit dem fast stets vorhandenen oder doch nach Herabsetzung der Transpiration rasch sich einstellenden positiven Wurzeldruck, ist die Ausscheidungsmöglichkeit fast jede Nacht gegeben. Anders liegt es bei den Holzgewächsen, in deren Gefäßen er zur Zeit der kräftigsten Ernährung oft genug negativ zu sein pflegt. So ist es wohl auch zu verstehen, daß den Holzgewächsen, mit Ausnahme der an ein stets feuchtes Substrat gebundenen, Wasserspalten meist fehlen. Bei manchen (*Populus tremula*) sind sie nur in der Jugend vorhanden; im Alter, an den Zitterblättern, treten dafür an besonderen Orten extraflorale Nektarien auf. Die Mehrzahl der Bäume — alle Coniferen, die Buchen, Eichen, Ahorne usw. — muß also die Exkrete während der Höhe der Blatttätigkeit zurückhalten, wobei allerdings eine teilweise Abfuhr aus den Blättern in den Stamm vor sich gehen kann. Vor dem Abfall der Blätter werden nicht verwendbare Stoffe — insbesondere Kalzium und Kieselsäure — in die vergilbenden Blätter geführt und so eine Entlastung des Organismus von unnützen Stoffen erreicht¹⁾. Eine große Menge Kalzium wird bei sehr vielen Pflanzen und soviel ich zu übersehen vermag, bei allen Holzgewächsen als Oxalat in den verschiedensten Teilen festgelegt und so dem Stoffwechsel entzogen. Dies bedeutet eine Entlastung der Pflanze von einem Stoff, der in den meisten Fällen „den hervorragendsten Anteil an der Zusammensetzung der Asche von voll-

1) Vgl. Swart, N., Die Stoffverwendung in ablebenden Blättern. Jena 1914.

entwickelten Blättern nimmt“¹⁾, und der z. B. beim Apfelbaum 53 %, bei der Edeltanne sogar 66,5% der Reinasche ausmachen kann. Es wäre nun denkbar, daß Bäume ohne die Fähigkeit, das Kalzium durch Bindung an Oxalsäure dem Stoffwechsel zu entziehen, nicht lebensfähig wären, da es zu einer nicht ertragbaren Anhäufung von löslichen Salzen käme und eine Entsalzung durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen nicht, wie dies bei Kräutern der Fall ist, regelmäßig ausgeführt werden könnte. Nach Molisch²⁾ können zwar mancherlei Dikotylenbäume das Kalzium auch als Karbonat ablagern, nämlich im Kernholz oder in anderen toten Teilen, wo es die Gefäße und Zelhöhlungen meist vollständig ausfüllt. Für jüngere Pflanzenteile dürfte diese Ablagerungsmöglichkeit kaum in Betracht kommen; außerdem ist zu bemerken, daß die von Molisch erwähnten Bäume alle das Kalzium an Oxalsäure zu binden vermögen.

Auf Grund der obigen Erwägungen wird es verständlich, daß in den Formenkreisen, wo die Fähigkeit, das Kalzium als Oxalat festzulegen fehlt und die Gesundheit der Blätter an Exkretion gebunden scheint, es nur ausnahmsweise zur Entstehung von echten Holzgewächsen gekommen ist. Solche fehlen bei den Familien der Cruciferen, Papaveraceen, Campanulaceen, Valerianeen, Dipsaceen. Bei den Ranunculaceen sind die Kristalle nicht häufig; unter anderen fehlen sie bei den von mir untersuchten Clematis-Arten in den verholzten Stengeln, deren Blätter allerdings mit leistungsfähigen Wasserspalten versehen sind. Letztere finden sich auch bei Philadelphus und Deutzia, denen die Kristalle fehlen. Große langlebige Bäume ohne Kalziumoxalat sind mir nicht bekannt. Nicht gefunden habe ich dieses Salz bei Cytisus laburnum und Sarothamnus scoparius, von denen mir Exkretionsorgane nicht bekannt sind. Auf diese Ausnahmen wird später (Abschnitt Variationsbewegungen) nochmals zurückzukommen sein. Von anderen Familien, die sowohl Gehölze als Kräuter enthalten, sind die Rosaceen alle, die Leguminosen mit wenigen Ausnahmen befähigt, das Kalzium an Oxalsäure zu binden. Weitere Untersuchungen, die die Verarbeitung eines umfassenden Materials erfordern, müssen zeigen, innerhalb welcher Grenzen die hier ausgesprochene Vermutung den Tatsachen entspricht.

Die Fähigkeit, mineralische Exkrete auszuscheiden, findet sich nicht bloß bei kristallfreien Pflanzen, sondern auch bei solchen, die

1) Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Bd. II, pag. 793.

2) Molisch, H., Mikrochemie der Pflanzen, pag. 49.

Kalkoxalat, manchmal sogar in erheblichen Mengen, in den Blättern speichern. Es sind dies nicht nur Rhaphiden führende Pflanzen (z. B. Galium-Arten, Onagraceen, Balsamineen), sondern auch solche, die Kalziumoxalat in anderer Gestalt enthalten (*Urtica*, *Rumex*, *Fragaria*, *Poterium*, *Malva* und viele andere). In dem Wasserspalten- oder Wasserdrüsenexkret sind hier, wie bei den kristallfreien Blättern, Kalzium, Kalium usw. fast stets, manchmal in erheblichen Mengen vorhanden, woraus zu folgern ist, daß auch bei diesen Gewächsen der Aschegehalt durch Exkretion wesentlich herabgedrückt wird. Die Beziehungen zwischen Kristallgegenwart und Ausscheidungsmöglichkeit sind ziemlich verwickelter Art und zum Teil wohl auf Grund einer genaueren Kenntnis anderer Eigenschaften zu verstehen. Bei der großen Mehrzahl der Papilionaceen kommt Kalkoxalat in großen Mengen, meist in Gestalt von Einzelkristallen, vor; das Fehlen dieses Salzes wird nur von wenigen Formen angegeben. Alle Trifolieen führen nach Solereder Kristalle mit Ausnahme einer einzigen Art *Parochetus communis* Hamilt. Bei dieser hygrophilen, durch das Aussehen ihrer Blätter an unseren Sauerklee erinnernden Pflanze, deren fadenförmige Stengel die feuchten Moospolster tropischer Gebirgswälder durchkriecht, schaffen randständige Wasserdrüsen allnächtlich Kalzium enthaltende Tropfen aus den zarten Spreiten. Hier sind also Kristallmangel und reiche Ausscheidung miteinander verbunden. Bei unseren einheimischen hygrophilen, aber an freien Standorten wachsenden *Tetragonolobus siliquosus* und *Trifolium spadiceum* fehlen Exkretionsorgane an den reichlich Kalkoxalat führenden Blättern.

Bei anderen Papilionaceen besteht nicht der bei *Parochetus* festgestellte Zusammenhang: Kristalle treten bei mit Wasserdrüsen versehenen Arten bald spärlicher (*Vicia faba*), bald zahlreicher auf am Stengel und längs der Blattnerven (*V. sepium*, *V. tenuifolia*, *Lathyrus vernus*, *L. odoratus*, *Phaseolus multiflorus*).

Merkwürdigerweise fehlen andererseits Kristalle in den Spreiten mancher Papilionaceen, von denen Exkretionsorgane bis jetzt nicht bekannt geworden sind: *Sarothamnus scoparius*, *Colutea arborescens*, *Amicia zygomeris*, *Lupinus luteus*, *Pisum sativum*. Eingehendere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, wie das Verhalten der genannten Pflanzen zu verstehen ist. Möglicherweise kommen hier, neben der Unfähigkeit Oxalsäure zu bilden, ein größeres Speicherungsvermögen leicht löslicher Kalksalze oder auch Eigentümlichkeiten der Wurzeltätigkeit in Betracht.

Unter den Pflanzen, denen Kalkoxalat fehlt oder bei denen es nur in Gestalt von Rhaphiden vorhanden ist, sind nicht wenige, die durch die Gegenwart von Milchröhren, Milchsaftgefäßen, Saftschläuchen gekennzeichnet sind. Es stellt sich also die Frage, ob nicht das Fehlen des kristallisierten Kalksalzes mit der Gegenwart und den Leistungen jener inhaltsreichen, die betreffenden Pflanzen durchziehenden Schläuchen in Beziehung zu bringen sei.

Bei vergleichenden Beobachtungen über Ergiebigkeit der Ausscheidung bei verschiedenen Pflanzen war es mir aufgefallen, daß bei manchen Gewächsen mit sehr reicher Guttation besondere „Exkretbehälter“ fehlen (Equiseten, Gräser, Cyperaceen, *Alchemilla*, *Fragaria*), während sie dagegen oft mächtig ausgebildet sind bei Pflanzen ohne Guttation (*Euphorbia*, *Asclepias*, Liliaceen, Amaryllidaceen), die dafür aus Wunden große Tropfen innerer Sekrete ausfließen lassen.

Sehr auffällig ist in dieser Beziehung das voneinander abweichende Verhalten von *Pilularia* und *Marsilia*. Bei der ersten Pflanze treten auch bei Tag, schon kurze Zeit nach Bedeckung mit einer Glasglocke, Tropfen aus den Blattenden hervor, während bei *Marsilia quadri-fo lia*, auch wenn sie über Nacht in dampfgesättigtem Raum gehalten und mit warmem Wasser begossen wird, am folgenden Morgen höchstens spärliche Tröpfchen an dem oberen Rande der Foliola wahrzunehmen sind. Nach Kalziumoxalat habe ich in den Spreiten beider Arten vergebens gesucht. Nahe liegt hier die Annahme, daß die reichlich ausscheidende *Pilularia* die Exkrete nach außen befördert, während die nur spärlich ausscheidende *Marsilia* sie in besonderen Behältern zu speichern vermag. Šadebeck (Die Gefäßkryptogamen in Schenk's Handbuch der Botanik 1879), der für die Stengel und Blattstiele von *Marsilia* in der Innenrinde längsverlaufende Gerbstoff führende Zellenzüge angibt, sagt zwar, daß der innere Bau von *Pilularia* davon kaum zu unterscheiden sei. Die bei *Marsilia* sehr auffallenden Schläuche treten, falls sie überhaupt bei *Pilularia* vorhanden sind, mindestens sehr zurück. Wie dem auch sein mag, das Verhalten beiderlei Gewächse in ihrer Exkretion ist jedenfalls sehr verschieden. Bei der durch starke Guttation ausgezeichneten *Pilularia* tritt aus durchschnittenen Blättern und Stengeln so gut wie kein Saft hervor, während die nur unter besonders günstigen Bedingungen und dann auch nur spärlicher ausscheidende *Marsilia* rasch anschwellende Tropfen hervortreten läßt, in denen Kalium, Kalzium, Chloride, Sulfate, ja sogar Phosphate nachzuweisen sind.

Beide Gewächse sind hygrophil. *Marsilia quadrifolia* und *Pilularia globulifera* treten miteinander vergesellschaftet auf in und am Rande von Pfützen, z. B. im mittleren Rheintal auf dem überreich gedüngten Boden von Gänse- und Schweineweiden. Im Überschuß aufgenommenen Mineralstoffen gegenüber verhalten sich beide Pflanzen wenigstens graduell verschieden: bei *Pilularia* tritt äußere, bei *Marsilia* innere Exkretion in den Vordergrund.

Wenn nun schon das Verhalten dieser Pflanzen auf das Vikariieren von äußerer und innerer Exkretion als lohnenden Gegenstand vergleichender Untersuchungen hinwies, so wurde die Fragestellung noch stärker zugespitzt, als sich zeigte, daß solche Liliaceen, Amaryllideen, denen äußere Exkretion abgeht und die neben den, eine besondere Stellung einnehmenden Rhaphiden kein Kalziumoxalat enthalten, in dem aus Schnittwunden reichlich hervorquellenden schleimigen Saft der Saftschläuche, außer dem in Gestalt von Nadeln ausgefallenen Kalksalz, große Mengen von gelösten Kalziumverbindungen enthalten. Hier, wo also außer den sehr frühzeitig entstehenden Rhaphiden Kalziumoxalat nicht mehr gebildet wird, bleibt das überschüssige Kalzium in dem schleimreichen Inhalt von Exkretbehältern gelöst, was eine unter Umständen wichtige Entlastung der übrigen Gewebe bedeuten mag. Es lag nahe anzunehmen, daß das, was bezüglich des Verhaltens des Kalziums ohne weiteres in die Augen springt, auch von anderen im Überschuß aufgenommenen Stoffen gelten wird.

Auf meine Veranlassung hat Herr H. Ziegenspeck die schon so oft behandelte Frage nach der Bedeutung verschiedenartiger Exkretbehälter (Milchröhren, Milchsaftgefäße, Saftschläuche u. a. m.) wieder aufgenommen. In seiner noch nicht veröffentlichten Dissertation: Über die Funktionen von Milchsäften und Schleimen von Pflanzen wird gezeigt, daß jene Behälter sowohl der vorübergehenden Aufnahme als der dauernden Beseitigung überschüssiger Stoffe dienstbar sind, wobei beträchtliche Unterschiede zwischen den Pflanzen mit und solchen ohne Guttation zutage treten. Das Verhalten beiderlei Gewächse gegenüber dem Kalzium hat Herr Dr. Albin Onken untersucht und hierbei gefunden, daß bei der Mehrzahl der mit Milchröhren, Schleimbehältern ausgestatteten Pflanzen das Kalziumoxalat fehlt oder doch mehr oder weniger zurücktritt. Der Kalküberschuß kann bei ihnen in jenen Behältern Aufnahme finden oder zum Teil wenigstens mit dem Hydathodenwasser ausgeschieden oder auch als Karbonat abgelagert werden. Diese drei Arten der Kalkbeseitigung schließen sich also gegenseitig nicht aus.

Die Annahme von Gardiner (l. c. pag. 44), der schon auf die Beziehungen zwischen Exkretion nach außen und innen aufmerksam gemacht hat, daß nämlich der eine Modus den anderen ausschließe, trifft, wie wir noch des weiteren sehen werden, zwar in manchen Fällen, aber bei weitem nicht überall zu, insbesondere auch nicht für die von ihm angeführte *Urtica*. Diese Pflanze besitzt Wasserdrüsen und Wasserspalten; daneben speichert sie Kalziumoxalat in Drusengestalt und führt außerdem innere Exkretbehälter von noch umstrittenem Bau.

Verbreitung der verschiedenen Formen des Kalziumoxalats.

Die sehr verschieden gestalteten Kristalle des Kalziumoxalats, die, wie bekannt, entweder dem tetragonalen oder dem monoklinen System angehören, sind derart über das Pflanzenreich verteilt, daß gewisse Gestaltungen und Gruppierungen für bestimmte Gewächse, ja für ganze Familien, oft unter Ausschluß anderer, charakteristisch sind¹⁾. Bei meinen Untersuchungen konnte mir nicht entgehen, daß in manchen Fällen sich Beziehungen erkennen lassen zwischen den verschiedenen Arten des Auftretens als Kristallsand, Drusen oder Einzelkristallen einerseits und der Beschaffenheit des Bodens, sowie den Pflanzen bezüglich dem Fehlen oder Vorhandensein von Exkretionsorganen andererseits. Angesichts der Verwicklung dieser Fragen und der Ausdehnung dieses Gebiets könnendie nachfolgenden Mitteilungen, trotz ihrer Lücken, vielleicht doch zu weiteren Forschungen anregen.

1. Kristallsand, der aus sehr zahlreichen kleinen Kristallen besteht, die in großer Zahl besondere Zellen ausfüllen, findet sich vorwiegend bei Pflanzen nährkräftiger Böden. So verhält es sich wenigstens bei manchen Gewächsen, deren Standortsbeschaffenheit mir genau bekannt ist. Die einzigen einheimischen baumartigen Holzgewächse, die mit Ausschluß anderer Kristalle bloß „Kristallsand“ enthalten, sind die Arten der Gattung *Sambucus*. *S. nigra* bewohnt von allen unseren Holzgewächsen die salzreichsten Böden. Dieser typische „Ruderalbaum“ gedeiht in unseren Dörfern dicht neben den Jauchegruben, in deren Nähe andere Bäume zu kränkeln und abzusterben pflegen. Neben der auch anderen Ruderalpflanzen eigenen Fähigkeit, größere Salzmengen ohne Schaden zu ertragen, mag die Gegenwart leistungsfähiger Wasserspalten nicht unwesentlich sein, durch welche im Überschuß aufgenommene Salze beseitigt werden können.

1) Vgl. Kohl, Fr., Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze 1889. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Ergänzungsband 1908, pag. 346 u. ff.

Ein weiteres bekanntes Beispiel für das Vorkommen von Kristallsand bei Bäumen sind die nur auf kräftigem Boden gedeihenden *Cinchona*-Arten, die allerdings nach Solereder auch Drusen enthalten sollen, die ich aber bei *C. succirubra* und *C. Ledgeriana* in den Blättern vergebens gesucht habe.

Bei den an die Nährkraft des Bodens meist große Ansprüche stellenden *Solanaceen* wird Kristallsand als charakteristisch für 12 Gattungen angegeben¹⁾; allein vorhanden ist er bei der Kartoffel, dem Tabak, der Tomate, der Tollkirsche. In anderer Gestalt tritt er allerdings auf bei den als „Nitratpflanzen“ bekannten Stechapfel (Drusen) und Bilsenkraut (Einzelkristalle).

Nicht zu vergessen sind hier die an salzreiche Böden gebundenen *Chenopodiaceen* und *Amarantaceen*, bei denen der Sand bald allein (*Celosia*), bald mit Drusen vereint, auftritt.

2. Kristalldrusen, die ja auch sonst sehr verbreitet sind, finden sich gleichfalls oft mit Ausschluß anderer Formen bei Gewächsen salzreicher Substrate: *Chenopodiaceen*, *Polygonaceen*, *Caryophyllaceen*. Wo bei ausscheidenden Pflanzen Kristalle auftreten, dürften einfache Kristalle seltener als Drusen sein. Letzteres trifft zu bei vielen *Rosaceen* (*Fragaria*, *Poterium*), *Oxalis acetosella*, *Rumex*, *Rheum*, *Polygonum*, *Caryophyllen*, *Stellaria media*, *Moehringia trinervia*, *Malva*, *Althaea*, *Mercurialis*, *Cannabis*, *Humulus* und viele andere. Von besonderem Interesse wäre das Studium der Exkretionsverhältnisse in der Gattung *Rubus* (vgl. Solereder, pag. 344), wo die Arten einer Sektion nur einfache Kristalle oder Drusen aus wenigen Kristallindividuen besitzen, während in anderen Sektionen nur Drusen vorkommen. Beispiele von nicht ausscheidenden Pflanzen, die das Kalksalz meist bloß in Gestalt von Drusen enthalten, sind *Viscum*, die Kakteen; solche, bei denen Einzelkristalle selten sind, *Dianthus caryophyllus*, der nur in der Jugend ausscheidet.

Die krautigen *Papilionaceen* sind im Gegensatz zu der großen Mehrzahl der anderen, namentlich der stark transpirierenden Kräuter, im allgemeinen durch schwache oder fehlende (?) Guttation ausgezeichnet. Wasserspalten sind von den Leguminosen überhaupt nicht bekannt; stark ausscheidende Wasserdrüsen finden sich zunächst verbreitet bei *Papilionaceen* ohne oder doch mit frühzeitig aufhörenden Variations-

1) F. Netolitzky, Anatomie der Dikotylenblätter mit Kristallsandzellen. Wien und Berlin 1911.

bewegungen: *Vicia faba*, *V. sepium*, *V. sativa*, *Lens esculenta*, *Lathyrus latifolius*, *L. silvestris*, *L. pratensis*, *L. maritimus*, *L. vernus*, *L. tuberosus*, *L. niger*, besonders zahlreich bei *L. odoratus*, bei welcher letzteren sie ja Gegenstand einer eingehenden Untersuchung von seiten Lepeschkin's (vgl. pag. 58) geworden sind. Von Arten mit Variationsbewegung besitzen zahlreiche Wasserdrüsen der genauer untersuchte *Phaseolus*, dgl. *Paroetus*, der sehr kräftig, besonders an den Blatträndern ausscheidet. Bei erneuten Untersuchungen fand ich sie aber auch bei manchen anderen Arten mit Variationsbewegung, bei *Medicago falcata* und *sativa*, *Melilotus alba*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, ferner bei *Mimosa pudica*. Bei diesen Arten sind allerdings die Ausscheidungen so spärlich, daß sie sich bisher der Beobachtung entzogen haben. Vielleicht haben hier die spärlichen Drüsen nur die Aufgabe, aus jungen Blättern Stoffe zu entfernen, die bei stärkerer Anhäufung besonders gefährlich werden könnten, wie etwa Kalium, dessen Gegenwart fast stets in den Tröpfchen nachgewiesen werden kann. Oxalatkristalle werden hier schon frühzeitig ausgebildet.

Kristallfrei fand ich dagegen die Blätter von *Lupinus luteus* und *polyphyllus*, denen Wasserdrüsen von dem üblichen Bau abgehen. Vielleicht wird aber deren Funktion durch die plasmareiche, zartwandige Basalzelle der Borstenhaare übernommen. Vergebens gesucht habe ich sie außerdem bei den Holzgewächsen *Sarothamnus scoparius*, *Cytisus laburnum*, *Robinia pseudacacia*, *Colutea arborescens*, *Sophora japonica*. Von anderen Exkretionsorganen sind extraflorale Nektarien, besonders bei tropischen Leguminosen sehr verbreitet. Oxalatdrüsen treten bei den Papilionaceen sehr selten auf. Das oxalsaure Kalksalz findet sich namentlich in Gestalt von Einzelkristallen, insbesondere im Begleitgewebe der Leitbündel und in den „Kammerfasern“. Die Oxalidee *Biophytum dendroideum*, die Euphorbiacee *Phyllanthus hedy-saroides*, denen Guttation abgeht, führen gleichfalls einfache Kristalle in großer Menge. Das häufig beobachtete Vorkommen einfacher Kristalle bei nicht oder nur spärlich ausscheidenden, von Drüsen bei ausscheidenden Blättern fordert zur Prüfung der Frage auf, worin diese Wechselbeziehungen begründet sein mögen. Vielleicht hat folgende Hypothese einige Berechtigung.

Wo Ausscheidung fehlt, dürfte die Aufnahme von Kalziumverbindungen langsamer und stetiger vor sich gehen als dort, wo durch Exkretionsfähigkeit die Zufuhr ergiebiger und je nach den wechselnden

äußeren Bedingungen ungleichmäßiger vor sich geht. Auf Zeiten mit reicher Zufuhr werden solche folgen, wo sie sich verlangsamt oder gar zum Stocken kommt. Diese Hypothese gewinnt an Wahrscheinlichkeit, da es gelingt, Blätter, die unter normalen Verhältnissen Drusen bilden, bei gleichmäßiger Zufuhr von Kalziumverbindungen zur Bildung einfacher Kristalle zu veranlassen. Dieses Ergebnis stellte sich bei früher (pag. 10 ff.) beschriebenen Versuchen ein. *Dianthus caryophyllus*, welcher wie andere Caryophyllaceen neben Drusen nur sehr ausnahmsweise Einzelkristalle enthält, bildete bei künstlicher Einführung von Kalksalzen Einzelkristalle von ansehnlicher Größe. In den Blättern von *Viscum* setzten sich an die Drusen gleichfalls große Säulen an.

Bei *Rumex obtusifolius*, in dessen Blättern vor der Behandlung bloß große Drusen in vereinzelter Zellen zu sehen waren, fanden sich fast in allen Parenchymzellen lange stäbchenförmige Säulen, ein Ergebnis, das auch mit *Beta trigyna* erzielt wurde.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß es gelingt, die normale Bildungsweise der Kristalle zu beeinflussen. Es wäre eine vielleicht lohnende Aufgabe, diese Frage einer vertieften Untersuchung zu unterziehen.

Einfache Kristalle treten unter gewöhnlichen Umständen besonders häufig in den „Kristallscheiden“ auf, welche dickwandige Elemente, z. B. Sklerenchymfasern, begleiten. De Vries¹⁾ nimmt an, daß das Kalziumoxalat vorzugsweise an solchen Stellen abgelagert wird, wo es den Säfteaustausch am wenigsten beeinträchtigt. Schon früher hatte er die Ansicht vertreten²⁾, daß es durch Diffusion der Kristallscheide zufließt, um dort abgelagert zu werden. Eine andere Ansicht vertritt Kohl (l. c. pag. 42 u. ff.). Auf die häufige Vergesellschaftung von Zellulose- und Kalkoxalatbildung sich stützend, nimmt er an, daß der Transport von Kohlehydraten in Form von Kalkverbindungen stattfindet, eine Annahme, die eine Stütze findet in der von mir (vgl. pag. 15) beobachteten Förderung der Kristallausscheidung bei Zufuhr von Zuckerkalk. Daß aber noch andere Umstände hierbei von Bedeutung sein müssen, geht schon daraus hervor, daß dickwandige Sklerenchymfasern

1) De Vries, H., Über die Bedeutung der Kalkablagerungen in den Pflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1881, Bd. X, pag. 68.

2) Derselbe, Keimungsgeschichte des roten Klees. Ibidem 1876, Bd. VI, pag. 915—917.

oft genug der Begleitung von Kristallschläuchen entbehren. Dies scheint besonders häufig der Fall zu sein bei Blättern, die reichlich ausscheiden: Cruciferen, Papaveraceen, Rhinanthaceen, Sambucus, Urtica, Cannabis, Tamarix; es findet sich aber auch bei Pflanzen ohne Exkretion: *Pisum sativum*, *Amicia zygomeris*, deren Blätter allerdings auch sonst frei von Kristallen sind. Ich begnüge mich hier mit diesen Andeutungen, die nur den Zweck haben, auf die Mannigfaltigkeit der bei der Beurteilung dieser Erscheinungen in Betracht kommenden Umstände hinzuweisen.

Zusammenfassung. Da das Kalziumoxalat, das bei der großen Mehrzahl der höheren, dem Luftleben angepaßten Pflanzen vorkommt, in gewissen Angiospermenfamilien, ferner allen Bryophyten abgeht, so entsteht die Frage, ob das verschiedene Verhalten wenigstens zum Teil mit den Ausscheidungsverhältnissen zusammenhängt. Der gänzliche Mangel der Kristalle wird, wenigstens für den Gametophyten der Moose, verständlich, wenn man bedenkt, daß dieser nicht mit einer für Flüssigkeiten schwer durchlässigen Cuticula ausgerüstet ist, mithin also allen Salzüberschuß, wie dies besonders bei Marchantiaceen leicht zu beobachten ist, ohne Schwierigkeit nach außen befördern kann. Der gegen Wasserverlust gut geschützte Sporophyt der Laubmoose dürfte andererseits in der Lage sein, eine qualitative Auswahl zu treffen bei der Aufnahme der aus der Mutterpflanze zu schöpfenden Salze.

Unter den Pteridophyten sind die reichlich ausscheidenden Equiseten und die in ihrer Ligula ein Exkretionsorgan besitzenden Selaginellen frei von Oxalat; die mit verschiedenartigen Ausscheidungsorganen versehenen Farne sind in der Mehrzahl ohne Kristalle. Ihr Fehlen bei den nicht ausscheidenden *Ophioglossum*, *Botrychium*, ferner bei *Psilotum* ist aus deren Mykotrophie verständlich.

Unter den Monokotylen sind die stark guttierenden Cyperaceen und die Gramineen mit Ausnahme der Panicoideen oxalutfrei. Eine gewisse Sonderstellung nehmen die raphidenführenden Orchideen, Liliaceen, Amaryllideen ein. Die bekanntlich schon sehr frühzeitig erfolgende massenhafte Raphidenbildung ist unabhängig von einer starken Wasserdurchströmung, mithin auch von der Ausscheidung, was sich hier aus dem großen Speicherungsvermögen der Knollen und Zwiebeln erklären dürfte.

Von den dikotylen Raphidenpflanzen setzen namentlich die einjährigen eine durch Exkretionsorgane gesicherte Nährsalzbilanz voraus (*Impatiens*).

Was die anderen Kristallformen anbelangt, so fehlen solche, was uns schwer zu verstehen ist, bei Vollparasiten (*Orobanche*) und obligat Mykotrophen (*Monotropa*). Bei den Nährsalzparasiten geht ihr Auftreten in der Regel wieder Hand in Hand mit dem Fehlen der Außenexkretion; so enthalten die stark guttierenden *Rhinanthaceen* keine, die nichtausscheidende *Mistel* viel Oxalatkristalle. *Thesium* zeigt allerdings weder das eine noch das andere; vielleicht erklären starke Membranverkieselung oder andere Eigenschaften (Auswahl- oder Speicherungsvermögen) das auffällige Verhalten.

Daß die Beziehungen zwischen Guttation und Kristallvorkommen nicht so einfach sind, zeigen Pflanzen mit Oxalat und reicher Exkretion: *Rumex*, *Fragaria*, *Urticaceen* usw.

Die Ausscheidung scheint aber nicht nur für das Auftreten des Kalksalzes überhaupt von Bedeutung zu sein, sondern sie mag auch mehr oder weniger die zur Ausbildung gelangenden Kristalle beeinflussen. Sehen wir von dem sich vornehmlich in Ruderalpflanzen oder doch Gewächsen nährsalzreicher Böden (viele *Solanaceen*, *Sambucus*) findenden Kristallsand ab, so treffen wir Drusen vornehmlich in ausscheidenden, Einzelkristalle hingegen überwiegend in nicht guttierenden Pflanzen an. Versuche mit *Dianthus*, *Viscum*, *Rumex* ergaben, daß bei gleichmäßig fortgesetzter Salzaufnahme, abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten unter natürlichen Verhältnissen, Einzelkristalle gebildet werden. Es ist nicht ausgeschlossen und der weiteren Prüfung wert, ob Fehlen oder Vorhandensein der Guttation auch den Ort der Ablagerung mitbestimmen.

Die Ausscheidung spielt nicht nur im individuellen Leben der Pflanze eine wichtige Rolle, sondern sie dürfte, wie das vornehmlich in den folgenden Kapiteln zu zeigen versucht werden soll, auch auf die Phylognese der Gewächse und namentlich der Blätter, von Einfluß gewesen sein. So erscheint es naheliegend, daß die Anlage von Wasserspalten- und anderen Exkretionsapparaten die Entwicklung gezählter Blattränder begünstigt hat (*Rosaceen*), während in Formenkreisen, in denen derartige Vorrichtungen fehlen, Ganzrandigkeit der Spreiten vorherrscht.

Das Fehlen von baumartigen Holzgewächsen in manchen Gruppen (*Cruciferen*, *Papaveraceen*, *Campanulaceen*, *Valerianaceen*, *Primulaceen*) ist wohl aus der Unfähigkeit, das Kalzium an Oxalsäure zu binden, zu verstehen. In den meist langlebigen Holzgewächsen sammeln sich im Laufe der Zeit große Mengen von Kalzium an. Wenn den Bäumen, denen die Ausscheidungsfähigkeit meist abgeht, nicht die

Möglichkeit gegeben wäre, es als Oxalat festzulegen, so würde dies wohl nachteilige Folgen haben. Bei fast allen baumartigen Holzgewächsen kommt Kalziumoxalat oft in großen Mengen vor. Es fehlt allerdings bei den Sträuchern *Philadelphus* und *Deutzia*, beide mit wirksamen Wasserspalten, und bei *Cytisus laburnum*, *Sarothamnus scoparius*, von dem mir Ausscheidungsorgane nicht bekannt sind.

Zwischen äußerer und innerer Exkretion — vorübergehende oder dauernde Ablagerung von Exkreten in Milch- und Schleimsäften — bestehen nahe, bald einfachere, bald sehr verwickelte Zusammenhänge.

IX. Die Ausscheidung in ihren Beziehungen zur Bedornung und Bestachelung, sowie zur Verkalkung und Verkieselung.

Schon am Anfang dieser Abhandlung wurde auf das gegensätzliche Verhalten der Pflanzen gegenüber den mineralischen Ausscheidungen hingewiesen: die einen sind befähigt, sie schon vor der Entfaltung der Blätter nach außen zu schaffen, die anderen müssen sie in Ermangelung von äußeren Exkretionsorganen im Inneren unterbringen. Weitere Untersuchungen werden höchst wahrscheinlich ergeben, daß außer den hier bisher allein besprochenen Wasserspalten, Wasserdrüsen, Nektarien noch mancherlei andere Gebilde bei Entsalzungsvorgängen beteiligt sein werden. Man denke an die Schleimdrüsen¹⁾ und andere oberflächliche Schleimbildungen und dgl. mehr.

Wo äußere Exkretionsorgane fehlen, können durch Abstoßung von Blättern, ja ganzen Zweigen, durch Borkenbildung usw. unbrauchbare oder gar schädliche Stoffe entfernt werden. Alle diese Möglichkeiten fallen weg bei laubblattlosen Stammsukkulenten (Kakteen, Euphorbien, Stapelien), denen zur Exkretbeseitigung höchstens Stacheln, Blüten und Früchte zur Verfügung stehen.

Es steht zu erwarten, daß die hier kurz skizzierten Unterschiede der Pflanzen in ihrem Verhalten gegenüber den mineralischen Exkreten sich in nicht wenigen anatomischen und physiologischen Eigenschaften bemerkbar machen, so daß eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Typen das Verständnis von mancherlei Eigentümlichkeiten

1) Vgl. Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Pringsheim's Jahrbücher 1876, Bd. X.

der ganzen Pflanze, insbesondere aber der Blätter zu fördern geeignet sein wird. Der Vergleich extremer Fälle, wo die Unterschiede am schärfsten zutage treten, verspricht hier, wie auch in anderen Fällen, am ehesten Erfolg und läßt erhoffen, daß die hierbei gewonnenen Gesichtspunkte das Verständnis auch in weniger ausgeprägten Fällen ermöglichen werden.

Es soll also hier der gleiche Weg beschritten werden, den ich bei der Behandlung des Mykorrhizenproblems eingeschlagen habe. Dort hat die vergleichende Betrachtung der Gewächse mit stets verpilzten Wurzeln (*Botrychium*, Orchideen, *Gentiana*, *Polygala*) mit mykorrhizenfreien Pflanzen (*Polypodiaceen*, *Equiseten*, *Cyperaceen*, *Cruciferen*, *Caryophylleen*) es ermöglicht, die Frage nach dem Sinn der Mykorrhizenbildung schärfer zu stellen und dahin zu beantworten, daß es auf den Erwerb der Nährsalze oder ihrer Verarbeitungsprodukte ankomme, den die nicht mykotrophen Gewächse selbständig besorgen, während die Mykorrhizenpflanzen in mehr oder weniger hohem Grade auf die Hilfe von Pilzen angewiesen sind, eine Ansicht, die ich trotz mannigfacher Einwände, die sich immer nur auf Einzelheiten stützen, ohne das ganze Problem im Auge zu behalten, auch jetzt noch aufrecht erhalten kann¹⁾.

1) Auf die größten Schwierigkeiten stößt das Verständnis der Ernährungsweise der Mykotrophen bei *Neottia Nidus avis*, bei der, abweichend von unseren anderen Orchideen, es kaum gelingt, direkte Verbindungen des intraradikalen Myzels mit dem Waldboden aufzufinden. Auf eine eingehendere Behandlung der Biologie dieser merkwürdigen Pflanze, die schon mehrfach erörtert worden ist, muß, da sie zu weit führen würde, verzichtet werden. Es sei hier nur auf einige Eigenschaften des Substrats der *Neottia* hingewiesen, dessen Beschaffenheit mir geeignet scheint, eine engere Fragestellung über die Ernährungsweise dieses Saprophyten zu fördern.

Massenherde dieser Pflanze (vgl. Peklo, J., Zur Lebensgeschichte von *Neottia Nidus avis* in *Flora* 1906, Bd. XCVI), in welchen die Rhizome sich manchmal dicht berühren, finden sich, worauf mich mein früherer Schüler Dr. Weyland zuerst aufmerksam gemacht hat, immer nur an Stellen, in welchen unter dem Humus tonige, für Wasser schwer durchlässige Erdschichten anstehen, bald auf ebenem Waldboden, häufiger aber, wie ich an verschiedenen Stellen, sowohl in Tannen- als in Buchenwäldern feststellen konnte, in Rinnsalen, die bei Regen von Wasser durchströmt und längere Zeit durchtränkt werden. Das im Gegensatz zu den meisten anderen Mykotrophen reich entwickelte Wurzelwerk wird hier oft von einem Waldboden- auszug umspült, dessen Bestandteile trotz des Wurzelhaarmangels aufgenommen werden können um, wie dies schon ausgesprochen worden ist, durch den symbiotischen Pilz verarbeitet und an die Wurzelzellen in für diese verwertbare Verbindungen abgegeben zu werden. Bei *Neottia* würde also im Gegensatz zu anderen Mykotrophen der symbiotische Pilz bei der Aufnahme der Nährstoffe von außen nicht in Betracht kommen, sondern nur bei ihrer Verarbeitung. Die im Vergleich

Das hier einzuschlagende Verfahren besteht in der Hervorhebung der Eigenschaften zunächst der Pflanzen, insbesondere der Blätter, die mit äußeren Exkretionsorganen versehen, also fähig sind, die Exkrete aus dem Pflanzenleibe zu entfernen. Hiermit zu vergleichen ist das Verhalten der Gewächse, denen Außenexkretion fehlt, und die infolgedessen die Exkrete kürzere oder längere Zeit, in extremen Fällen zeit lebens in ihrem Inneren zurückhalten müssen. Es ist zu erwarten, daß mancherlei Exkretbehälter, deren Funktionen zur Zeit noch nicht sichergestellt worden ist, in ihrer Bedeutung erkannt oder doch mit genauer umschriebener Fragestellung untersucht werden können (vgl. pag. 81).

Wir wenden uns zunächst der vergleichenden Betrachtung einiger Schutzmittel gegen Tierfraß zu. Die mannigfaltigen Einrichtungen sind meist nicht regellos verteilt, sondern häufig charakteristisch für einzelne systematische Gruppen, denen wiederum andere Waffen entweder ganz fehlen oder doch nur vereinzelt eigen sind. Insbesondere gilt dies von den gegen größere Tiere wirksamen mechanischen Schutz Waffen, den Dornen und Stacheln.

Bedornung und Exkretion.

Eine oft erörterte aber immer noch strittige Frage ist die der Bewertung der Bedornung von Bäumen und Sträuchern. Dem unbefangenen Beobachter, der nicht nur in Mitteleuropa, sondern auch im Süden, insbesondere in Steppen und Wüsten, das Verhalten weidender

zu anderen Orchideen ziemlich zahlreichen unverzweigten Wurzeln sind auf einen ziemlich engen Raum zu dem „Nest“ zusammengedrängt. Die Ausnutzung des Substrats kann sich mithin nur auf einen kleinen Umkreis des an vermodernden Pflanzenteilen reichen Substrats erstrecken. Die hieraus erwachsende Schwierigkeit wird aber dadurch gehoben, daß eben das Wurzelsystem nach Regengüssen von einer, auf abschüssigem Substrat stets erneuerten Bodenlösung umspült wird. Massenhaftes Vorkommen dieser merkwürdigen Pflanze, deren Rhizome, abweichend von anderen Orchideen, an geeigneten Stellen den Boden in dichten Beständen durchsetzen, habe ich nur an Orten der beschriebenen Beschaffenheit angetroffen.

Die auffallenden Unterschiede in der Art der Bewurzelung — reich entwickeltes, aber zusammengedrängtes Wurzelwerk bei *Neottia*, geringere Anzahl von Wurzeln, die aber beträchtlich länger sind, sich in dem Substrat ausbreiten und aus denen mehr oder weniger reichlich Pilzfäden ausstrahlen, bei den Rhizom- und Knollenorchideen — dürften also darauf beruhen, daß bei letzteren hauptsächlich die symbiontischen Pilze die Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen, während *Neottia*, die gewissermaßen eine Wasserkulturpflanze darstellt, sie an sich heran kommen läßt.

Tiere, Ziegen und Schafe, gegenüber den dort so sehr verbreiteten Dornsträuchern und den mit Wehrorganen ausgestatteten Kräutern aufmerksam verfolgt hat, drängt sich die Überzeugung auf, daß allein diese Bewehrung jene Gewächse vor der Vernichtung durch zahme oder wilde Wiederkäuer und Nagetiere zu schützen vermag. Mit gelenker Zunge verstehen es die Ziegen, hie und da ein erreichbares Blatt oder gar einen zarten jungen Sproß aus dem kurz geschorenen Dornbusch herauszuholen, während sie manche danebenstehende unbewehrte, aber ihrem Geschmack nicht oder weniger zusagende, saftreiche Gewächse völlig unberücksichtigt lassen oder doch nur in höchster Not angreifen. Es ist klar, daß jene den Tieren so zusagenden Dornsträucher ohne den mechanischen Schutz nicht erhaltungsfähig wären.

Gegen die Übertragung der Schlüsse, die man aus der Bedrohung der Dornsträucher durch weidende Herdentiere gezogen hat, auf die ursprünglichen Zustände, ist verschiedentlich geltend gemacht worden, daß die Gefährdung nur deshalb so groß sei, weil die unter dem Schutz des Menschen stehenden Tiere so zahlreich sind; die hauptsächlich in Betracht kommenden Wiederkäuer und Nager träten nur unter besonderen Verhältnissen in solchen Mengen auf, daß sie gefährlich werden könnten. Das früher massenhafte Vorkommen von Wiederkäuern ist nun aber für manche Erdstriche historisch beglaubigt; aber auch jetzt noch werden dem aufmerksamen Beobachter in scheinbar sehr tierarmen Steppen und Halbwüsten Hasen und Gazellen begegnen, Tiere, deren Verhalten gegenüber der Pflanzenwelt sich allerdings nicht so leicht wie bei den Haustieren feststellen lassen wird. Wo in periodisch trockenen Ländern sich in den feuchten Perioden ein üppiger Gras- und Kräuterwuchs entfaltet und größere Pflanzenfresser nicht fehlen, treten stets bewehrte Holzgewächse auf.

Die Gräser, die ohne Verkieselung der Oberhaut, den Schnecken und wohl auch anderen omnivoren oder pleophagen Tieren unbedingt zum Opfer fallen würden, bilden zwar die Hauptnahrung der Nager und Wiederkäuer, denen sie aber dank ihrer beinahe unbegrenzten Regenerationsfähigkeit nicht unterliegen.

Die mit Ausnahme der Wurzeln den Angriffen der weidenden Tiere ausgesetzten Teile der Holzgewächse müssen, namentlich im jugendlichen Zustande, geschützt sein entweder durch chemische oder durch mechanische Eigenschaften, die zwar, wie die Beobachtung lehrt, sie nicht völlig schützen, sie aber doch vor Vernichtung bewahren. Auf die mannigfaltigen hier in Betracht kommenden Fragen, wie Häufung, Vikariieren verschiedenartiger, mechanischer und chemischer

Schutzmittel, gehe ich hier, unter Hinweis auf frühere Arbeiten¹⁾, nicht näher ein. Bedornung ist bei Gewächsen, die für Säugetiere giftig oder ihnen widerwärtig sind, selten vorhanden und findet sich meist nur dort, wo ein zur Regenzeit üppiger Gras- und Kräuterwuchs starke Vermehrung jener Tiere ermöglicht, die dann zur Trockenzeit, wo das Futter kärglich bemessen ist, sich notgedrungen auch von einer ihnen wenig zusagenden Kost ernähren müssen. Die durch brennend scharfe, giftige Milchsäfte die Tiere fernhaltenden Stapelien, Euphorbien und *Rhus*-Arten²⁾ sind daher auch nur in den trockensten Ländern außerdem durch Dorne geschützt. Im schroffen Gegensatze hierzu starren die mild schmeckenden Kakteen von gefährlichen, mechanisch wirkenden Abwehrorganen, die wohl nur bei epiphytischen und bei wenigen bodenwüchsigen giftigen Arten fehlen.

Die anscheinend schwer zu verstehende Bedornung der so äußerst giftigen kakteenähnlichen afrikanischen Euphorbien läßt sich begreifen, wenn man bedenkt, daß die Stacheln ihren Trägern nicht bloß von Nutzen sind gegen Fraß, sondern überhaupt durch Verhütung der Schädigung ihrer Oberfläche durch größere Tiere. Gedenkt man des Schadens, den in unseren Wäldern das Fegen des Wildes an jungen Stämmen verursacht, so wird man den Vorteil der Bekleidung der Kanten der fleischigen, leicht verletzbaren Stämme der meist in baumloser Umgebung stehenden Stammsukkulanten nicht gering anschlagen. Man braucht hierbei nicht bloß an die Abwehr fegender Cerviden zu denken; auch das Reiben und Scheuern anderer großer Tiere dürfte durch die starke Bewehrung, wenn nicht ganz verhindert werden, so doch nur in weniger gefährdender Weise stattfinden.

Die Auffassung der Dorne und Stacheln als Wehrorgane gegen die Angriffe größerer Tiere ist namentlich in Frage gestellt worden³⁾ auf Grund der Ergebnisse von Kulturen mit verschiedenen Dorn-

1) Vgl. E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft u. Medizin 1888, Bd. XXII, pag. 105 u. ff. E. Stahl, Mexikanische Xerophyten in Vegetationsbilder von Karsten u. Schenck, 2. Reihe, Heft 3 u. 4. Text zu Taf. 22—24. Gegenüber der Kritik, die Fr. Heikertinger: Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß (Biolog. Zentralblatt 1914, Bd. XXXIV, pag. 81 u. ff.) meinen Arbeiten und denjenigen einiger meiner Schüler zuteil hat werden lassen, soll von anderer Seite Stellung genommen werden.

2) Vgl. Diels, L., Die Epharmose der Vegetationsorgane bei *Rhus* L. § Gerontogae Engl. Engler's Botanische Jahrbücher 1898, Bd. XXIV.

3) Neger, Fr. W., Biologie der Pflanzen, 1913, pag. 566.

sträuchern. So soll nach Lothelier¹⁾ bei Kultur in mit Wasser gesättigter Luft die Bedornung unterbleiben, an ihrer Stelle dafür aber beblätterte Zweige entstehen; bei Robinia sollen die Stipulardornen verschwinden. Nach den Untersuchungen von Zeidler²⁾ wird jedoch die Dornbildung nicht nur in feuchter Atmosphäre, was schon von Goebel³⁾ bezweifelt worden war, sondern auch bei teilweise dunkel gehaltenen Pflanzen zwar etwas gehemmt, nicht aber auf die Dauer unterdrückt. Wenn nun auch bei solchen Sträuchern bei großer Luftfeuchtigkeit die Dornbildung vollständig ausbliebe, so könnte hieraus, was auch Lothelier nicht tut, keineswegs ein Argument gegen die Schutzwirkung abgeleitet werden. In freier Natur, selbst im Waldesschatten, wird man lange nach unbewehrten Trieben von Berberis, Crataegus, Robinia suchen und hierauf kommt es allein an. Wenn, wie wir annehmen, die natürliche Auslese bei der Heranzüchtung der Dornen und Stacheln von entscheidender Bedeutung gewesen ist, so hat sie gewirkt auf die, unter den natürlichen klimatischen Bedingungen der freien Natur unterworfenen Gewächse und nicht, was heutzutage oft vergessen zu werden scheint, auf die kümmerlichen Objekte des physiologischen Laboratoriums. Wenn also gesagt wird, Dorn- und Stachelbildung von Landpflanzen sei ein Ausdruck des trockenen Klimas, so ist nichts dagegen einzuwenden, insofern bei starker Besonnung der Pflanze ein Überschuß an zur Dornbildung verwendbaren Stoffen zur Verfügung steht. Ungünstigere Ernährungsverhältnisse erheischen zunächst die Ausbildung der Ernährungsorgane, der beblätterten Zweige, die unter den gegebenen Bedingungen weniger schutzbedürftig sind, da den in Betracht kommenden Tieren unter diesen Umständen hier andere Nahrung zur Verfügung steht in Gestalt von Gräsern und anderen krautigen Gewächsen. Während über diesen Punkt keine weiteren Worte zu verlieren sind, so verdient dagegen ernste Berücksichtigung die Frage, womit es zusammenhängen mag, daß selbst in Steppen und Wüsten, wo die Bedornung so verbreitet ist, diese wieder bei vielen Gewächsen, ja bei den Vertretern ganzer Familien fehlt oder doch nur sehr vereinzelt vorkommt. Wäre die Dornbildung eine notwendige Folge klimatischer Einflüsse, so ist nicht einzusehen, warum sie sich nicht gleichmäßig bei allen Steppen- und

1) Lothelier, Recherches sur les plantes à piquants. Revue générale de Botanique 1893, T. V.

2) J. Zeidler, Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von *Ulex europaeus*. Flora 1911, pag. 86.

3) Goebel, Organographie der Pflanzen. 1898. I. Teil, pag. 226.

Wüstenpflanzen, insbesondere den Holzgewächsen, eingestellt hat. Mit der Annahme, es beruhe das verschiedene Verhalten auf der spezifischen Struktur, auf den in den verschiedenen Formenkreisen schlummernden Entwicklungsmöglichkeiten, ist nichts gewonnen; es muß vielmehr versucht werden zu ergründen, mit welchen besonderen Eigenschaften der Pflanzen Dornbildung in der Regel in Korrelation steht. Es wird also zu untersuchen sein, mit welchen Eigenschaften gewisser Formenkreise es zusammenhängen mag, daß ihre Vertreter im Lauf der phyletischen Entwicklung zur Dornbildung geschritten sind und weshalb andererseits innerhalb anderer Kreise es entweder gar nicht oder doch nur ausnahmsweise zur Bildung von Dornen oder Stacheln gekommen ist.

Ich bin mir wohl bewußt, hier ein sehr unsicheres Gebiet zu betreten, wage es aber in der Hoffnung, daß es auf diesem Wege gelingen wird, bisher fast nur rein deskriptiv behandelte Gebiete der vergleichenden Organographie und Anatomie mit Tatsachen der Ernährungsphysiologie zu verknüpfen. Wie bei anderen dergleichen Betrachtungen wird der Vergleich extremer Fälle am ehesten geeignet sein, einen Einblick in die verwickelten Beziehungen zwischen Ernährungs- und Gestaltungsverhältnissen zu ermöglichen. Das verschiedene Gebahren der Pflanzen in der Nährsalzaufnahme und der Ausscheidung der mineralischen Exkrete scheint mir hier besondere Beachtung zu verdienen. Die Berücksichtigung des verschiedenen Schutzes gegen Tierfraß, wie auch andere biologische Fragen, werden jedoch daneben nicht unbeachtet bleiben dürfen.

Durch reiche Bedornung oder Bestachelung treten viele Rosifloren (Rosaceen, Amygdaleen, Pomaceen), Leguminosen und fast alle Kakteen hervor.

Die zuletzt genannte Familie sei zum Ausgangspunkt der Erörterung dieser Frage gewählt. Mit Ausnahme der epiphytischen Rhipsalideen, von denen Vertreter auch im Waldesschatten vorkommen, sind die Kakteen Bewohner sonniger Standorte, wo sie trotz reduzierter Oberfläche sich eines reichen Lichtgenusses erfreuen, so daß organische Baustoffe für die Stachelbildung reichlich zur Verfügung stehen. Anders verhält es sich mit der Salzversorgung: durch wasserarmes Substrat erschwerte Wasseraufnahme, geringe Transpiration und die Unfähigkeit, die im Überschuß aufgenommenen Salze durch Ausscheidung zu entfernen, wirken ungünstig auf die Nährsalzaufnahme. Wasserspalten und Wasserdrüsen sind von den Kakteen nicht bekannt, extraflorale Nektarien sind allerdings bei gewissen Rhipsalideen und Opuntien vorhanden. Verkieselung von Zellhäuten, die,

falls sie gegen Tierfraß schützen soll, sich frühzeitig einstellen muß, scheint in dieser Pflanzengruppe zu fehlen. Kohl (l. c. S. 222), der eine größere Anzahl Kakteen und fleischige Euphorbien untersucht hat, gibt an, bei allen diesen Gewächsen nur sehr geringe Mengen von Kieselsäure gefunden zu haben. Sie findet sich ja in jungen Organen meist nur bei Gewächsen mit starker Transpiration und reicher Ausscheidung mineralischer Auswurfstoffe. Voraussetzung für die Ausbildung der saftreichen, mit wenigen Ausnahmen mild schmeckenden und daher Tiere wasserarmer Gegenden zum Genuß einladenden Pflanzen zu ihrer eigentümlichen Gestaltung war die gleichzeitige Bildung oder schon vorhandene Bewehrung durch Stacheln, deren Herstellung hauptsächlich einen Aufwand an Kohlehydraten erheischt.

Die den Säulenkakteen habituell so ähnlichen sukkulenten Euphorbien bedürfen, worauf schon hingewiesen worden ist (pag. 92), dank der Giftigkeit ihres Milchsafte, nicht eines so dichten Besatzes von stechenden Wehrorganen. Letztere sitzen nur in wenigen Längsreihen den Kanten der Achsen auf, so daß oft große unbewehrte Teile der Oberfläche frei den Angriffen der Tiere zugänglich sind, aber wegen der giftigen Eigenschaften des Milchsafte höchstens von Spezialisten, wobei besonders an Insektenlarven zu denken wäre, beschädigt werden mögen.

In der Familie der Leguminosen ist Dorn- und Stachelbewehrung sehr verbreitet. Unter den europäischen Sträuchern und Halbsträuchern dieser Familie gibt es sowohl bewehrte als unbewehrte Arten. Zu den ersten gehört der von Dornen starrende *Ulex europaeus*, dessen Zweige, aber erst in zerkleinertem Zustand, ein selbst den Pferden zusagendes Futter abgeben, während der durch widerlichen Geruch und Geschmack ausgezeichnete Besenstrauch (*Sarothamnus scoparius*) nur gelegentlich, in Zeiten der Not, von weidenden Wiederkäuern, noch seltener von Nagetieren gefressen wird. Nach Sander¹⁾ wird allerdings in Hannover der Ginster an genügsame Schafe (Haid Schnucken) verfüttert, doch ist „beim Verfüttern darauf zu achten, daß zur Vermeidung von Erkrankungen die Tiere anfänglich nicht zu viel von dem Ginster erhalten“, sonst werden sie wie trunken, fallen hin und können sogar verenden. Der chemisch geschützte Strauch kann also im Gegensatz zu *Ulex* mechanische Schutz Waffen entbehren. Daß bei diesem nicht klimatische Einwirkungen für die Ausbildung der Stacheln verantwortlich gemacht werden können, geht daraus hervor, daß er ein

1) Sander, Dendrologisches Allerlei. Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft 1917, pag. 106.

Bewohner des feuchten Seeklimas ist, während der unbewehrte Besenstrauch auch Gegenden mit trockenerem Klima bewohnt. In bezug auf Schutz gegen Tierfraß mag ein ähnlicher Gegensatz bestehen zwischen der gut bewehrten *Genista germanica* und der unbedornten *G. tinctoria*.

Kakteen und Leguminosen, Familien, innerhalb welcher die mechanischen Schutz Waffen der Dornen und Stacheln ganz besonders mächtige Ausbildung erreichen, haben, so sehr sie auch sonst in ihren übrigen Eigenschaften von einander abweichen mögen, doch eines gemeinsam. In beiden Familien geht, so weit ich zu übersehen vermag, die Neigung zur Bewehrung durch Schutz Waffen, deren Härte auf stark verdickten, verholzten Zellwänden beruht, Hand in Hand mit dem Zurücktreten von Verkieselung (die Dorne von *Robinia*, auch die von *Berberis* lassen keine Spur von Kieselskelett zurück) und Verkalkung der Zellhäute. Wie bei den Kakteen dürfte dies mit der bei den Leguminosen oft fehlenden oder doch nur schwach entwickelten Exkretionsfähigkeit zusammenhängen. Ausnahmen von dieser Regel bestätigen die Berechtigung unserer Annahme. *Phaseolus multiflorus*, *Soja hispida*, deren hakenförmige Haare verkieselt sind, gehören zu den verhältnismäßig seltenen Papilionaceen, die sich durch reichliche Ausscheidung vermittelt Wasserdrüsen auszeichnen.

Eine nähere, von den angegebenen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchung verdient auch die Familie der Rosaceen, welche die zahlreichsten bedornten oder stacheligen Holzgewächse der einheimischen Flora enthält. Von Pomoiden sind bedornt die *Crataegus*-Arten, die wilden Stammformen von *Pirus communis* und *Mespilus germanica*, unbewehrt dagegen *Pirus malus*, die *Sorbus*-Arten, *Coloneaster* und *Amelanchier*. In der Unterfamilie der Amygdaleen haben bloß *Prunus spinosa* und nächste Verwandte Dornen, unbedornt sind *Prunus domestica* und die *Cerasus*-Arten. Die Unterfamilie der Rosoideen enthält in den Gattungen *Rosa* und *Rubus* in großer Mehrzahl stacheliche, daneben aber auch wehrlose oder doch fast wehrlose Arten (*Rosa alpina*). Die Schutz Waffen dieser Gewächse sind hart durch Verholzung; Verkieselung tritt bei ihnen jedenfalls in den Hintergrund. Wie sich die Blätter der Holzgewächse aus dieser Familie in betreff der Ausscheidung verhalten, wird näher festzustellen sein. Mir ist sie nur von wenigen Arten bekannt. Reichlich ist sie bei Keimpflanzen des Apfelbaums, bei manchen Rosen; vermißt habe ich sie bei Birnbaumkeimlingen. Nähere Beachtung verdienen in bezug auf Exkretion die drüsigen Blättzähne.

Welch eingehende Berücksichtigung bei Behandlung dieser Frage auch die Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß verdienen, haben mir vor vielen Jahren angestellte Versuche mit *Rubus*-Arten gezeigt. Bei diesen hat sich herausgestellt, daß die mit dichtem Stachel- und Drüsenbesatz bedeckten Triebe nach Entfernung des schützenden Mantels gierig von Schnecken benagt wurden, während sie die gleichfalls oberflächlich geschälten Sprosse der nur mit zerstreut stehenden Stacheln versehenen Arten verschmähten.

Solchen Formenkreisen, in welchen es wie bei den besprochenen Leguminosen und Rosaceen zur Ausbildung kräftiger Wehrorgane gekommen ist, stehen andere gegenüber, in denen Dornen und Stacheln vollständig fehlen. Am ehesten zu begreifen ist dieses bei Holzpflanzen, die wie Pappeln und Weiden Bewohner feuchterer Erdstriche sind und in trockene Gebiete nur längs der Flußläufe eindringen. Raschwüchsigkeit, starke Regenerationsfähigkeit, gewisse chemische Eigenschaften und dadurch bedingte geringere Gefährdung von seiten der Tiere, die hier andere passendere Nahrung finden, dürften hier von weitgehender Bedeutung gewesen sein.

In hohem Grade bemerkenswert ist das Fehlen von Stacheln und Dornen innerhalb der so formenreichen Gattung *Quercus*, innerhalb welcher höchstens bei südlichen Arten dornig gezähnte Blätter vorkommen, obschon diese Gattung auch in trockenen Gebieten der alten und neuen Welt durch zahlreiche, auch strauchförmige Arten vertreten ist. Da Verkieselung — bei unseren Arten wenigstens — sich erst allmählich einstellt, so wird der Schutz gegen kleinere omnivore Tiere durch die reichlich vorhandenen astringierenden „Gerbsäuren“ bedingt sein, die auch das Fehlen von Wehrorganen in Gestalt von Dornzweigen als Schutz gegen große Tiere begreiflich erscheinen läßt.

Wie hier der Reichtum an astringierenden Stoffen, hat in anderen Formenkreisen die Gegenwart von Rhaphiden der Heranbildung von Dornen Einhalt geboten. Die Kalziumoxalatnadeln wirken, wie Peyer¹⁾ gegen Lewin gezeigt hat, schon für sich allein rein mechanisch auf die Schleimhaut der Fraßwerkzeuge der Tiere, wobei es allerdings nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ist, daß sie die Giftwirkung mancher Pflanzen verstärken, indem sie als Instrumente für die Übertragung des Giftes in das Innere der Gewebe wirksam sind. Bedornete oder bestachelte Rhaphidenpflanzen aus der Klasse der Dikotylen sind

1) Peyer, W., Biologische Studien über Schutzstoffe. Diss., Jena 1911, pag. 55.

mir nicht bekannt, vielleicht kommen welche in Trockengebieten vor, wo ja viele sukkulente und nicht sukkulente Monokotylen (Liliaceen und Amaryllideen) ihre Blätter mit Dornen und Stacheln ausstatten, die im Verein mit den Rhaphidenapparaten, Bitterstoffen und manchen anderen chemischen Schutzstoffen die Erhaltung unter klimatischen Verhältnissen sichern, die insbesondere den saftreichen Gewächsen gefährlich sein müssen. So erklärt sich auch hier das Auftreten von mechanischen Schutz Waffen als eine Folge kombinierter tierischer und klimatischer Einwirkungen.

Die mitgeteilten Beispiele, denen sich noch andere anreihen ließen, mögen genügen, um zu zeigen, wie unberechtigt die Annahme ist, es seien Bedornung und Bestachelung ausschließlich Folgen der bloßen Einwirkung trockener Klimate.

Als positiver Faktor, welcher die Dornbildung im individuellen Leben begünstigt und der auch bei der phyletischen Entwicklung der bewehrten Pflanzengeschlechter von Bedeutung gewesen sein muß, ist intensive Besonnung mit ihren Folgen in Anspruch zu nehmen. Dabei ist aber, mindestens in manchen Fällen, die Mitwirkung eines negativen Faktors nicht zu verkennen: die fehlende Exkretionsfähigkeit und die damit wegfallende Möglichkeit, die jugendlichen, besonders schutzbedürftigen Teile mit einem Kieselpanzer zu umgeben. Gewiß können neben den erörterten Umständen noch mancherlei andere in Betracht kommen. Die hier in den Vordergrund gestellten Korrelationen verdienen aber jedenfalls ganz besondere Beachtung bei der Behandlung des hier nur skizzenhaft erörterten Problems.

Verkieselte und verkalkte Zellhäute.

Bei Pflanzenteilen mit stark verkieselten Zellhäuten, deren Härtung schon frühzeitig zum Schutz erforderlich ist, muß nicht nur für frühzeitige Zufuhr des Siliciums, sondern auch für Entfernung der an die Kieselsäure gebundenen Base — meist wird es sich um Kalium handeln — gesorgt sein. Hier ist denn auch, wie zu erwarten, kräftige Ausscheidung von Kalium stets zu beobachten. In Pflanzenteilen, in denen die Verkieselung nicht sehr frühzeitig und rasch, sondern allmählich im Laufe der Ernährungstätigkeit vor sich geht, braucht der Siliciumbegleiter nicht ausgeschieden zu werden, da er allmählich bei der Vermehrung organischer Substanz verwendet werden kann.

Ganz besonders deutlich tritt der Zusammenhang zwischen frühzeitiger Hautverkieselung und kräftiger Ausscheidung bei den Equiseten zutage. Trotz der Verkümmderung der Blätter, die bloß dem

Knospenschutz und der Exkretion dienen, sind die Schachtelhalme durch starke Wasserdurchströmung ausgezeichnet. Bei trockener Luft verlieren bekanntlich abgeschnittene mit der Schnittfläche in Wasser tauchende Sprosse mehr Wasser, als sie aufzusaugen vermögen, und vertrocknen nach kurzer Zeit. Die sommergrünen Arten gehören mit den zartblättrigen Farnen zu den ziemlich zahlreichen krautigen Gewächsen mit starkem Wurzeldruck, die schon kurz nach der Abtrennung vom Wurzelwerk ihren Wasserbedarf nicht zu decken vermögen, daher rasch welken und vertrocknen.

Die Wurzeln der Schachtelhalme sind, wie dies bei raschwüchsigen Pflanzen mit starker Transpiration und Ausscheidung zu sein pflegt, stark behaart, mithin befähigt, eine ergiebige Wasserdurchströmung zu unterhalten. Tagüber genügt es, sie nur kurze Zeit mit einem Glaskasten zu bedecken, um die Guttation hervorzurufen; gehören ja die Equiseten mit den Gräsern, *Myriophyllum proserpinacoides*, *Caladium*, *Tropaeolum*, *Impatiens noli tangere*, *Alchemilla vulgaris* zu den besten Objekten für die Demonstration dieses Vorgangs. Über Nacht geht die Nährlösungsdurchströmung ununterbrochen vor sich und gleichzeitig ist für Beseitigung etwaiger störender Exkrete gesorgt.

Trotz der starken Ausscheidung ist der Aschegehalt der Schachtelhalme sehr beträchtlich. Ich fand bei *Equisetum sylvaticum* 19,2%, *E. hiemale* 22,3%, *E. arvense* 26,6%.

Nach Wolff's Zusammenstellung (pag. 141) lauten die Angaben für *E. arvense* 18,89%, für *E. Telmateja* 28,57%. Der Kieselsäuregehalt der Reinasche erreicht bei ersterer Art 41,73%, bei der zweiten sogar 70,64%. Von den anderen Bestandteilen treten nach Wolff das noch am reichsten vorhandene Kalium (K_2O 19,16% und 8,01%), ferner das Kalzium (CaO 17,20% und 8,63%) der Kieselsäure sehr zurück. Diese wird eben in erheblichen Mengen zurückgehalten zur Aussteifung der Häute der äußeren Zellschichten, von anderen Stoffen wahrscheinlich nur so viel, als für den Aufbau und den Betrieb erforderlich ist. Von welchen schlimmen Folgen die Zurückhaltung von Exkreten begleitet wird, haben unsere früher mitgeteilten Versuche (pag. 38) deutlich genug gezeigt. Der trotz der ergiebigen Exkretion mineralischer Bestandteile so beträchtliche Aschegehalt steht bei diesen wie bei anderen Pflanzen in Zusammenhang mit ihrem Schutzbedürfnis gegenüber tierischen und vielleicht auch pflanzlichen Feinden, denen sie ohne Verkieselung bei ihren übrigen Eigenschaften zum Opfer

fallen würden¹⁾. Ganz besonders gilt dies auch für die Cyperaceen und Gräser. Namentlich diese letzteren wären bei ihrem milden, süßen Geschmack, der nur bei wenigen Arten durch widrige Zusätze beeinträchtigt wird, ohne die Kieselpanzerung dem sicheren Untergang geweiht; ohne diesen Schutz gegen mancherlei Tiere, insbesondere die Schnecken, hätten die Gräser nicht so werden können, wie sie geworden sind. Dieser glücklichen Eigenschaft, welche die Heranzüchtung widriger oder gar giftiger Stoffe entbehrlich gemacht hat, verdanken zahlreiche omnivore Tiere, insbesondere die Haustiere, die sich von Gräsern oder ihren Samen ernähren, die Möglichkeit des Bestehens. Dem Menschen aber, der seine Pflanzenkost in den Ländern höherer Kultur vorwiegend aus Grassamen bestreitet, hat der Kieselpanzerschutz der Halme und Früchte die Möglichkeit geschlossener Ansiedelung in Ländern mit gemäßigttem Klima gewährt. Da die Entwicklung höherer Stufen der menschlichen Kultur aber auf der ganzen Erde aufs innigste mit der Getreidekultur verknüpft gewesen ist, so leuchtet ein, von welcher unermesslichen Bedeutung die Art des Schutzes bei dieser wichtigsten Pflanzenfamilie für die Menschheit geworden ist. Kleine Ursachen, große Wirkungen.

Der Besitz von Wasserspalten oder Wasserdrüsen scheint für die rasche Zufuhr löslicher Silikate für die in frühzeitigen Entwicklungsstadien eintretende Membranverkieselung erforderlich zu sein, auch dort, wo die Inkrustierung sich nicht über die ganze Außenfläche der Organe erstreckt, sondern auf die Haare und ihre nächste Umgebung beschränkt zu sein pflegt. Solche Gewächse besitzen denn auch entweder Wasserspalten oder Wasserdrüsen, Gebilde, die auch bei Sträuchern und Bäumen mit frühzeitiger Verkieselung nicht fehlen.

Die Anlage von Haaren an Blättern und Stengeln findet, wie bekannt, in frühester Jugend statt; sie eilen in ihrer Ausbildung den Spaltöffnungsapparaten voraus. Wo Verkieselung oder Verkalkung der Häute eintritt, also bei Klimmhaaren, Borsten-, Feil-, Brennhaaren, muß für eine frühzeitige, ergiebige Zufuhr der inkrustierenden Stoffe zu den, an den jugendlichen Organen dicht gedrängten Auswüchsen möglich sein. Dieser Bedarf kann nun gedeckt werden durch schon früher aufgespeicherte Vorräte, oder aber er muß vielleicht zum größten Teil von außen her bezogen werden. Das letztere dürfte für die Mehrzahl der Fälle zutreffen. In früher Jugend inkrustierte Haare findet

1) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin 1888, pag. 72 u. ff.

man bei Pflanzen, deren junge Organe eine lebhafte Wasserdurchströmung zeigen. In den jüngsten Blättern, deren Luftspalten erst wenig leistungsfähig sein können, gesellt sich zur gewiß sehr geringen Transpiration der eben aus der Knospenlage hervortretenden Blätter der Flüssigkeitsaustritt durch Wasserspalten und Wasserdrüsen, der schon an sehr jungen Blättchen in reichem Maße vor sich geht. Die Zufuhr der inkrustierenden Stoffe, die Beseitigung etwaiger unnützer Begleiter ist hier gesichert. Als Beispiele seien folgende erwähnt: *Phaseolus multiflorus* mit seinen stark verkieselten Haaren führt zahlreiche Wasserdrüsen, die bei manchen Kleearten fehlen, deren Haare dafür auch nicht inkrustiert sind. Die mit verkieselten Klimmhaaren versehenen *Rubia tinctorum*, *Galium aparine* tragen an den Blattspitzen Gruppen von Wasserspalten. *Deutzia*, *Ulmus*, *Urtica*, die *Loaseen* ragen alle durch reiche Ausscheidung hervor. Vergeblich nach Exkretionsorganen gesucht habe ich bis jetzt bloß bei *Hedysarum gyrans* und *Lourea vespertilio*, die mir zur nochmaligen Prüfung jetzt leider nicht zur Verfügung stehen.

Ob bei Gewächsen, deren Haare durch Einlagerung von Kalziumkarbonat gehärtet werden, gleichfalls in der Regel Ausscheidungsorgane an den Blättern vorkommen, bedarf noch näherer Untersuchung. Hier liegt allerdings die Annahme nahe, daß Verkalkung nicht so enge an die Gegenwart von Exkretionsorganen gebunden sein wird, als dies für die Verkieselung der Fall ist. Dafür spricht schon die frühzeitige Bildung von primärem Kalkoxalat in noch ganz jugendlichen Blättern z. B. nicht ausscheidender *Papilionaceen*, *Chenopodien* und vieler anderer ähnlich sich verhaltender Pflanzen. Die Tatsache weist mit manchen anderen auf die Wanderungsfähigkeit organisch gebundenen Kalziums hin, das denn bald als Oxalat, bald als Karbonat ausgeschieden werden kann.

Immerhin ist auch bei Gewächsen mit verkalkten Haaren Exkretion sehr verbreitet: *Cucurbitaceen*, viele *Cruciferen*, *Umbelliferen*, *Boragineen*, *Kompositen* (z. B. *Helianthus annuus*) usw.

Wo *Cystolithen*¹⁾ vorkommen, dürfte es sich meist ähnlich ver-

1) *Cystolithen* finden sich wie bekannt (vgl. Solereder, Ergänzungsband, pag. 354) besonders bei rein tropischen oder doch ganz vorwiegend tropischen Familien (*Acanthaceen*, *Gesneraceen*, *Olacineen*, *Urticaceen*). Die Speicherung des Kalziums in leicht angreifbarer und, wie Haberlandt (*Physiologische Pflanzenanatomie*, 4. Aufl., pag. 484) gezeigt hat, unter Umständen wieder in den Stoffwechsel einbezogener Ausscheidung dürfte bei der bekannten Kalkarmut der Tropenböden für jene Gewächse von besonderer Wichtigkeit sein.

halten. Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung das Verhalten der in Warmhäusern verbreiteten Urticacee *Elatostema ulmifolium*, deren Blätter und Stengel neben sehr zahlreichen Cystolithen stark verkieselte Haare führen. Auch am unversehrten Blatt sind die spindelförmigen Cystolithen dank der dünnen Spreiten der mikroskopischen Beobachtung direkt zugänglich; schon an sehr kleinen, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern lassen sich die bereits stark verkalkten Cystolithen erkennen, aus denen bei Säurezusatz reichlich Kohlensäure entweicht. Die sehr frühzeitige Verkieselung von Zellhäuten und die Einlagerung von Kalk ist hier, wie bei der Brennessel ermöglicht durch zweierlei Ausscheidungsorgane: durch gruppenweise über die Spreite verteilte Wasserspalten und durch Wasserdrüsen, die nicht nur an den Blattspreiten, sondern auch an den Stielen und Stengeln in großer Zahl vorhanden sind. Als weitere Beispiele frühzeitiger Kalkablagerung können Acanthaceen aus den Gattungen *Fittonia*, *Eranthemum* angeführt werden, die nach Kohl, l. c. (pag. 139) schon dicht am Vegetationspunkt in der Epidermis von Blättern und Stengeln ansehnliche Cystolithen enthalten. Wasserspalten fehlen hier, aber Blätter und Stengel sind mit äußerst zahlreichen Wasserdrüsen versehen.

Wie bei *Elatostema* finden sich bei den genannten Acanthaceen im Stengel Cystolithen, deren frühzeitige Ausbildung eine erhebliche Zufuhr von Kalziumverbindungen zur Voraussetzung hat. Wasserdrüsen sind, wie bei *Elatostema*, an den Axen in großer Zahl vorhanden.

Wasserspalt sind, soweit mir bekannt, an Stengeln bisher nicht gefunden worden; ihre Gegenwart wäre auch mit dem ganzen Bau und den Leistungen der Axen aus nahe liegenden Gründen wohl kaum vereinbar, während Wasserdrüsen, die in ihren Leistungen nicht so eng an Gefäßbündelnähe gebunden sind, eine für Stengel geeignete Art der Ausscheidungsorgane darstellen.

Nicht überall geht die Ausbildung der Cystolithen so früh vor sich. Bei *Ficus elastica* (vgl. Kohl, l. c. pag. 138) beginnt sie mit der Bildung des verkieselten Stiels, der schon in der aus der Knospenlage hervorgehenden Spreite vorhanden ist, während der warzentragende Teil mit seinen Kalkeinschlüssen erst im fünften oder sechsten Blatt vollständig ausgebildet ist. Die Kalkeinlagerung schreitet also im Gegensatz zur Verkieselung ganz langsam vorwärts. Kohl nimmt an, daß der Kalk schon vor der Inkrustierung in ansehnlicher Menge in den Zellen der Oberhaut und dem Hypoderm vorhanden ist.

Mir scheint, daß zum Verständnis des Unterschiedes zwischen *Ficus elastica* einerseits und *Elatostema* und den *Acanthaceen* andererseits bezüglich der Zeit der Cystolithenbildung besonders auch die verschiedene Größe der Wasserdurchströmung berücksichtigt werden muß, da sie jedenfalls eine große, vielleicht maßgebende Rolle spielt. *Elatostema*, wie auch die *Acanthaceen* sind stark transpirierende und ausscheidende Gewächse. Abgetrennte Sprosse welken sehr rasch, auch wenn die Stümpfe in Wasser tauchen. Hierbei bekunden sie ein äußerst geringes Saugvermögen, sind also, wie unter den einheimischen Gewächsen die Equiseten und meisten Farne, weit mehr als die meisten anderen Pflanzen direkt vom Wurzeldruck abhängig, um das unter diesen Umständen verlorene Transpirationswasser zu ersetzen. Welke, in Wasser gelegte Sprosse werden dank der zahlreichen Wasserdrüsen schon bald wieder straff. Die Zufuhr von Salzen wird auch bei den noch sehr jungen, dicht mit Wasserdrüsen besetzten, bei *Elatostema* auch mit Wasserspalten versehenen Blättern erheblich sein, jedenfalls viel erheblicher als bei den derben Blättern von *Ficus elastica*, denen Wasserspalten fehlen und die, wie Kamerling¹⁾ angibt, nur an jungen Keimpflanzen Wasserdrüsen führen, während solche an Exemplaren mit einer Stammlänge von 1—2 dm aber nicht mehr zu finden sind. Nach Möbius²⁾ finden sich allerdings bei einer Abart dieses *Ficus* Wassergrübchen, die auch schon Haberlandt beschrieben hat, die ich aber bei der von mir untersuchten Form nicht habe finden können. Wie dem auch sein mag, die Ausscheidung ist im Vergleich zu *Elatostema* und den *Acanthaceen* sehr gering. Sie mag erforderlich und ausreichend sein für den Erwerb der frühzeitig sich ausbildenden Cystolithenstiele. Die im Gegensatz zu *Elatostema* und den *Acanthaceen* langsam vor sich gehende Kalkeinlagerung macht es wahrscheinlich, daß eine frühzeitige Kalkeinlagerung wie die Verkieselung von Zellhäuten an lebhafte Salzdurchströmung gebunden ist.

Pflanzen mit spät einsetzender Verkieselung.

Die bisher erörterten Fälle haben ergeben, daß Verkieselung und Verkalkung von Zellhäuten mehr oder weniger eng an die Gegenwart von Ausscheidungsorganen gebunden sind. Nun gibt es aber zahlreiche

1) Kamerling, Z., Kleine Notizen. IV. Die Hydathoden an den Jugendblättern von *Ficus elastica*. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1913, Bd. XXXI, pag. 488.

2) Möbius, M., Beitrag zur Anatomie der *Ficus*blätter. Bericht der Senckenberg. Naturforsch. Ges. in Frankfurt a. M. 1897, pag. 131.

nicht ausscheidende Pflanzen, insbesondere Holzgewächse, mit inkrustierten Zellhäuten. Sie unterscheiden sich aber von den bisher besprochenen Arten durch den zeitlichen Verlauf der Kieselsäureeinlagerung. Diese tritt nicht wie bei jenen in der frühen Jugend ein. Bei Coniferen, Cupuliferen u. a., die weder Wasserspalten noch Wasserdrüsen haben, sind die Blätter anfangs sehr zart und die durch die Verkieselung bedingte Härte stellt sich erst allmählich ein. Bei Nadelhölzern nimmt der Kieselsäuregehalt diesjähriger Nadeln nach den eingehenden Untersuchungen von H. Bauer¹⁾ vom Frühjahr (21. Mai) bis zum Herbst (17. September) zu und zwar bei der Lärche um das $6\frac{1}{2}$ fache, bei der Fichte um das 4,6 fache, bei der Kiefer sogar um das 38 fache.

Schon früher hatte Ramann²⁾ für die Buche ein starkes Anwachsen der Kieselsäuremenge festgestellt. Sie stieg auf die Fläche berechnet, von 1,123 (4. Juni) bis zu 6,050 (27. Sept.) und nahm sogar noch in den, dem Absterben entgegengehenden Blättern, wie auch in solchen anderer Cupuliferen (Eiche, Hainbuche, Hasel) zum Teil um mehr als das Doppelte zu.

Wie viel von dieser Kieselsäure in löslichen Verbindungen des Zellinhaltes, wie viel in den Häuten enthalten ist, wurde nicht näher untersucht. Die mit dem Alter zunehmende Härte der Blätter spricht dafür, daß die weitaus größere Menge der Membran angehört. Mit den abfallenden Blättern wird also Kieselsäure als nicht verwertbares Exkret aus der Pflanze entfernt, woraus aber keineswegs hervorgeht, daß die Zellhautverkieselung nicht nach dem Absterben der Organe noch von Bedeutung sein kann, wenn sie nicht gar erst jetzt recht zur Geltung kommt.

Die von den Forstwirten so hoch eingeschätzte Waldstreu, die ganz vorwiegend aus toten Blättern besteht, ist je nach ihrer Herkunft (von verschiedenen Bäumen) von sehr verschiedener Haltbarkeit (vgl. Ramann, Bodenkunde, pag. 466 u. ff.). Der Gehalt an „Gerbstoff“ mag hierbei in Betracht kommen; viel wesentlicher scheint aber die Verkieselung zu sein, die ja gewissen Membranen (Diatomeen) unter Umständen eine fast unbegrenzte Haltbarkeit verleiht. Aber auch die auf der Erde liegenden Blätter werden durch sie vor rascher Verwitterung geschützt.

1) Bauer, H., Stoffbildung und Stoffaufnahme in jungen Nadelhölzern. Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft 1910.

2) Ramann, E., Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 1898, 30. Jahrg.

Bei Organen mit kräftiger Ausscheidung, die die Salzzufuhr zu den jugendlichen, noch in Entfaltung begriffenen Teilen begünstigt, bevorzugt die Verkieselung in der Regel die Oberhaut (*Equisetum*, *Cyperaceen*, *Gramineen*) und ihre Anhängsel; Mesophyll und Gefäßbündel bleiben kieselfrei.

Hier wo die Aufgabe der Verkieselung in dem Schutz gegen Tierfraß oder das Eindringen von Pilzen besteht¹⁾, beschränkt sich die Verkieselung auf die die Organe nach außen begrenzenden Zellwände. Bei den Blättern vieler Holzgewächse erstreckt sie sich dagegen über größere Teile des Querschnitts, wobei die Oberhaut oft weniger als andere Gewebeelemente verkieselt ist. Buche und Eiche z. B. enthalten in der Oberhaut nur Spuren von Kieselsäure, während die Nerven, bei der Buche, auch das Mesophyll, stark verkieselt sind (Kohl, l. c. pag. 236). Eiche und Buche, deren jugendliche Organe chemisch gegen omnivore Tiere geschützt sind, können im Gegensatz zu Schachtelhalm, Gräsern usw., die ohne Kieselpanzerung vernichtet würden, diesen kräftigen mechanischen Schutz entbehren. Es fragt sich nun, ob die allmählich im Laufe der Vegetationsperiode zunehmende Härte nicht vielleicht erst nach dem Abfall der Blätter zur Geltung kommt. Es ist sehr bemerkenswert und dürfte kaum auf Zufall beruhen, wenn es hauptsächlich geschlossene Bestände bildende Waldbäume sind, bei denen die starke Verkieselung den abgefallenen Blättern größere Haltbarkeit verleiht.

An erster Stelle steht in dieser Beziehung die Buche mit verkieseltem Mesophyll. Die Eichblätter mit nicht verkieseltem Mesophyll zersetzen sich leichter (Ramann, Bodenkunde, 3. Aufl., 1911, pag. 467).

Es wäre von Interesse, das Laub unserer Waldbäume auf seine Haltbarkeit unter gleichen Zersetzungsbedingungen genauer zu untersuchen. Um mir wenigstens einen Überblick zu verschaffen, besuchte ich wiederholt eine feuchte bewaldete, nach Norden abfallende Tal-schlucht des Muschelkalkgebietes bei Jena. Die Durchmusterung der am Boden liegenden diesjährigen Blätter ergab in der zweiten Hälfte des bis dahin durch abnorm milde und feuchte Witterung ausgezeichneten Winters 1915/16 bei einigen Arten eine bereits weitgehende Zersetzung. Am stärksten verwittert, oft kaum noch zu erkennen, waren

1) Die Keimschläuche der *Puccinia graminis* wie die anderer grasbewohnender Puccinien dringen bei *Berberis* durch die unverkieselte Membran der Epidermiszellen ein, bei den Gräsern benutzen sie dagegen die Spaltöffnungen als Eintrittspforten.

die Spreiten von *Sambucus nigra*, *Juglans regia* (mit 2,02% Kieselsäure in der Asche), *Robinia pseudacacia* (2,42%), *Fraxinus excelsior* (2,63%), *Lonicera caprifolium*. Wie die in der Literatur gefundenen eingeklammerten Zahlen zeigen, ist der Kieselsäuregehalt der Blätter bei den angeführten Arten gering.

In scharfem Gegensatz zu den genannten Pflanzen stehen die durch große Haltbarkeit des Laubes bekannten Eichen, Ahorne, Hainbuchen, Buchen und Nadelhölzer, deren Blätter sich durch weit höheren Kieselsäuregehalt auszeichnen: Eiche (5,21%), *Carpinus* (5,79%) *Fagus* (über 10%), *Acer campestre* (11%), Tanne (8,15%), Fichte und Lärche bis über 20%.

Hoher Kieselsäuregehalt von Blättern und Stengeln ist oft (*Equiseten*, *Cyperaceen*, *Gramineen*) mit starker Wasserdurchströmung (*Transpiration* und *Guttation*) verbunden. Der Vergleich der beiden eben besprochenen Gruppen von Holzgewächsen zeigt nun aber gerade, daß die Arten mit zurücktretender Verkieselung durch den größeren Wasserbedarf ausgezeichnet sind (*Sambucus*, *Juglans*, *Robinia*, *Fraxinus*), während die Arten mit stark verkieselten Blättern (*Acer campestre*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus* und die *Coniferen*) geringere Ansprüche an den Wassergehalt des Bodens stellen, was mit der bei ihnen schwächeren *Transpiration* zusammenhängt.

Für Holzgewächse, die in geschlossenen Beständen auf zeitweise dem Austrocknen ausgesetzten Böden gedeihen, wird Bodenbedeckung mit haltbarer, das Austrocknen verzögernder Laubstreu von ganz anderer Bedeutung sein als für solche, deren größerer Wasserbedarf sie so wie so an die Nähe von Wasseradern oder doch an stets feucht bleibendes Substrat kettet.

Ganz wesentliche Berücksichtigung verdient hier das Fehlen oder die Gegenwart von *Mykorrhizen*. Diese fehlen bei *Sambucus*, *Juglans*, treten zurück bei *Fraxinus* und *Robinia*, Arten mit rasch verwitterndem Laub. Besonders bei den als *Mykorrhizen*bäume bekannten, Bestände bildenden *Cupuliferen* und *Coniferen* bleiben die toten Blätter und Nadeln, dank der Verkieselung lange erhalten. Das gleiche gilt für die gleichfalls als *mykotroph* bekannten *Ericaceen*. Die geschlossene Laub- oder Nadelstreu erschwert das ganze Jahr hindurch das Austrocknen des Bodens. Vom Herbst bis in den Winter hält sie außerdem die Bodenwärme zurück und fördert so das Gedeihen der in den oberen Bodenschichten wachsenden Wurzeln samt den Pilzen,

die gerade, worauf schon Büsgen¹⁾ hingewiesen hat, im Spätherbst sich aufs lebhafteste entwickeln, einer Jahreszeit, in welcher ihnen, wie den Wurzelhaaren in dem frischgefallenen Laub eine besonders ergiebige Nährstoffquelle erschlossen ist. Wie groß die Anreicherung des Waldbodens sich im Herbst gestaltet, hat eine Arbeit von Ramann²⁾ und Niklas gezeigt. Von dem Gedanken ausgehend, daß Untersuchungen über Verteilung und Gehalt an Mineralstoffen im Boden um so aussichtsvoller sein müssen, je geringer der Gehalt an löslichen Stoffen ist, also je ärmer die Böden sind, wurden die Bodenproben einem auf Hochmoortorf gewachsenen Birkenwald entnommen. Die torfige Unterlage bietet nämlich noch den Vorteil nur mäßiger Schwankungen im Wassergehalt im Laufe des Jahres, so daß den Bäumen immer genügend Wasser zur Verfügung steht. Der Gesamtgehalt an löslichen Salzen wurde jemals bestimmt durch Messung der elektrischen Leitfähigkeit bzw. des Widerstandes, welchen die Bodenlösung dem Durchtritt des elektrischen Stromes entgegensetzt. Von den auf diesem Weg gewonnenen Ergebnissen sei hier nur folgendes mitgeteilt. „Sehr scharf tritt die Zunahme der Konzentration der Bodenlösung im November hervor; der Gehalt an löslichen Stoffen ist gegenüber den vorhergehenden Monaten auf das Zwei- bis Dreifache gestiegen! Außer dem Streuabfall ist eine andere Ursache dieses Verhaltens nicht vorhanden.“

Es ist zu erwarten, daß diese zunächst für eine salzarme Unterlage festgestellte Erscheinung auch für andere Bodenarten gelten wird. In der Jahreszeit, in welcher der die Nährsalzaufnahme begünstigende Transpirationsstrom bei Laubbäumen wegfällt, bei immergrünen Nadelhölzern stark herabgesetzt ist, steht den Waldpflanzen ein großer Vorrat von Nährstoffen zur Verfügung, den sie aus eigenen Kräften kaum auszunützen vermögen, der ihnen aber durch Vermittelung von Wurzelpilzen zugänglich gemacht wird. Feucht- und Warmhaltung des Bodens durch schwer verwitternde Laubstreu bietet einen in seiner Bedeutung schwer abzuschätzenden Vorteil.

Zusammenfassung. Vergleichend biologische Erwägungen führen zu dem Ergebnis, daß zwischen der Exkretionsfähigkeit und der

1) Büsgen, M., Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allgem. Forst- und Jagdzeitung von Lorey, Frankfurt a. M. 1901.

2) Ramann, E. und Niklas, H., Der Einfluß eines Baumbestandes auf den Gehalt an gelösten Salzen in einem Hochmoorboden. Mitteilungen aus der chem. bodenkundl. Abteilung der Kgl. bayr. forstlichen Versuchsanstalt München 1916, pag. 3.

Art des Schutzes gegen Tierfraß unverkennbare Beziehungen bestehen. Bedornung und Bestachelung finden sich vorwiegend bei Gewächsen mit fehlender oder doch schwacher Ausscheidungsfähigkeit mithin erschwerter Nährsalzzufuhr. In den Vordergrund treten diese mechanischen Schutz Waffen in Klimaten, wo das im Überfluß vorhandene Licht die Bildung organischer Substanz begünstigt. Verkieselung fehlt in diesen Wehrorganen, deren Härte auf bloßer Membranverdickung beruht: Cacteen, Leguminosen, Rosifloren. In Ermangelung eines Kalk- oder Kieselpanzers bei gleichzeitigem Fehlen von ausreichend wirksamen chemischen Schutzstoffen mußten sich, besonders in periodisch trockenen Erdstrichen, diese Pflanzen durch stärkere Wehrorgane vor den Angriffen größerer Tiere schützen. Klima und Tierwelt haben also vereint die Auslese derart bewehrter Pflanzen zustande gebracht, wobei zugleich die physiologischen Eigenschaften von grundlegender Bedeutung gewesen sind.

Daß klimatische Einflüsse allein dazu nicht genügten, zeigen zahlreiche unbewehrte aber giftige Arten, die den von mechanischen Waffen strotzenden zugesellt sind.

Im Gegensatze zur Bedornung und Bestachelung findet sich Kieselpanzerung bei Gewächsen mit kräftiger Ausscheidung: Equiseten, Gräser, Cyperaceen. Das gleiche gilt von Pflanzen, deren Borsten- oder anders gestalteten Haare ihre Härte der Einlagerung von Kieselsäure oder Kalk verdanken. Um wirksam zu sein, muß diese in früher Jugend erfolgen. Ermöglicht wird dies durch die Tätigkeit der Exkretionsorgane, die die rasche Zufuhr zumal des Siliciums und die Entfernung der mit ihm aufgenommenen Base ermöglichen.

Tritt die Verdickung erst später und ganz allmählich ein, so ist sie nicht an die Gegenwart von Exkretionsorganen gebunden (Cupuliferen, Coniferen), und auch nicht auf die übrigens oft nur schwach verkieselte Oberhaut beschränkt, sondern sie erstreckt sich oft auf das ganze Blattgewebe. Bei diesen Bäumen kommt die Verkieselung als Tierschutz kaum in Betracht, da sie an den zarten jugendlichen gegen polyphage Tiere chemisch geschützten Blättern noch gar nicht vorhanden ist. Hier kommt die ökologische Bedeutung der als wertloses Exkret aus dem Betrieb entfernten Kieselsäure erst recht zur Geltung nach dem Tode der Blätter in Gestalt einer haltbaren Waldstreu. Eine solche liefern ganz vorwiegend die geschlossene Bestände bildenden Waldbäume, insbesondere die Coniferen und Cupuliferen, die in Böden wurzeln, die zeitweise dem Austrocknen unterliegen. Die

den Wasserverlust des Bodens verzögernde Laubstreu muß für diese Bäume von ganz anderer Bedeutung sein als für solche, deren größerer Wasserbedarf sie so wie so an stets feucht bleibendes Substrat kettet.

Feucht- und Warmhaltung des Bodens durch schwer verwitternde Laub- und Nadelstreu begünstigen vom Spätherbst bis in den Winter das Gedeihen der in den oberen Bodenschichten ausgebreiteten Wurzeln samt den symbiontischen Pilzen. Es dürfte also kein „Zufall“ sein, wenn die Membranverkieselung besonders bei mykrotrophen Bäumen und Sträuchern gefunden wird.

X. Variationsbewegungen und Exkretion.

Nachdem ich einmal erkannt hatte, in welchem hohem Grade die Exkretionsverhältnisse nach verschiedenen Seiten hin das Verhalten der Pflanzen beeinflussen, lag es nahe, eine früher behandelte Frage wieder aufzunehmen, die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Variationsbewegungen. In dem „The power of movement in Plants“ betitelten Werke, welches Charles und Francis Darwin im Jahre 1880 herausgegeben haben, findet sich die Ansicht ausgesprochen, daß alle Schlafstellungen, sowohl der Kotyledonen als der Laubblätter, den Spreiten den Vorteil gewähren, sie gegen die Folgen nächtlicher Abkühlung zu schützen. Werden die Blätter an der Ausführung der nyktitropen Bewegungen verhindert, so leiden sie in kalten Nächten leichter durch den Frost, als wenn sie die Vertikalstellung einnehmen können oder sich durch gegenseitige Deckung gegen Ausstrahlung zu schützen vermögen. Wenn auch der Nutzen der Schlafstellung hauptsächlich in der Vermeidung der Frostgefahr besteht, so fällt dieser Vorteil für Pflanzen frostfreier Länder fort. Aber in jeder Gegend und zu jeder Jahreszeit sind die Blätter in Folge der Strahlung nächtlicher Abkühlung ausgesetzt, welche ihnen bis zu einem gewissen Grade schädlich sein mag; und die (l. c. pag. 286) durch die nächtliche Vertikalstellung und die häufige gegenseitige Deckung vermieden wird. Soweit die Ansichten der beiden englischen Forscher.

Von der Voraussetzung ausgehend, daß eine befriedigende Auffassung der Nachtstellung der Blattspreiten auch auf die Tropenpflanzen, insbesondere auch auf solche aus Erdstrichen mit äußerst geringen täglichen Temperaturschwankungen anwendbar sein müsse, habe ich während meiner Tropenaufenthalte in Java und Mexiko dieses Problem stets im Auge behalten und nachdem ich eine Reihe von Eigentümlichkeiten

des Baus kennen gelernt hatte¹⁾, die unter Umständen die Verdunstungsgröße und mithin die Nährsalzversorgung der Blätter steigern müssen, kam ich zur Ansicht, daß nicht nur die Schlafstellung, sondern auch die zum Lichteinfall wechselnden Stellungen der mit Gelenken versehenen Spreiten von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet werden müssen.

In einer 1897 erschienenen Abhandlung²⁾ wurde die Wirkung der Schlafstellung in der Erschwerung der Betauung der vertikalen oder gegenseitig sich deckenden Blattflächen gesucht und durch Versuche festgestellt, daß taufreie Spreiten Morgens stärker transpirieren als solche die mit Tautröpfchen verdeckt sind. Neuerdings hat dann Margarete Erban³⁾ die Verteilung der Stomata an nyktinastischen Blättern untersucht und in vielen Fällen eine Beziehung zur Art der Schlafstellung nachgewiesen. Bei Oxalideen und Leguminosen fand sie die Stomata ausschließlich oder doch vorwiegend an denjenigen Stellen der Blätter, die sich in der Schlafstellung gegenseitig decken, es werden also besonders die spaltöffnungsreicheren Stellen der Spreiten vor Befeuchtung bewahrt. Die gegen Betauung geschützten Blättchen sind also schon in der Frühe befähigt stärker zu transpirieren als die betauten. Sie werden mithin schon in den frühen Morgenstunden reichlicher als letztere mit Nährsalzen versorgt. Da nun erfahrungsgemäß die Kohlenstoffassimilation in der Frühe besonders erheblich ist, muß die ungeschmälerte Nährsalzzufuhr für deren Verarbeitung und mithin für die Gesamternährung von Bedeutung sein, insbesondere bei Pflanzen mit zarten Spreiten, die bei zunehmender Lichtintensität und Lufttrockenheit die Wasserdampfabgabe auf verschiedenem Wege herabzusetzen pflegen und also darauf angewiesen sind, die feuchteren Morgenstunden möglichst auszunutzen.

Die Bedeutung der im Laufe des Tages öfters wechselnden Stellung der Spreiten zum Lichteinfall mit den beiden Extremen — Flächen- und Profilstellung —, die eine so feine Abstufung des Lichtgenusses ermöglichen, wurde gleichfalls in Beziehung zur Transpiration und Nährsalzversorgung gebracht, die ja ganz wesentlich in ihrer Größe abhängen

1) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. *Annales du jardin bot. de Buitenzorg* 1893, Vol. XI. Stahl, Über bunte Laubblätter. *Ebenda* 1896, Vol. XIII.

2) E. Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. *Bot. Zeitung* 1897, Bd. LV.

3) Erban, M., Über die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter. *Berichte d. Deutsch. bot. Gesellschaft* 1916, Bd. XXXIV, pag. 880.

von der mit der Stellung der Spreiten zur Bestrahlung wechselnden Blatttemperatur. Die Veranlassung, hierauf und nicht etwa auf die feine Regulierung der Assimilation hauptsächlich Gewicht zu legen, war das bei sehr vielen Pflanzen mit Variationsbewegungen fehlende Ausscheidungsvermögen. Bei den äußerst zartspreitigen, tropischen Euphorbiaceen der Gattung *Phyllanthus* (z. B. *Ph. hedysaroides*, *Ph. urinaria*), die so günstige Objekte für das Studium der Variationsbewegungen liefern, fehlt Guttation. Desgleichen fehlt sie oder ist doch sehr schwach im Vergleich zu anderen mit ihnen vergesellschafteten Kräutern bei manchen Leguminosen. Wasserspalten sind überhaupt von dieser formenreichen Ordnung nicht bekannt. Wasserdrüsen sind zwar häufiger (vgl. pag. 83) als bisher angenommen, doch dürften sie oft nur in der ersten Jugend der Blätter tätig sein. Von Pflanzen aus anderen Familien ist *Oxalis acetosella* durch kräftige Guttation ausgezeichnet. Bei den Marantaceen ist sie nur an ganz jungen Blättern zu beobachten; bei den Marsilien ist sie sehr spärlich (vgl. pag. 80).

Das Zurücktreten der Exkretion bei manchen Pflanzen, ihr gänzlich Fehlen bei anderen Arten mit veränderlicher Spreitenanlage — große Mehrzahl der Leguminosen — hatten in mir die Vermutung erweckt, es möchten die nyktinastischen, wie auch die photonastischen und thermonastischen Stellungsänderungen hauptsächlich im Dienste der Regulierung der Transpiration stehen, eine Ansicht, die ich auch heute noch aufrecht erhalten muß. Die von Spanjer (l. c. pag. 74 u. ff.) erhobenen Zweifel über die Berechtigung dieser Auffassung, Zweifel, die er namentlich darauf stützt, daß Ausscheidung und Lageveränderung der Foliola nicht bloß miteinander vikariieren, sondern bei einer und derselben Pflanze nebeneinander vorkommen, kann ich nicht für begründet erachten.

Exkretion und Regulierung der Wasserdurchströmung durch wechselnde Spreitenlage brauchen sich keineswegs gegenseitig auszuschließen, sehen wir doch oft genug die Pflanze verschiedene Mittel und Wege anwenden, die in gleichem Sinne wirksam sind. So wird wohl niemand daran zweifeln, daß gefährlicher Erwärmung besonnener Spreiten, z. B. von *Phaseolus*, *Oxalis*, vorgebeugt wird, sowohl durch Einnahme der Profilstellung als durch Umlagerung oder Gestaltsveränderungen der Chlorophyllkörner in den assimilierenden und transpirierenden Zellen.

In meiner früheren Arbeit über Variationsbewegungen habe ich die von Intensität und Richtung der Bestrahlung abhängigen Stellungsänderungen der Blättchen allein als Mittel zur Förderung des Nährsalz-

erwerbs angesehen. Diese Betrachtungsweise verlangt nun eine Ergänzung auf Grund der Beobachtungen, die an normaliter ausscheidenden Blättern bei Lahmlegung der Exkretion gemacht worden sind. Die Folgen veränderter Ausscheidung, die sich in teilweisem, ja gänzlichem, verfrühtem Absterben von Blättern, ja ganzer Pflanzen äußern können, erwachsen aus einer zuletzt nicht mehr erträglichen Exkretanhäufung. Diese Gefahr dürfte nun besonders zarten Blattspreiten mit geringem Speicherungsvermögen für lösliche Exkrete drohen; am größten wird sie dort sein, wo infolge des Mangels von Exkretionsorganen nächtliche Entsalzung unmöglich ist.

In wirksamer Weise wird dieser Gefahr begegnet durch die Stellungsänderungen der Spreiten gegenüber der Sonnenstrahlung, deren Absorption aufs feinste reguliert werden kann. Je nach Bedarf kann bald eine Steigerung, bald eine Verminderung der Erwärmung erzielt werden. Die Transpiration und mit ihr die Nährsalzzufuhr werden bald gesteigert, bald verlangsamt, wobei zugleich auch die Menge der bei den Umsetzungen abfallenden Exkrete einer Regulierung unterliegen wird. Gefährliche Stoffe werden sich in geringeren Mengen einstellen und nach Bedarf aus den Spreiten entführt, anderwärts gespeichert oder vielleicht gar durch die Wurzeln aus der Pflanze hinausgeschafft werden können. Die in der Frühe und in den Abendstunden von den Variationsblättern vieler Pflanzen (Kleearten, Luzerne u. a. m.) eingenommene Flächenstellung der Foliola senkrecht zur Sonnenstrahlung sichert intensive Assimilation bei, infolge noch geringer Luftwärme, mäßiger Transpiration und Salzzufuhr. Die bei steigender Sonnenhöhe sich allmählich einstellende Profilstellung setzt beide Vorgänge herab. Hier darf nicht unerwähnt bleiben, daß bei manchen Papilionaceen ohne Schlafstellung und ohne phototropische Variationsbewegungen die Foliola bei intensiver Besonnung sich steil aufrichten und unter Umständen völlige Profilstellung einnehmen: *Ervum lens*, *Vicia sativa*, *V. sepium*, sich also vor starker Bestrahlung zu schützen vermögen.

Da die beweglichen Blättchen nicht auf Flächen- und Profilstellung beschränkt sind, sondern je nach der Intensität der Bestrahlung auch zwischen beiden Extremen vermittelnde Lagen einnehmen, so ist eine feine Regulierung von Belichtung und Erwärmung möglich und hierin glaube ich den hauptsächlichen Sinn dieser für den Fortschritt unserer Kenntnisse in der Bewegungsphysiologie so wichtig gewordenen Variationsbewegungen erblicken zu müssen. Besonders einleuchtend ist der Nutzen der feinen Abstufung in der Ausnutzung der Bestrahlung dort,

wo Exkretionsorgane fehlen; ihre Gegenwart läßt sich jedoch gleichfalls verstehen bei Blättern mit sehr leistungsfähigen Exkretionsorganen (*Oxalis*, *Phaseolus*), wenn man bedenkt, daß auch hier zur Zeit stärkster Transpiration, wo an besonnten Blättern die Exkretion stille steht, durch Einnehmen der Profilstellung die Wasserdurchströmung und mit ihr die Salzzufuhr und die daran sich knüpfende Exkretanhäufung verlangsamt werden.

Es muß zugegeben werden, daß die hier vertretene Auffassung zunächst nur erdacht ist, und experimentelle Belege für deren Richtigkeit vor der Hand nicht erbracht werden können. Auch ergeben sich schon aus der vergleichend biologischen Betrachtung mancher Pflanzen Schwierigkeiten, deren eventuelle Hebung zahlreiche eingehendere Untersuchungen erforderlich erscheinen läßt.

Die große Mehrzahl der Leguminosen vermag überschüssiges Kalzium als Oxalat festzulegen und so wenigstens einen Stoff aus dem Betriebe zu beseitigen. Dieses feste Innenexkret fehlt nun in den Blättern einer Reihe von Papilionaceen, und zwar nicht nur bei dem reichlich ausscheidenden *Parochetus communis* (vgl. pag. 79), der das Kalzium nach außen befördert, sondern auch bei Arten, bei welchen ich vergeblich nach Wasserdrüsen gesucht habe: z. B. *Lupinus luteus*, *L. polyphyllus*, *Amicia zygomeris*, *Pisum sativum*, *Sarothamnus scoparius*, *Cytisus laburnum*.

Von den zahlreichen zu beantwortenden Fragen seien nur einige angedeutet. Sind diese Gewächse besonders befähigt, größere Mengen gelöster Kalziumverbindungen ohne Beeinträchtigung ihrer Leistungen zu speichern? Nehmen bei ihnen vielleicht die Wurzeln weniger davon auf als bei denjenigen, welche das Kalzium an Oxalsäure binden oder wird der Überschuß durch die Wurzeln beseitigt? Kommt die bei Papilionaceen verbreitete Mykotrophie als die Salzaufnahme mäßigende Einrichtung in Betracht? Die Wurzeln von *Amicia* fand ich schon in früher Jugend stark verpilzt. Gerade diese Pflanze, die so rasch die Lage ihrer Foliola ändert bei Änderungen des Strahlengangs oder der Belichtungsstärke — kann man ja doch bei ihr schon in den Morgenstunden nyktinastische Bewegungen veranlassen — dürfte ein ausgezeichnetes Versuchsobjekt abgeben.

Die Papilionaceen, welche dank der dauernden Beweglichkeit ihrer Spreiten das Licht so fein auszunutzen verstehen, sind auch durch die Befähigung ihrer Wurzeln, das Substrat auszunutzen, in hohem Grade ausgezeichnet. Den Landwirten ist bekannt, daß die Leguminosen befähigt sind, sich leichter als z. B. die Gramineen, die

schwerer löslichen Mineralbestandteile des Bodens anzueignen. Lemmermann, in dessen Arbeit¹⁾ die älteren Beobachtungen der Agrikulturchemiker zusammengestellt sind, führt diese Fähigkeit auf die starke Azidität der Wurzeln zurück. Es würde zu weit führen, auf diese in vollem Fluß befindliche Frage einzugehen²⁾. Denkbar wäre es, daß den Wurzeln von nicht ausscheidenden Leguminosen nicht nur ein hervorragendes Aufschließungsvermögen zukommt, sondern auch ein gesteigertes Auswahl-, vielleicht auch Ausscheidungsvermögen im Dienste der Exkretbeseitigung eigen ist.

Goebel³⁾ hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß die primäre Funktion der Gelenke in erster Linie die von Entfaltungsorganen gewesen sei und sich ihr erst nachträglich andere Funktionen, wie die der Variationsbewegung zugesellt haben. Seiner Auffassung, daß sie zunächst „zufälliger“weise Organe für Variationsbewegung geworden sein sollen, kann ich mich jedoch nicht anschließen. Der Entwicklungsgang, den die Gelenke in dem Verwandtschaftskreis der Leguminosen und auch bei anderen Pflanzen eingeschlagen haben, und der sie zu so feiner Regulation der Ein- und Ausstrahlung der Sonnenenergie werden ließ, kann kein „zufälliges“ Geschehen gewesen sein. Wenn die Fähigkeit der Spreiten unter der Einwirkung von Reizen (Licht, Schwerkraft usw.) bestimmte Stellungen einzunehmen bei der Mehrzahl der Pflanzen mit dem Aufhören des Wachstums erlischt, aber bei Leguminosen, Oxalideen, Marantaceen usw. so lange erhalten bleibt, als das Blatt seine Ernährungstätigkeit ungeschwächt fortsetzt, so müssen bei diesen Gewächsen Vorteile mit dieser dauernden Beweglichkeit verbunden sein. Sie sind hier — man erlaube mir einen bei der jetzigen, hoffentlich bald wieder überwundenen Zeitströmung, wenig beliebten Ausdruck zu gebrauchen — auf dem Weg der natürlichen Auslese gezüchtet worden, aber dort nicht zur Ausbildung gelangt, wo andere Mittel und Wege sie überflüssig machten.

Ich hoffe daß es mir gelungen ist, wenigstens wahrscheinlich zu machen, welche Bedürfnisse den eigenartigen Bau der Variationsgelenke sowie ihr physiologisches Verhalten gewissermaßen „herausgelockt“ haben:

1) Lemmermann, O., Untersuchungen über einige Ernährungsunterschiede der Leguminosen und Gramineen und ihre wahrscheinliche Ursache. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1907, Bd. LXVII.

2) Kappen, H., Untersuchungen an Wurzelsäften. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1917, Bd. XCI.

3) Goebel, K., Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Biolog. Zentralblatt 1916, Bd. XXXVI, pag. 86.

feinste Regulierung der Transpiration im Interesse von Nährsalzversorgung und der Vermeidung der Ansammlung von Exkreten. Den Leguminosen fehlen mit nicht zahlreichen Ausnahmen Organe für die Exkretentfernung. Wo letztere vorkommen, fehlt bei vielen Arten die Variationsbewegung (*Lathyrus*, *Vicia*-Arten), die, wie erwähnt wurde, höchstens bei intensiver Besonnung ihre Foliola steil aufrichten. Es gibt zwar auch Pflanzen, zum Teil solche mit reichlicher Ausscheidung (*Oxalis*, *Parochetus*, *Phaseolus*), deren Blätter Variationsbewegungen ausführen, was als Beweis gegen unsere Ausführung geltend gemacht werden kann. Hiergegen läßt sich wieder einwenden, daß wichtige Funktionen in verschiedener Weise gefördert werden können, was für die angeführten Arten von besonderer Bedeutung sein dürfte. Die Variationsbewegungen stehen nach unserer Auffassung in erster Linie im Dienste der Nährsalzökonomie; andere Funktionen, wie die des Schutzes gegen Tierfraß (*Mimosa pudica*) sind erst später erworben worden.

Zusammenfassung. Bei der Beurteilung der physiologischen Bedeutung der Variationsbewegungen ist auch die Exkretfrage zu berücksichtigen. Da die Ausscheidungsfähigkeit vielen Blättern mit veränderlicher Lage ganz abgeht, bei anderen nur sehr schwach ist, so muß eine zu starke Zufuhr von Nährsalzen im Dienste der Verhinderung übermäßiger Exkretanhäufung vermieden werden. Dies ist ermöglicht durch die äußerst feine, die Transpirationgröße beeinflussende Regulierung der Strahlenaufnahme, die durch wechselnde Stellung der Spreiten zum Strahleneinfall mit ihren beiden Extremen, der Flächen- und Profilstellung erreicht wird.

Die dank der Schlafstellung verminderte, oft auch ganz verhinderte Betauung der vorwiegend Spaltöffnungen führenden Spreiten-seite fördert schon in den frühen Morgenstunden, bei noch niederem Sonnenstand, die Ernährungstätigkeit gerade zu der Tageszeit, wo erfahrungsgemäß die Kohlenstoffassimilation besonders erheblich ist. Zu den günstigen Assimilationsbedingungen gesellt sich die den Transpirationsstrom begleitende gemäßigte Nährsalzzufuhr.

XI. Beziehungen zwischen Blütenmerkmalen und Ausscheidungsvermögen.

In einem früheren Abschnitt (pag. 27) wurde auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen der Ausscheidung und der Ergiebigkeit von Ernährung und Wachstum bestehen. Raschwüchsigkeit, die reiche Ernährungstätigkeit voraussetzt, findet sich, wenn wir von den Holzgewächsen absehen, ganz vorwiegend bei Gewächsen mit kräftiger Außenexkretion, da durch letztere nicht nur die Nährsalzaufnahme begünstigt, sondern auch die rasche Entfernung von störendem Abfällen des Stoffwechsels ermöglicht wird. Trägwüchsigkeit ist dagegen oft mit mangelnder Exkretion verknüpft. Es wurde auch darauf hingewiesen, daß mit wenigen Ausnahmen die der Ernährung von Menschen und Haustieren dienenden Nutzpflanzen durch kräftige Außenexkretion ausgezeichnet sind. Wenn gewisse Pflanzen, wie die Papilionaceen der Gattungen *Pisum*, *Lupinus* (?) trotz mangelnder Ausscheidungsorgane durch rege Ernährungstätigkeit hervorragen, so wird dies begreiflich aus ihrer Fähigkeit, mit Bakterienhilfe sich den Luftstickstoff anzueignen, wodurch sie der Notwendigkeit, ihn in Gestalt von Bodensalzen zu erwerben, mehr oder weniger enthoben sind. Die Aufnahme der übrigen Nährsalze dürfte bei ihnen (vgl. das vorige Kapitel) durch besonders entwickelte Leistungsfähigkeit der Wurzeln gewährleistet sein.

Abgesehen von derartigen Ausnahmen bedingt reiche Ausscheidung eine Förderung der Nährsalzaufnahme und ist damit die Voraussetzung einer kräftigen Gesamternährung und eines regen Wachstums. Es entsteht somit die Frage, ob Folgen dieser günstigen Verhältnisse bloß in den Vegetationsorganen oder auch in gewissen Eigenschaften der Fortpflanzungswerkzeuge zutage treten. Man denke an die bei verschiedenen Pflanzen so wechselnden Pollenmengen, die zur Sicherung der Bestäubung erzeugt werden, einerseits an die in dieser Hinsicht so äußerst sparsamen Orchideen, andererseits an die überaus verschwenderischen Windblütler (Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen usw.). Warum können die letzteren so überreiche Mengen von Blütenstaub erzeugen, warum sind die ersteren so haushälterisch? Auf blütenbiologische Erörterungen — Sicherung der Übertragung der Pollenmassen auf die Narben durch bestimmte oder doch nur wenige Insektenarten bei den Orchideen, während bei den Windblütlern das Erreichen dieses Ziels fast völlig dem Zufall überlassen scheint — brauchen wir uns hier nicht einzulassen. Uns interessieren hier bloß

die ernährungsphysiologischen Tatsachen, die bei der Beurteilung des so verschiedenen Verhaltens zu berücksichtigen sind.

Beim Betreten des hier zu behandelnden Gebiets muß eingestanden werden, daß die vergleichend biologischen Betrachtungen zum Teil auf recht unsicheren Grundlagen beruhen. Wenn von spärlichen, mittleren, großen Pollenmengen gesprochen wird, so beruht dies bloß auf ungefähren Schätzungen und nicht auf Zählungen oder Wägungen der in den Blüten erzeugten Pollenmassen. Aber selbst, wenn solche Feststellungen vorlägen, so würden sie nicht ausreichen; es wäre vielmehr eine genauere Kenntnis der Mengen der für die Pollenbildung wichtigsten Stoffe — Stickstoff, Phosphor, Kalium, Magnesium — notwendig. Außerdem wäre es erforderlich näheres zu wissen über den Aufwand an wichtigen Stoffen, welche die Ausbildung der zu bestäubenden weiblichen Organe beansprucht. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Pollenbildung fast stets eine größere Ausgabe an wertvollen Stoffen beansprucht als die Bildung der Embryosäcke mit ihren Einschlüssen. Am größten ist wohl im großen ganzen das Mißverhältnis bei Windblütlern, bei den Insektenblütlern nimmt es ab von den Pollenblütlern zu den Nektarblütlern und erreicht, wenn wir von den Kleistogamen absehen, seinen geringsten Wert bei den Orchideen und vielleicht auch bei den Asclepiadeen, wo die gesamte zusammenhängende Pollenmasse dank besonderer Vorrichtungen auf die Narben übertragen wird, wodurch einer möglichst großen Körnerzahl ermöglicht ist, ihre Aufgabe zu erfüllen.

Es sei nun der Versuch gewagt, die Beziehungen zwischen Ernährungsverhältnissen und Pollenmengen an einigen besonders deutlichen Beispielen zu verfolgen. Wir wählen zum Ausgangspunkt die in so vielen Beziehungen merkwürdige Familie der Orchideen, wobei wir uns auf genauer bekannte einheimische Arten beschränken. Diese „Luxuspflanzen“ gehören tatsächlich zu den sparsamsten aller Blütenpflanzen. Auffälligkeit, Sonderbarkeit der Blüten mit der hohen Differenzierung gewisser Teile sind nicht ein Ausdruck des Reichtums, des Überflusses an wichtigen Stoffen, sondern einer der Not entspringenden Sparsamkeit in der Verwendung von Stoffen, die sie zudem zumeist nicht aus eigener Kraft, sondern durch Vermittelung symbiontischer Pilze erwerben müssen.

Das äußerst sparsame Haushalten der Orchideen mit den einmal erworbenen Stoffen zeigt sich ja schon deutlich genug in dem Verhalten der dem Tode verfallenden Teile. Kein Glied wird abgestoßen. Knollen, Laub- und Perigonblätter bleiben im Verband der

ausdauernden Teile bis zum langsam vor sich gehenden, die Auswanderung wertvoller Bestandteile sichernden Absterben.

In den Blüten äußert sich, wie bekannt, diese Sparsamkeit in den beiderlei Geschlechtsorganen: in den weiblichen darin, daß die Samenanlagen sich erst nach vollzogener Bestäubung ausbilden, in den männlichen in den äußerst mannigfaltigen Einrichtungen, welche die Bestäubung durch Insekten sichern und zum Erfolg haben, daß verhältnismäßig nur wenig Pollenkörner ihren Bestimmungsort nicht erreichen. Als in dieser Richtung fortgeschrittenste Einrichtung wird man wohl diejenige bezeichnen dürfen, wo die gesamte Pollenmasse des einzig fruchtbaren Staubblattes, also ohne notwendigen Verlust, auf die Narbe übertragen wird. Bezeichnenderweise findet sich diese Einrichtung, bei welcher durch einen einzigen Insektenbesuch die Bildung äußerst zahlreicher Samen gewährleistet wird, bei allen unseren echten Knollenorchideen der Tribus der Ophrydeae. Es wäre eine dankbare Aufgabe, deren Durchführung hier zu weit führen würde, bei unseren anderen einheimischen Orchideen, insbesondere denen mit Rhizomen, dem Zusammenhang zwischen Pollenbeschaffenheit und den verschiedenen Eigenschaften der Vegetationsorgane — Transpirationsgröße, Fehlen oder Vorkommen von Ausscheidung, Wurzelverpilzung, Vegetationsdauer — nachzugehen.

In der Familie der Asclepiadeen, wo ähnlich weitgehende Anpassungen an Insektenbesuch vorkommen, sind die fünf sitzenden Stamina gleichfalls mit dem Stempel zu einem Gynostemium verbunden, die Pollenkörner zu wachsartigen Pollinien ausgebildet, so daß auch hier die gesamte Pollenmasse, dank besonderer sehr kunstvoller Einrichtungen, durch Insekten auf die belegungsfähigen Narbenflächen übertragen werden. Wie bei den Orchideen mit analogen Einrichtungen ist also die Übertragung der gesamten geringen Pollenmasse auf die Narbe gesichert, wodurch extreme Sparsamkeit in der Erzeugung und Verwertung von Pollen erreicht wird. Trägwüchsigkeit ist innerhalb der Familie der Asclepiadaceen sehr verbreitet: Wüstenbewohner mit weitgehender Blattverkümmern, Epiphyten sind in reicher Zahl bekannt; daneben fehlt es aber nicht an stattlichen Lianen und raschwüchsigen Stauden, wie unser Vincetoxicum und die bei uns hier und da verwilderte *Asclepias Cornuti* Dec. Die beiden zuletzt genannten Arten blühen auch reichlich, erzeugen aber im Vergleich zu anderen sonst ähnlichen Stauden nur geringe Pollenmengen, was auf Zurückhaltung beim Verbrauch wertvoller Salze hinweist. Wie bei den Orchideen dürfte auch bei den Asclepiadeen die eigen-

artige Ausbildung der Antheren mit ihrem Inhalt und die damit verknüpften Einrichtungen zur Sicherung der Bestäubung vor sich gegangen sein aus Gründen der Nährsalzökonomie. Zum vollen Verständnis der Geschehnisse wäre hier, wie in anderen ähnlichen Fällen, erforderlich die genauere Kenntnis der phyletischen Entwicklung dieser Gewächse und der ökologischen Umstände, die hierbei mitgewirkt haben. Das sind aber unerfüllbare Wünsche. Nahe liegt auch hier die Annahme, daß die Einschränkung in der Pollenerzeugung sich im Zusammenhang mit erschwertem Nährsalzerwerb entwickelt haben mag. Ist aber einmal eine so spezialisierte Einrichtung entstanden, so wird sie nicht wieder aufgegeben, auch wenn bei geänderter Lebensweise die Umstände, die sie veranlaßt haben, in Wegfall kommen. So wäre zu begreifen, daß die starke Einschränkung in der Pollenerzeugung sich auch bei raschwüchsigen *Asclepiadeen* findet, verhalten sich ja überhaupt die Pflanzen viel konservativer im Bau der Blüten als in dem der Vegetationsorgane. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß auch bei raschwüchsigen *Asclepiadeen* sich Merkmale finden, die auf erschwertem Nährsalzerwerb hinweisen. Guttation habe ich bisher bei keiner Pflanze dieser Familie gefunden, insbesondere sie auch bei Keimlingen von *Vincetoxicum officinale*, *Asclepias* vermißt. Ein anderes Merkmal für Blätter mit geringer Wasserdurchströmung und erschwertem Nährsalzerwerb kennen wir in der Zuckerblättrigkeit, während Stärkespeicherung besonders bei stark transpirierenden Pflanzen zu finden ist. In den Blättern der mir zur Verfügung stehenden im Freiland des Gartens wachsenden *Asclepiadeen* fand ich unter günstigsten Assimilationsbedingungen keine Spur von Stärke in den grünen Zellen der Blätter von *Asclepias Cornuti*, *A. incarnata*; sie war mehr oder weniger reichlich vorhanden bei drei *Cynanchum*-Arten, *Periploca graeca*, wie auch in dem Assimilationsgewebe der Blätter der *Dischidia bengalensis*, der sukkulenten Achsen von *Stapelia spec.* Mykotrophie, die gleichfalls häufig bei Gewächsen mit geringer Nährsalzbilanz vorkommt, gibt Busich¹⁾ an für *Stapelia*, *Hoya*, *Periploca*; nicht gefunden hat er sie u. a. bei *Asclepias Cornuti*, bei der auch ich, wie auch bei *A. tuberosa*, *A. incarnata* vergeblich nach Wurzelverpilzung gesucht habe.

Die Beziehungen zwischen Sparsamkeit in der Pollenbildung und Eigentümlichkeiten, die gewöhnlich mit geringer Transpiration Hand in

1) Busich, E., Die endotrophe Mykorrhiza der *Asclepiadaceen*. Verh. d. K. K. zool. bot. Gesellsch. Wien 1913, Bd. LXIII.

Hand gehen, sind also, soweit sich nach diesen wenigen Daten beurteilen läßt, bei weitem weniger ausgeprägt als bei den Orchideen.

Wir wenden uns nun Pflanzen mit weniger einseitiger Ausbildung der Blüten und insbesondere des Pollens zu, und versuchen festzustellen, ob auch hier in manchen Fällen erkennbare Beziehungen zwischen Pollenmenge und Exkretion vorhanden sind. Rosaceen und Leguminosen, die auf Grund wesentlicher Züge des Blütenbaues in nahe verwandtschaftliche Beziehungen gebracht und als Rosales zusammengefaßt werden, unterscheiden sich voneinander sowohl durch gewisse Merkmale der Vegetationsorgane als auch durch solche im Blütenbau. Die Blüten der Rosaceen sind strahlig (actinomorph), diejenigen der Leguminosen, mit Ausnahme der Mimosaceen ausgeprägt zygomorph. Falls man nach der üblichen Anschauungsweise beide Gruppen auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen geneigt ist, so hätte die phyletische Entwicklung in beiden Gruppen verschiedene Wege eingeschlagen, die, wieder nach einer verbreiteten Anschauungsweise, als in bestimmter Richtung vor sich gehend betreten worden wären. Auf die verschiedenen bei derartigen Spekulationen gebrauchten Ausdrücke (Orthogenese, Zielstrebigkeit, Entwicklungstendenzen usw.) braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Bloß ein Gedanke sei hier ausgesprochen, daß nämlich die Entwicklungsrichtung nicht durch ein zu erreichendes Ziel gesteckt zu sein braucht, wohl aber durch den bereits ausgebildeten Komplex von Eigenschaften, der gewisse Entwicklungsmöglichkeiten gestattet hat, andere dagegen erschwert oder gar völlig ausschließen mußte. Von entscheidender Bedeutung dürfte nun gewesen sein das verschiedene Verhalten der Gewächse beider Familien in bezug auf Nährsalzerwerb und Beseitigung der Exkrete. Die Rosaceen, insbesondere die krautigen, kennzeichnen sich wie schon hervorgehoben durch reiche, durch Wasserspalten vermittelte Exkretion als Gewächse mit ungehemmter Nährsalzversorgung und Exkretbeseitigung. Den Leguminosen fehlen Wasserspalten vollständig; Exkretion durch Wasserdrüsen findet sich, worauf schon wiederholt hingewiesen worden ist, bei nicht wenigen Arten; mit wenigen Ausnahmen ist sie aber weit weniger ergiebig als bei den Rosaceen derselben Standorte. Dieser Nachteil wird nun ausgeglichen durch die andauernde Fähigkeit, die Lage der Spreiten zu ändern, sie in jeweils günstige Stellungen zum Einfall der Strahlen zu bringen, also bald schwache Strahlung gehörig auszunutzen, bald die nachteiligen Wirkungen zu starker Zufuhr zu vermeiden. Dank der Ausnutzung stickstoffbindender Bakterien sind sie der Notwendigkeit enthoben, den

Stickstoff aus Bodensalzen zu entnehmen; es kann sich die Wurzel-tätigkeit auf die Aneignung der übrigen Nährsalze beschränken. Immerhin liegt die Annahme nahe, daß bei ihnen der Nährsalzerwerb sich schwieriger gestalten wird als bei den Rosaceen mit ihrer bei Tag und Nacht ungehemmten Wasserdurchströmung. Wäre dem tatsächlich so, so müßten sich die Papilionaceen, auf die wir uns zunächst beschränken wollen, zurückhaltender zeigen im Verbrauch von Nährsalzen als die Rosaceen. Ein Vergleich der Ausbildung der Blütenverhältnisse innerhalb beider Gruppen, insbesondere des Androeceums scheint mir für die Wahrscheinlichkeit dieser Deduktion zu sprechen. Zwar gibt es Rosaceen mit weitgehender Reduktion des Androeceums; diese sind aber Ausnahmen, die eine besondere Betrachtung, unter Berücksichtigung ihrer gesamten Biologie erheischen würden. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Rosaceen sind die Staubblätter 2- bis 3- ja 4mal so zahlreich als die Blätter der Blütenhülle, oder gar unbestimmtzählig; das bedeutet also eine reiche Verausgabung von wertvollen Baustoffen zum Zweck der Pollenbildung. Zudem sind die Blüten, die oft in verschwenderischer Fülle entstehen und bei den Bäumen zum größten Teil abfallen ohne Früchte zu liefern, meist offen und einer sehr gemischten Insektengesellschaft — Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren, Hemipteren — zugänglich, die nicht nur den leicht zugänglichen Honig naschen, sondern auch den reichlich vorhandenen Pollen zum Teil ohne Gegenleistung verschleppen können.

Wie verschieden davon ist doch der Insektenbesuch der zygomorphen Papilionaceenblüten mit dem, falls vorhanden, gut geborgenen Honig und den höchstens 10 Staubblättern, die auch zur Blütezeit umschlossen sind, so daß der Pollen gegen größere, bloß fressende Insekten geschützt ist. Die ganz eigenartigen, hier nicht näher zu besprechenden Einrichtungen, die bloß einer beschränkten Zahl von Besuchern den Zutritt gewähren, sichern die Bestäubung unter Vermeidung von Verschwendung des hier besonders kostbaren Pollens.

Abweichend von den Papilionaceen verhalten sich die Mimosaceen mit ihren aktinomorphen Blüten, langen Filamenten, dem offendaliegenden Pollen, der bei den Formen mit zahlreichen Staubblättern in verschwenderischer Fülle erzeugt und bei manchen Arten durch Pollen sammelnde Insekten ausgebeutet wird. Von den Mimosaceen sind bisher keine Wasserspalten, Wasserdrüsen nur von wenigen bekannt (z. B. *Mimosa pudica*). Das mit der hier vertretenen An-

schauung anscheinend unvereinbare Verhalten dieser Pflanzen läßt sich meines Erachtens verstehen, wenn man die klimatischen Bedingungen berücksichtigt, denen die Mimosaceen in ihren Heimatländern ausgesetzt sind. Sie bewohnen offene Landschaften der tropischen und subtropischen Gebiete, in denen eine reiche Transpiration die Zufuhr von Nährsalzen begünstigt. Die Beseitigung gefahrdrohender mineralischer Exkrete wird, in vielen Fällen wenigstens, durch die an den Blättern sitzenden extrafloralen Nektarien übernommen.

Es steht zu erwarten, daß Gewächse, die große Mengen von Pollen erzeugen, durch rege Wasserdurchströmung hervorragen und in der Regel mit Exkretionsorganen versehen sein werden. Diese Regel wird am ehesten bei Einjährigen erfüllt sein, Ausnahmen werden voraussichtlich häufiger bei ausdauernden krautigen, noch mehr aber bei Holzgewächsen zu finden sein.

Von einjährigen Pollenblättern sind die überreich pollenbildenden Papaver-Arten mit Wasserspalten versehen; das gleiche gilt von den einjährigen Anemophilen *Mercurialis annua*, *Urtica urens*, *Cannabis sativa*, *Amarantus retroflexus*, den Gräsern.

Bei den ausdauernden krautigen Pollenblütlern und Windblütlern ist gleichfalls, mit Ausnahme einiger Xerophyten, starke Ausscheidung zu beobachten. Von den nektarlosen Pollenblütlern der Gattungen *Hypericum*, *Spiraea*, *Chelidonium*, *Thalictrum*, von *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *A. silvestris* ist Ausscheidung durch Wasserspalten festgestellt. Zweifelhaft ist sie für *Pulsatilla vulgaris*; sie fehlt bei den gleichfalls xerophilen *Adonis vernalis*, *Paeonia officinalis*, der aber zur Exkretbeseitigung die auf den Kelchblättern sitzenden extrafloralen Nektarien zur Verfügung stehen. Von ausdauernden Windblütlern zeigen reiche Ausscheidung die Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, *Rumex*, *Litorella*, *Myriophyllum* usw. Krautige, echte Windblütler — von den in dieser Hinsicht zweifelhaften Chenopodiaceen kann hier abgesehen werden — ohne Exkretion sind mir nicht bekannt.

Bei Holzgewächsen, denen viel häufiger als Kräutern äußere Exkretionsorgane fehlen, ist oft Anemophilie mit Ausscheidungsfähigkeit vereint: *Corylus*, *Alnus*, *Betula*, *Ulmus*, *Platanus*, *Juglans*, *Populus*. Bei *P. tremula* fehlen zwar Wasserspalten an den adulten Zitterblättern, die dafür aber vereinzelt Nektarien besitzen. Vollständig fehlen Wasserspalten bei sämtlichen Coniferen, bei *Quercus*, *Fagus*, *Fraxinus*; bei *Carpinus* sind sie nach Spanjer (l. c. Bot. Zeitung 1898, pag. 39) meist rudimentär und nur wenig leistungsfähig.

Das von den Kräutern abweichende Verhalten vieler Holzgewächse wird verständlich bei Berücksichtigung ihres Baues und der Bedingungen, denen ihre Blätter ausgesetzt sind. Günstige Umstände für die Ausscheidung dürften bei ihnen viel seltener — etwa bei anhaltender Beregnung — verwirklicht sein als bei den Kräutern, deren Blätter, dank ihrer geringeren Entfernung vom Boden, sich mit Tau bedecken und kraft ihrer Saftfülle allnächtlich Exkrete zu beseitigen vermögen. Dafür stehen den Holzgewächsen in reichem Maße Speicher zur Verfügung, die sowohl zur Aufbewahrung von wieder zu verwendenden Baustoffen als auch als Ablagerungsstätten für die aus den Orten lebhaften Betriebes zu entfernenden Exkrete dienen, deren Anhäufung bei den in dieser Hinsicht weniger gut ausgestatteten Kräutern, insbesondere den einjährigen, eher schädliche Folgen zeitigen könnte. Die starke Speicherefähigkeit gestattet den Holzgewächsen, wie auch ausdauernden Kräutern, eine lang fortgesetzte Anreicherung an den zum Blühen und Fruchten erforderlichen Stoffen. Führt deren Verbrauch zur Verarmung, so wird das Blühen und Fruchten nicht alljährlich, sondern nach kürzeren oder längeren Unterbrechungen erfolgen. In dieser Beziehung besteht ein zwar nicht durchgreifender, aber doch bemerkenswerter Unterschied zwischen anemophilen und entomophilen Holzgewächsen. Letztere, man denke an unsere Obstbäume, blühen alljährlich, allerdings meist nur spärlich nach vorhergegangenen reichen Fruchtertrag; falls es doch zu einem anscheinend befriedigenden Blütenflor kommt, fallen infolge der Erschöpfung an Reservestoffen die jungen Früchte ab. Zu völligem Aussetzen des Blühens kommt es jedoch durchweg bei den Insektenblütlern nicht. Mittelernten können auf kräftigem Boden wiederholt aufeinander folgen. Nach Büsgen's¹⁾ Zusammenstellung fruchten von entomophilen Waldbäumen Bergahorn und Spitzahorn jährlich, Feldahorn seltener, Linde fast alljährlich.

Bei manchen Windblütlern tritt dagegen reiches Fruchten, das auch hier in hohem Maße von äußeren Umständen abhängig ist, oft erst nach längeren Zeiträumen ein. Am auffälligsten verhält sich in dieser Beziehung die Buche, die je nach dem Standort und dem Wetter alle 5—8 Jahre, mitunter aber auch 2 Jahre hintereinander fruchtet. Nach Th. Hartig²⁾ geht den Jahren gänzlichen Ausfalls in der Regel gänzlicher Mangel der Blütenknospenbildung voran. Bei der Eiche

1) Büsgen, M., Bau und Leben unserer Waldbäume, 2. Aufl. Jena 1917, pag. 297.

2) Hartig, Th., Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands, 1851, pag. 156.

(*Q. pedunculata*) wiederholen sich unter günstigen Verhältnissen die Samenjähre in Zeiträumen von 3—4 Jahren; doch ist gänzliches Fehlschlagen selten. Reiches Fruchten stellt sich dagegen ein bei der Ulme jedes zweite Jahr, bei Erle und Birke jedes Jahr, desgleichen wohl auch bei den Pappeln.

Verschiedene Umstände werden zu berücksichtigen sein bei der Erklärung der erwähnten Unterschiede. Neben der Nährkraft des Substrats werden Samengröße und mancherlei andere Dinge in Betracht kommen. Daß z. B. jene nicht allein maßgebend sein kann, zeigen einerseits die entomophile Roßkastanie, die von allen unseren Bäumen die größten Samen oft in erheblichen Mengen trägt und trotzdem alljährlich mehr oder weniger reichlich zum Blühen und Fruchten gelangt, andererseits der starke Transpiration mit Wasserspaltenexkretion vereinigende anemophile Walnußbaum, der in jedem zweiten oder dritten Jahr reichlich Früchte hervorbringt.

Wenn auch bei den Holzgewächsen die Beziehungen zwischen Anemophilie und starker, mit Exkretion verbundener Transpiration nicht so scharf als bei den Kräutern hervortreten, so sind solche doch unverkennbar vorhanden. Buche und Eiche, die am längsten mit den Blüten auszusetzen pflegen, stehen, worauf schon das langsamere Welken und Vertrocknen abgetrennter Blätter hinweist, den anderen häufiger blühenden anemophilen Bäumen im Wasserverbrauch nach, so der Erle, Birke, Ulme, Pappel, denen allen außerdem Ausscheidungsvermögen zukommt. Letzteres geht allen Coniferen ab; unter ihnen ist es die winterkahle Lärche, die sich in bezug auf Transpirationsgröße den Laubhölzern anschließt, mithin die wintergrünen Arten beträchtlich übertrifft, welche allein durch fast alljährliches reiches Fruchten ausgezeichnet ist.

Das Ergebnis unserer Betrachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß das im Blühen und Fruchten gegensätzliche Verhalten von Entomophilen und Anemophilen, wie auch die Unterschiede innerhalb der letzten Gruppe in naher Beziehung zum Nährsalzerwerb stehen. Die geringere Verausgabung wertvoller Stoffe gestattet den verhältnismäßig geringere Pollenmengen bildenden Entomophilen alljährliches Blühen; den meisten verschwenderisch Blütenstaub erzeugenden Anemophilen sind hierin Unterbrechungen auferlegt, die kürzer ausfallen oder gar unterbleiben können bei Arten mit stärkster Wasserdurchströmung. Bei schwächer verdunstenden Bäumen können sich diese Unterbrechungen, insbesondere auf nährstoffarmen Böden, auf mehrere Jahre erstrecken.

Der großen Verschwendung in der Pollenerzeugung steht bei den Windblütlern Sparsamkeit in der Samenknochenzahl gegenüber. Trotz der für den Pollenabfang günstigen Narbenbeschaffenheit dürfte die ganz dem Zufall überlassene Bestäubung oft ausbleiben, eine solche durch mehrere oder gar viele Pollenkörner weit seltener als bei Insektenblütlern vorkommen. Unter solchen Umständen ist eine Vermehrung der weiblichen Blüten mit Verminderung der Samenknochenzahl von Vorteil. Dies bedeutet nicht nur eine größere Wahrscheinlichkeit der Bestäubung, sondern auch eine Ersparnis, die auch bei Gewächsen mit reicher Nährsalzaufnahme von Wert sein kann. Am deutlichsten tritt dies wieder hervor bei einjährigen und ausdauernden Kräutern, weniger bei Holzgewächsen.

In der Tat sinkt bei krautigen Gewächsen die Zahl der Samenknochen im Fruchtknoten meist auf eins herab: Cyperaceen, Gramineen, *Urtica*, *Cannabis*, *Humulus*, *Rumex*, *Poterium sanguisorba*, *Hippuris*.

Sind die Früchte mehrfächerig, wobei die Zahl der Fächer stets eine geringe ist (*Myriophyllum*, *Triglochin*, *Potamogeton*, *Sparanium*, *Mercurialis*), so enthält jedes Fach fast stets nur eine Samenknoche. Größer ist allerdings deren Zahl in der Regel bei den Plantagineen, die (vgl. Engler-Prantl, Pflanzenfamilien) im Allgemeinen der Bestäubung durch Wind angepaßt sind, wo es aber nicht, — z. B. bei *Plantago* — an Übergängen zur Entomophilie fehlt. Die Zahl der Fächer des Fruchtknotens beträgt zwei bis vier; die Zahl der Samen ist ähnlichen Schwankungen unterworfen und kann bis auf zwei herabsinken. Diese Mindestzahl findet sich zwar auch bei ausdauernden Arten, so bei der entschiedener windblütigen *Plantago lanceolata*, scheint aber besonders bei einjährigen Arten verbreitet zu sein. Zu einsamigen Nüßchen ist es bei der ausgeprägt anemophilen *Litorella* gekommen, die zugleich, wie so viele andere Windblütler, Schließfrüchte trägt.

Sehr lehrreich ist die Familie der Juncaceen, die eine eingehendere vergleichend biologische Behandlung verdient. Sie erinnern zwar durch ihr Äußeres und die Gestalt ihrer Vegetationsorgane an die Gräser und die Cyperaceen, stehen aber durch den Bau ihrer Geschlechtsorgane den Liliaceen viel näher und erscheinen als eine primitive Form dieses Typus. (Fr. Buchenau in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. II, 5. Abt., pag. 4).

Bei der Gattung *Juncus* ist wie bei *Plantago* Windblütigkeit mit Mehrsamigkeit der Kapselfächer verbunden, während bei *Luzula* der einfächerige Fruchtknoten bloß drei Samen enthält.

Die Unterschiede in der Samenzahl zwischen den einsamigen Cyperaceen und Gramineen und den Juncaceen könnten darauf beruhen, daß letztere eine später entstandene Abzweigung von entomophilen Liliifloren darstellen und infolgedessen in bezug auf Samenzahl noch ursprünglichere Verhältnisse bestehen.

Wenn auch die Juncaceen noch nicht das extrem ausgeprägte Merkmal der Anemophilen — einsamige Schließfrucht — zeigen, so sind sie doch in bemerkenswerter Weise verschieden von den entomophilen Liliifloren durch die Beschaffenheit ihrer Vegetationsorgane. Sie gehören mit den Gramineen und Cyperaceen zu den Pflanzen mit reicher Bewurzelung, ergiebiger Transpiration, raschem Wachstum der oft weit kriechenden Rhizome und Ausläufer. Wurzelverpilzung scheint bei den Juncaceen vollständig zu fehlen; selbst in nährsalzarmen Torfmooren, ja auf humusreichem Waldboden habe ich bei Arten der Gattungen *Juncus* und *Luzula* vergeblich nach Mykorrhizen gesucht. Sie dürften also selbst auf ärmeren Böden in der Lage sein, die notwendigen Nährsalze vollständig zu erwerben, worin sie durch kräftige Ausscheidung der Blätter, in denen sich unter dem Einfluß des Lichtes große Mengen von Stärke speichern, unterstützt werden. Alle diese Eigenschaften ermöglichen einen starken Aufwand von Nährsalzen zur Erzeugung des vielen Blütenstaubs in den meist sehr zahlreichen Blüten.

Wie anders das Verhalten der entomophilen Liliifloren (Liliaceen, Amaryllideen, Irideen) und der Orchideen (vgl. Stahl, Mykorrhizen, pag. 560, 578). Hier finden wir oft schwache Ausbildung des Wurzelsystems, spärliche Behaarung der Wurzeln, geringe durch Mykotrophie ausgeglichene Transpiration; damit verknüpft Zuckerblättrigkeit, oft fehlende Ausscheidung, langsame Erstarkung der Pflanze, oft verbunden mit kurzer Vegetationsdauer. Zwiebel- oder Knollenbildung sind sehr verbreitet, wobei hervorzuheben ist, daß es überhaupt bei Liliifloren, so viel mir bekannt, nirgends zur Entstehung von Windblütlern und auch nicht von einjährigen, nach der Samenreife absterbenden Pflanzen gekommen ist, während letztere in den Familien der Juncaceen, wie auch der Cyperaceen und Gramineen keineswegs fehlen, allerdings nur auf kräftigeren Nährböden, nicht dagegen auf Hochmooren angetroffen werden.

Wenn aus ernährungsphysiologischen Gründen einjährige Gewächse mit Ausnahme nicht selbständiger Arten, die ihren Salzbedarf von den Wurzeln ihrer Wirte beziehen (*Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Euphrasia*), von stark durchwurzelten, den Nährsalzerwerb erschwerenden Böden, ja sogar gedüngten Wiesen ausgeschlossen sind oder hier nur auf kahlen Stellen zu gedeihen vermögen, so wird dies ganz besonders für die einjährigen Windblütler gelten (z. B. *Urtica urens*, *Mercurialis annua*, *Poa annua*, *Bromus*arten usw.) Auch von den ausdauernden krautigen Windblütlern sind viele an kräftigen Boden gebunden (*Humulus*, *Urtica dioica*, *Parietaria*, *Rumex*), oder, wo dies, etwa bei den Hochmoore bewohnenden *Cyperaceen*, *Gramineen*, *Juncaceen* nicht zutrifft, besorgt extensive Bewurzelung die ersprießliche Ausnutzung des nährsalzarmen Substrats.

Treten innerhalb typischer Insektenblütlerfamilien vereinzelt Anemophile auf, so hat sich diese Abweichung vom Typus bei Gewächsen nährstoffreicher Böden vollzogen (*Poterium sanguisorba*, *Mercurialis perennis*, *Artemisia*arten, *Pringlea antiscorbutica*).

Von den angiospermen anemophilen Holzgewächsen sind die meisten einsamig, wenn auch, abweichend von den auf größere Sparsamkeit angewiesenen krautigen Anemophilen, oft eine größere Anzahl von Samenknospen angelegt wird — zwei bei den *Betulaceen* und *Ulmus*, vier bei *Fraxinus*, sechs bei den *Cupuliferen* —, von denen aber nur eine sich zum in einer Schließfrucht geborgenen Samen ausbildet. Von vornherein einsamig angelegt sind dagegen die Fruchtknoten bei *Juglans*, *Myrica*, *Morus*, *Platanus*.

In auffallender Weise unterscheidet sich von den genannten Holzgewächsen die Gattung *Populus*, die Vielsamigkeit mit Anemophilie vereint und unter den Windblütlern eine bemerkenswerte Ausnahmestellung einnimmt. Mit den Weiden sind die Pappeln die hygrophilsten unserer Bäume und durch stärkste Transpiration und Nährsalzzufuhr ausgezeichnet. Sie blühen und fruchten alljährlich und erzeugen äußerst zahlreiche, allerdings winzige Samen. Beträchtlich ist die Samenmenge auch bei den gleichfalls hygrophilen Erlen, Birken und Eschen, weit geringer bei Hasel, Eiche und Buche, die mit trockenem Boden vorlieb nehmen.

Es wird nicht leicht sein, die verwickelten Beziehungen zwischen Samen und Fruchtgröße und den Ernährungsverhältnissen im Einzelnen klarzulegen; hier sollte nur andeutungsweise auf die ökologische Seite des Problems aufmerksam gemacht werden. Auch die alte Streitfrage, ob die Anemophilen mit ihrem einfachen, sicher oft vereinfachten Blüten-

bau als alte ursprüngliche Typen, oder als von höher differenzierten Entomophilen abzuleitende vereinfachte Formen aufzufassen seien, soll nur gestreift werden. Beide Wege mögen von der Natur eingeschlagen worden sein. Auf Grund biologischer Erwägungen bin ich jedoch geneigt anzunehmen, daß, wenn nicht alle, so doch die Mehrzahl der angiospermen Anemophilen aus Entomophilen hervorgegangen ist. Hierfür spricht die schon oft angeführte Verkümmernng und Verdrängung von Samenanlagen und Fruchtknotenteilen. Wenn dies bei krautigen Pflanzen weit seltener vorkommt als bei Holzgewächsen, so dürfte die Erklärung vielleicht darin liegen, daß es bei ersteren rascher zum völligen Schwund nutzloser Gebilde gekommen ist als bei den Holzgewächsen, die dank ihrem ausgiebigeren Speicherungsvermögen konservativer verfahren können und daher besser befähigt sind, rudimentäre, nutzlos gewordene Teile fortzuvererben.

Zusammenfassung. Die durch reiche Ausscheidung begünstigte Nährsalzökonomie — Aufnahme der Salze, Beseitigung der Exkrete — befördert nicht nur die Ernährung der Vegetationsorgane, sondern ist auch auf die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane von nicht geringem Einfluß. Die mit wenigen Ausnahmen nicht ausscheidenden Orchideen und Asclepiadeen, bei denen Mykotrophie und Zuckerblätterigkeit verbreitet sind, zeichnen sich, insbesondere die Orchideen, durch Trägwüchsigkeit aus. Die schwache Nährsalzzufuhr gebietet Sparsamkeit in der Verausgabung wertvoller Baustoffe, was denn auch deutlich in dem so eigentümlichen Blütenbau zum Ausdruck kommt. Die gesamte Pollenmasse des meist einzigen Staubblattes kann durch einmaligen passenden Insektenbesuch, auf die Narbe gebracht, die Erzeugung äußerst zahlreicher Samen bewirken. Das entgegengesetzte Extrem bilden die verschwenderisch Pollen ausstreuenden Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen und andere krautige Anemophilen, alles Pflanzen mit sehr kräftiger Ausscheidung und leichtem Nährsalzerwerb. Die Schönheit vieler Orchideenblüten ist also nicht ein Ausdruck des Reichtums, sondern der Sparsamkeit. Vom botanischen Standpunkt betrachtet sind also die Orchideen keineswegs Luxuspflanzen.

Die Beziehungen zwischen Guttation und Pollenmengen lassen sich auch in anderen Fällen erkennen. Die Rosaceen mit ihren strahligen, offenen, allerlei Insekten zugänglichen Blüten mit meist reichlicher Pollenerzeugung sind, wenigstens die krautigen Arten, durch starke Guttation ausgezeichnet. Die Papilionaceen, von denen wenige stärker, die meisten nur spärlich oder gar nicht ausscheiden, haben

zygomorphe Blumen mit gut geborgenem Honig und höchstens zehn, auch zur Blütezeit umschlossenen Staubblättern, deren Pollen bloß einer beschränkten Zahl von Insekten zugänglich ist, was eine geringere Verschwendung von Pollen zur Folge hat.

Der Vergleich entomophiler und anemophiler Holzgewächse zeigt, daß erstere jährlich zu blühen vermögen, während den letzteren, die den Pollen in verschwenderischer Fülle erzeugen müssen, darin in der Regel kürzere oder längere Unterbrechungen auferlegt sind.

Auch bezüglich des Gynaeceums bestehen zwischen beiden Gruppen erhebliche Unterschiede, die sich gleichfalls auf ernährungsphysiologische Ursachen zurückführen lassen. Während bei den Anemophilen meist nur eine Samenanlage in der Blüte vorhanden ist, oder von einigen wenigen doch nur eine zur Ausbildung gelangt, sind die Blüten der Entomophilen in der Regel mehrsamig. Das Verhalten der Anemophilen wird verständlich, wenn man bedenkt, daß es ihnen auf diese Weise ermöglicht ist, die Zahl der weiblichen Blüten bedeutend zu vergrößern und damit auch die Zahl der wahrscheinlichen Bestäubungen, die trotz der großen Pollenmengen viel weniger sichergestellt sind als bei den Entomophilen, zu erhöhen. Wie sehr bei allen diesen Fragen ernährungsphysiologische Umstände ins Gewicht fallen, erhellt daraus, daß die hygrophilen, auf kräftigem Boden wurzelnden Pappeln trotz ihrer Windblütigkeit mehrsamig sind, wobei allerdings wieder die Kleinheit der Samen ins Gewicht fällt.

Was endlich die alte Streitfrage über den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der anemophilen und entomophilen Formen anbelangt, so sprechen biologische Erwägungen zugunsten der Annahme, nach welcher die meisten Anemophilen von Entomophilen abzuleiten sind.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinen Schülern Dr. Albin Onken, Dr. Günther Schmid, Dr. Emmy Stein, Dr. Hermann Weyland, Dr. Hermann Ziegenspeck, die mir bei einzelnen Untersuchungen halfen oder mich auch sonst aufs bereitwilligste unterstützten, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Jena, im März 1919.

Inhaltsübersicht.

- I. **Einleitung** S. 1—5. Innere und äußere Exkretion der Pflanze 1. Das Kalzium als Ausgangspunkt der Untersuchungen; Ca-Oxalat und N-Assimilation 2. Nitraterlegung bei Luftabschluß (Wasserpflanzen, Viscum, Dianthus) 3. Zusammenfassung 5.
- II. **Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure** S. 6—16. Der Sinn der Oxalatbildung 6 ff. Versuche mit künstlicher Zufuhr von Kohlehydraten (Dianthus, Viscum, Tradescantia) 9 ff. Versuche bei selbständiger Kohlehydratbildung 12 f. Zufuhr von anderen organischen und anorganischen Kalziumverbindungen 14 ff. Zusammenfassung 16.
- III. **Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an andere Säuren** S. 17—23. Ausscheidung des Ca durch die Wurzel und durch Bindung von CO_2 17 f. Ausscheidung von CaCO_3 ; Untersuchungen Ruhland's; Versuche mit Arabis, Omphalodes 18 ff. Zusammenfassung 22.
- IV. **Physiologische Bedeutung der Guttation** S. 23—46. Historisches 23 ff. Haberlandt's Annahme 24. Die Ausscheidungsorgane im Dienste der Nährsalzaufnahme 24 ff. Direkte Aufnahme der Salze durch die Ausscheidungsorgane; Durchlässigkeit der Blattoberfläche 24 f. Förderung der Nährsalzdurchströmung 26 ff. Ausscheidung bei niedriger Temperatur 28. Salzscharotzer 29. Die Ausscheidung im Dienste der Exkretbeseitigung 30. Folgen unterdrückter Ausscheidung; Lepeschkin's Ansicht 32. Eigene Versuche in trockener Luft (Impatiens; Fragaria; Equisetum. Perldrüsen) 33 ff. Zusammenfassung 45.
- V. **Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungszustand und verschiedenen Vorgängen (Atmung, Nastieen, Exkretion)** S. 46—57. Spaltenschluß und Atmung 46 ff. Spaltenschluß und Nastieen 49. Spaltenschluß und Exkretion 53. Zusammenfassung 56.
- VI. **Über Menge, Zusammensetzung, Verbleib und Bedeutung der Aschenbestandteile der Ausscheidungsflüssigkeit verschiedener Exkretionsorgane** S. 57—65. Aschegehalt 57 ff. Wasserdrüsen und Wasserspalten als Entsalzungsorgane 60 f. Wasserkelche 62 f. Zusammenfassung 65.
- VII. **Die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Ausscheidungsfähigkeit unter besonderer Berücksichtigung ernährungsphysiologischer Verhältnisse** S. 66—72. Vergleichende Aschenbestimmungen 66. Mykorrhizen 67. Parasiten 67. Autotrophe (Wintergrüne, laubwerfende Holzgewächse, Kräuter) 68 ff. Zusammenfassung 72.

- VIII. Über Verbreitung, Kristallform und Verteilung des Kalziumoxalats in ihrer Beziehung zur Ausscheidung S. 72—88. Pflanzen ohne Ca-Oxalat (Farne, Gramineen) 72 f. Raphidenbildung und Exkretion 75. Verhalten der Holzgewächse 77. Papilionaceen 79. Milchröhren, Milchsaftgefäße, Saftschläuche 80 f. Verbreitung der verschiedenen Formen des Ca-Oxalats 82 ff. Zusammenfassung 86 ff.
- IX. Die Ausscheidung in ihren Beziehungen zur Bedornung und Bestachelung, sowie zur Verkalkung und Verkieselung S. 88—109. Bedornung und Exkretion 90 ff. Verkieselte und verkalkte Wände; ihr Auftreten in Beziehung zur Exkretion 98 ff. Cystolithen 101 f. Pflanzen mit spät einsetzender Verkieselung 103 ff. Blattverkieselung und Mykorrhizie (biologische Wertung der Laubstreu) 106 ff. Zusammenfassung 107 f.
- X. Variationsbewegungen und Exkretion S. 109—115. Variationsbewegung und Transpiration 109. — und Exkretion 111. Besondere Fragen bei Leguminosen 113. Zusammenfassung 115.
- XI. Beziehungen zwischen Blütenmerkmalen und Ausscheidungsvermögen S. 116—129. Pollensparende, verschwendende Pflanzen 116. Orchideen und Asclepiadeen 117 ff. Rosaceen und Leguminosen 120 f. Holzgewächse und Kräuter 122. Juncaceen und Liliaceen 125 f. Zahl der Samenknospen und Pollenmengen 127.
-

Figurenerklärung zu Tafel I—III.

Tafel I.

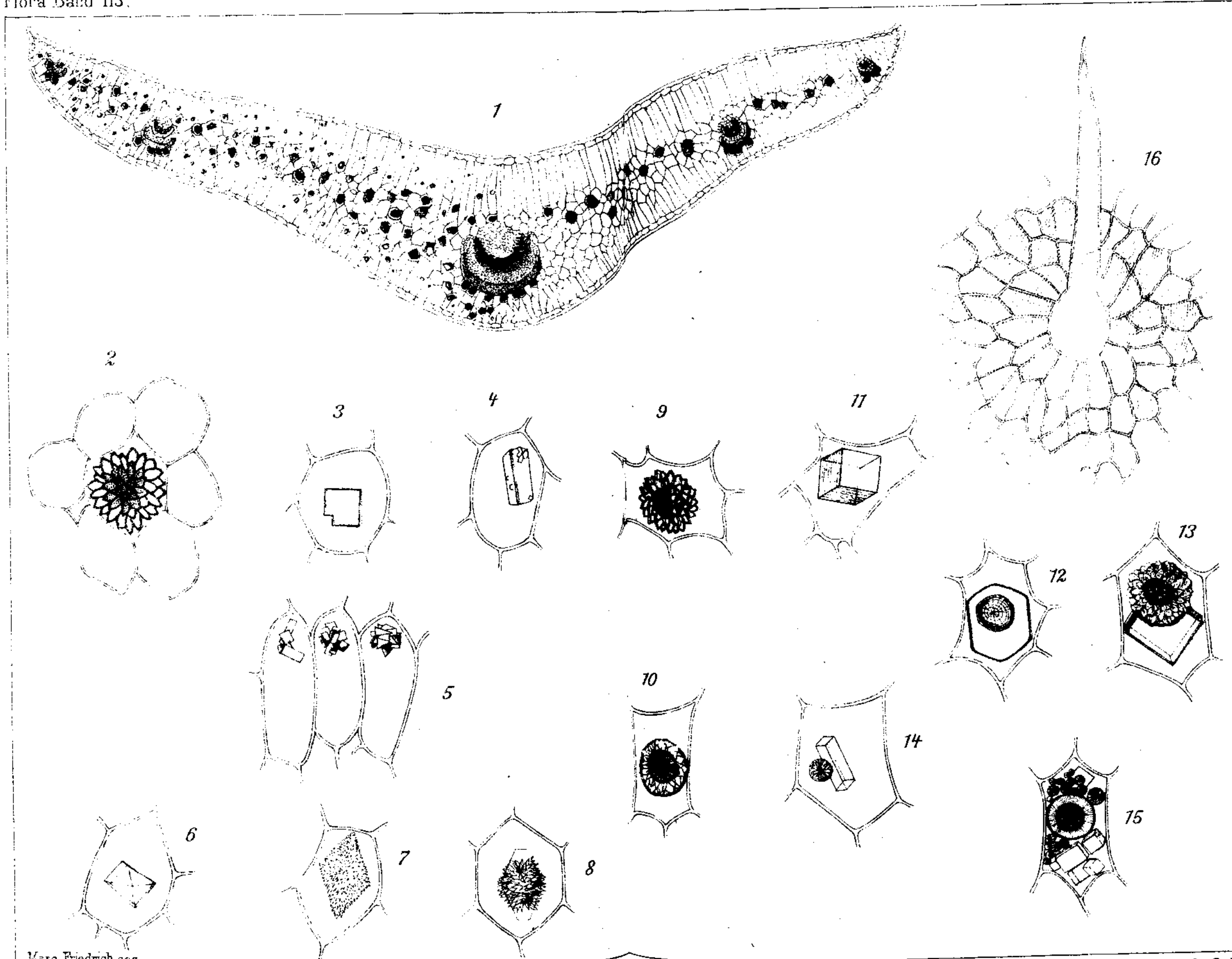
- Fig. 1. *Dianthus caryophyllus*. Blattquerschnitt. Vergr. 56. Rechts ohne, links mit Adventivoxalat.
- Fig. 2. Normaliter gebildete Druse von Kalziumoxalat. Vergr. 390.
- Fig. 3—8. Adventivoxalat. Einzelkristalle, Aggregate, große Einzelkristalle von winzigen Kriställchen umhüllt. Vergr. 390.
- Fig. 9—15. *Viscum album*. Vergr. 390.
- Fig. 9, 10. Normaliter vorkommende Drusen.
- Fig. 11. Neugebildeter Einzelkristall.
- Fig. 12. Sphaerokristall, um den sich ein großer Einzelkristall gebildet hat.
- Fig. 13, 14. Kristallkonglomerate, an die sich Einzelkristalle von Adventivoxalat angesetzt haben.
- Fig. 15. Neben dem ursprünglich vorhandenen Sphaerokristall Adventivbildungen in Gestalt von Einzelkristallen und Sphaerokristallen.
- Fig. 16. *Omphalodes verna*. Borstenhaar eines jungen Blattes. Nach sieben-tägiger Aufnahme von Kalziumzitrat hat sich in den dem Haaransatz benachbarten Oberhautzellen eine reichliche Ablagerung von Kalziumkarbonat angehäuft.

Tafel II.

- Fig. 17. *Tradescantia zebrina*. Epidermiszellen der Blattoberseite mit der Kamera gezeichnet. Unten vor dem Versuch; oben nach siebentägigem Verweilen in einer 5 %igen Lösung von Kalziumsaccharat. Vgl. pag. 12 des Textes.

Tafel III.

- Impatiens noli tangere*. Alle Blätter, mit Ausnahme der jüngsten, zeigen die Folgen verhaltener Ausscheidung, nach längerem Aufenthalt in trockener Zimmerluft: Absterben der Spitzen der Spreiten, bei den älteren Blättern auch der Ränder.
- Equisetum hiemale*. Infolge unterdrückter oder doch unzureichender Ausscheidung erkrankte Pflanze, nach elfmonatlichem Aufenthalt in trockener Zimmerluft. Die oberen Glieder der bogenförmig gekrümmten Sprosse sind alle, einige bis zum Grunde abgestorben. Neue nicht verjauchende, gesund bleibende Sprosse kamen erst zur Ausbildung, als die Pflanze in feuchterer Umgebung wieder die schädlichen Exkrete durch Guttation zu beseitigen vermochte.

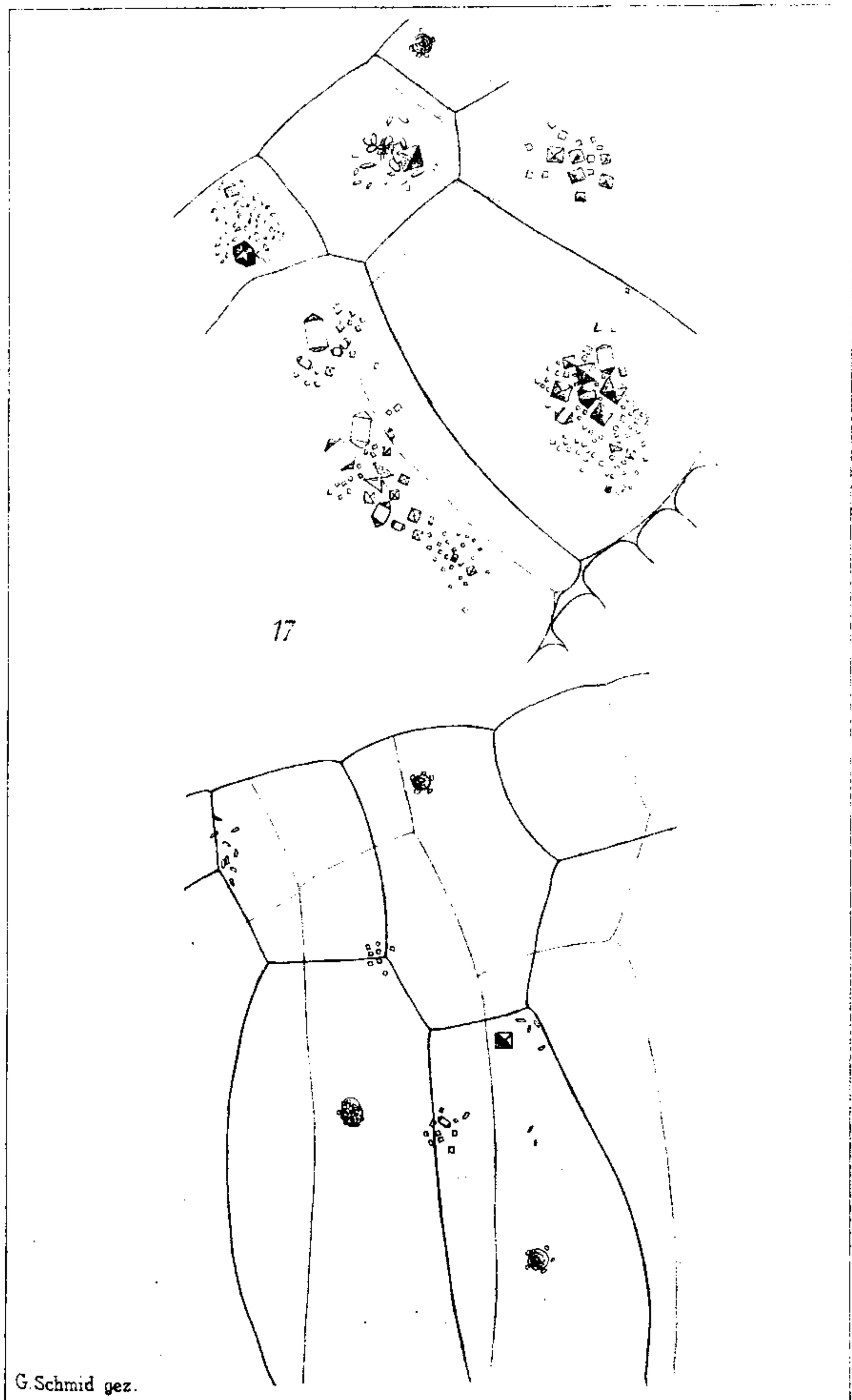


Marg. Friedrich gez.

Ernst Stahl

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

H. Laue Lith. Inst. Berlin.



G. Schmid gez.

Ernst Stahl

H. Lave Lith Inst. Berlin.

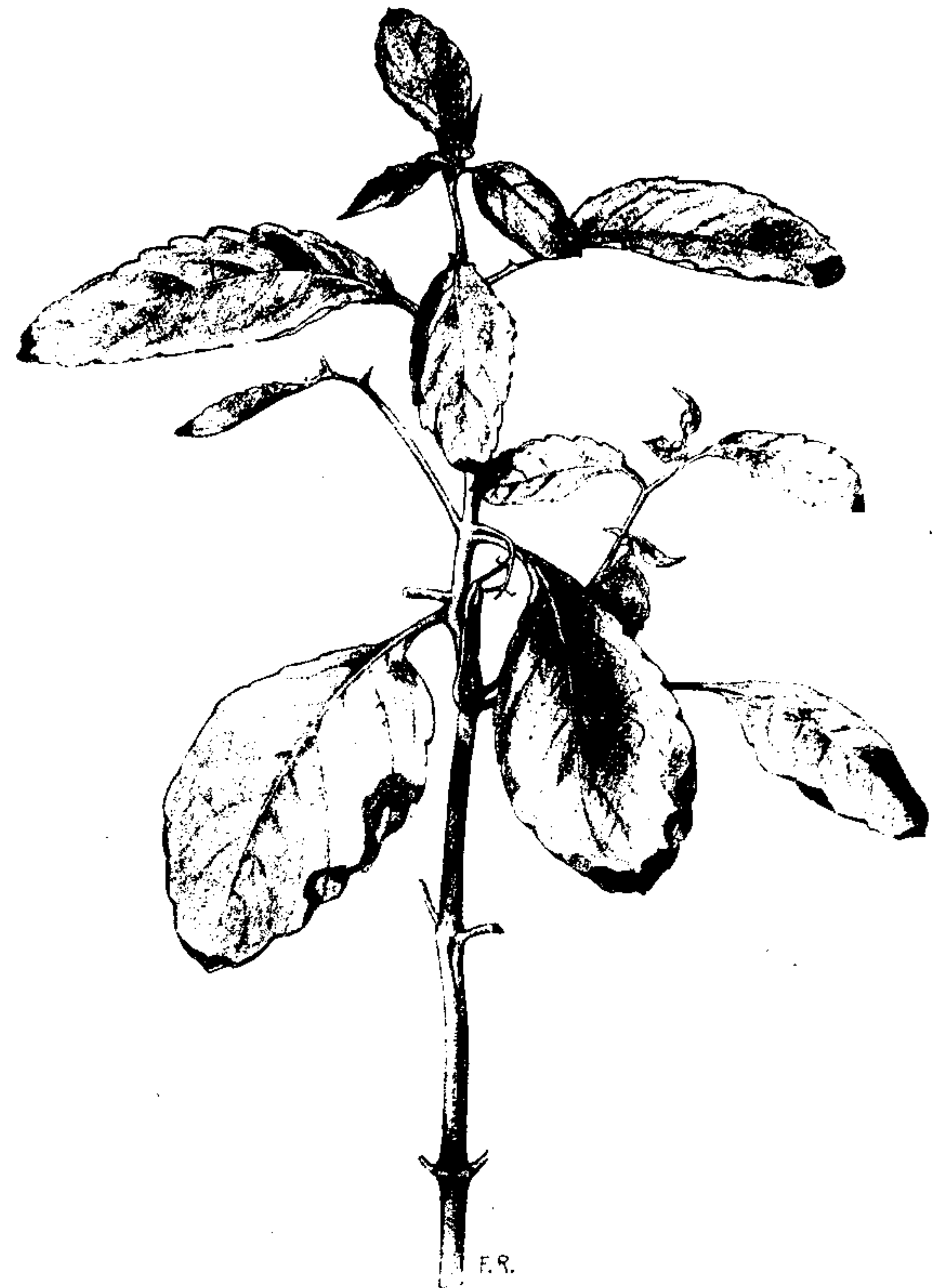
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Equisetum hiemale.

Ernst Rettig phot.

Infolge von Exkretzurückhaltung erkrankte Pflanzen.



Impatiens noli-tangere.

Franz Rettig gez.