

FLORA.

55. Jahrgang.

N^o 24.

Regensburg, 21. August

1872.

Inhalt. K. Prantl: Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. Schluss. — Literatur. — Necrolog. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar. — Anzeige.

Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen.

Von Dr. K. Prantl.

(Schluss.)

II. Physiologie.

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, dass die Spalte unter verschiedenen Umständen verschiedene Weite besitzt, dass sie bald geschlossen, bald geöffnet ist. Die nächste Ursache dieser beiden Zustände liegt in Formänderungen der Schliesszellen; auf welche Weise diese und somit das Oeffnen und Schliessen der Spalte zu Stande kommen, d. h. also die Mechanik der Spaltöffnung, war in neuerer Zeit Gegenstand wiederholter Untersuchungen. Dieselben sind aber nicht so weit vorgeschritten, dass man heute etwas abgeschlossenes über die vorliegenden Fragen aussagen könnte, sondern es erscheint vielmehr eine neue umfassende Untersuchung des Gegenstandes dringend geboten. Die in diesem Thema herrschende Verwirrung beruht wohl zum grössten Theile auf der Anwendung verschiedener Methoden. Es wurde nämlich die Oeffnung oder Schliessung der Spalte entweder direct auf mikroskopischem Wege constatirt, oder man schloss aus der bestehenden oder unterbrochenen Communication der in der Pflanze eingeschlossenen Luft mit der Atmosphäre auf den Zustand der Spaltöffnungen. Dass diese letztere Methode mit sehr grossen Mängeln behaftet ist, werde ich weiter unten zeigen

und beschränke mich daher vorläufig auf die Mittheilung der auf dem mikroskopischen Wege gewonnenen Resultate, welche hauptsächlich in den Arbeiten von Mohl¹⁾ und N. J. C. Müller²⁾ niedergelegt sind.

Bei einer kleinen Anzahl von Pflanzen, nämlich den einheimischen *Orchideen* und einigen Lilien (untersucht wurden *Orchis Morio*, *O. maculata*, *O. latifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Cypripedium Calceolus*, *Herminium Monorchis*, *Lilium Martagon*, *L. bulbiferum*, *L. candidum* und *L. tigrinum*) sind die Verhältnisse ziemlich einfach gestaltet, und hier findet sich auch kein Widerspruch zwischen den Angaben der beiden Autoren. Mohl hatte bereits gefunden, dass hier die Spaltöffnungen unverletzter Blätter sich bei Berührung mit Wasser öffnen, und auf Wasserentziehung (durch Zuckerwasser) wieder schliessen. Ganz gleich verhalten sich die Spaltöffnungen der abgezogenen Epidermis, sowie auch, wenn die zunächst um die Spaltöffnung liegenden Epidermiszellen angeschnitten sind. Dabei wurde constatirt, dass der Gesamtumfang der Spaltöffnung in der Flächenansicht beim Oeffnen und Schliessen unverändert bleibt, dass somit die Schliesszellen bei geöffneter Spalte schmaler sind, als bei geschlossener. Ferner ist die Veränderung, welche der Vorhof erleidet, eine nur ganz geringe, so dass also „der Vorgang beinahe einzig und allein durch die Veränderung bewirkt wird, welche der unmittelbar die Spaltöffnung (nach unserer Bezeichnungsweise: Spalte) begrenzende Theil der Zelle in seiner Form erleidet.“ Die Experimente Müller's an *Herminium* und *Lilium* führten zu denselben Resultaten, ohne sonst etwas wesentlich Neues an den Tag gefördert zu haben; er spricht das Verhältniss in folgender Weise aus: „Geringste Krümmung der (an die Spalte grenzenden) Wand, Offensein der Spalte und Maximum des Wassergehaltes des Zellinhaltes sind Erscheinungen, die zusammengehören einerseits, sowie stärkste Krümmung, Geschlossenein des Spaltes und Minimum des Wassergehaltes andererseits.“ Schon Mohl hatte darauf hingewiesen, dass bei der Oeffnung der Spalte eine Volumvergrößerung der Schliesszellen eintrete, und dass dieselbe, da der Querdurchmesser absolut kleiner wird, in Richtung der Höhe erfolgen müsse. Müller deutet nun

1) Bot. Zeit. 1856 p. 697—721.

2) Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. VIII. p. 75—116.

an, dass diese Erscheinung, somit überhaupt die Oeffnung der Spalte in der ungleichen Beschaffenheit der Schliesszellenwände ihren Grund habe, indem die cuticularisirte (an den Spalt grenzende) Fläche dem steigenden hydrostatischen Druck einen grösseren Widerstand entgegensetzt. Uebrigens fehlt es noch an direkten Beweisen, dass das Volumen der Zellflüssigkeit überhaupt eine Aenderung erfahre.

Ich halte es für nothwendig, schon hier zu erwähnen, dass nach den Untersuchungen Mohl's das Licht auf die Veränderung dieser Spaltöffnungen einen sehr bedeutenden Einfluss ausübt, der aber von Müller keines Wortes gewürdigt wird. Blätter von *Lilium* und *Listera*, welche eine Nacht oder einige Tage lang in völliger Dunkelheit in vollständig feuchtem Raume gehalten wurden, zeigten ihre Spaltöffnungen geschlossen und öffneten sie unter Wasser nur auf eine sehr geringe Weite. Im Schatten stehende Exemplare von *Lilium* hatten geschlossene Spaltöffnungen, die sie unter Wasser nur ganz wenig öffneten; hingegen wirkte die Insolation von abgeschnittenen und in Wasser gestellten Blättern derart, dass die Spalten sich wenig öffneten, in Wasser aber eine ausserordentliche Weite annahmen. Ich kann mit Mohl aus diesen Versuchen nur den Schluss ziehen, dass durch die Insolation (wieviel auf Licht oder Wärme zu rechnen ist, bleibt noch zu untersuchen) das endosmotische Vermögen der Schliesszellen gesteigert und durch Dunkelheit auf ein Minimum herabgedrückt wird.

Die bisher betrachteten Pflanzen bilden aber eine Ausnahme von dem Verhalten der Mehrzahl der übrigen. Als Repräsentant der grossen Menge wurde von Mohl *Amaryllis formosissima* untersucht. Seine Resultate sind folgende. Die durch Anschneiden der umliegenden Epidermiszellen isolirten Spaltöffnungen öffnen sich bei Berührung mit Wasser, ebenso wie die der *Orchideen* und schliessen sich durch Behandlung mit Zuckerwasser wieder. An unverletzten Blättern aber, oder an Abschnitten mit unverletzter Epidermis bewirkt die Berührung mit Wasser das Schliessen der geöffneten Spalte. Durch vorsichtige Anwendung von Zuckerwasser gelingt es, die Spalte wieder zum Oeffnen zu bringen. Wenn ein Blatt abwelkt, so schliessen sich die Spaltöffnungen; bei Berührung mit Wasser öffnen sie sich auf's äusserste um bei längerer Einwirkung des Wassers sich wieder zu schliessen. Bei *Amaryllis* findet abweichend von den *Orchideen* auch eine Veränderung des Gesamtumrisses der Spaltöffnungen in der Flächen-

ansicht statt, indem bei geöffneter Spalte die Entfernung der an die Epidermiszellen grenzenden Wände der Schliesszellen eine grössere ist, als bei geschlossener Spalte. Trotzdem aber ist der Querdurchmesser der einzelnen Schliesszelle bei geöffneter Spalte kleiner als bei geschlossener. Abgeschnittene insolirte Blätter öffnen ihre Spalten, mögen sie in Wasser untergetaucht, oder bloss mit der Schnittfläche in Wasser befindlich sein, gleichgiltig, ob dann im dampfgesättigten Raum oder in freier Luft. Auch an abgeschnittenen, in Wasser gelegten Stücken dieser Blätter blieben die Spalten lange geöffnet. Aus diesen Thatsachen zieht Mohl den Schluss, dass hier, wo die Schliesszellen viel mehr mit den Epidermiszellen in Berührung stehen, als bei den *Orchideen*, ein Antagonismus zwischen Schliesszellen und Epidermiszellen stattfindet, derart, dass die Schliesszellen für sich durch Wasseraufnahme die Spalte öffnen, daran aber durch die Wasseraufnahme der Epidermiszellen gehindert und zusammengedrückt werden. Beim Welken des Blattes verlieren die Schliesszellen zuerst Wasser und nehmen es dann bei Benetzung wieder zuerst auf. Das Licht verschafft der endosmotischen Kraft der Schliesszellen das Uebergewicht.

Nach Müller soll sich nun die Sache bei den *Amaryllideen* ganz anders verhalten. Ihm gelang es nicht, die geschlossene Spalte durch Anschneiden der Epidermiszellen und Einlegen in Wasser zum Oeffnen zu bringen, ebensowenig durch Behandlung mit verschieden concentrirtem Glycerin. Nach den Experimenten auf S. 88—93 brachte er die Spalte auf zweierlei Weise zur Oeffnung, nämlich durch Insolation der ganzen Pflanze und durch Erwärmen (oder Insolation) von Blattabschnitten. Eine merkliehe Veränderung des Querdurchmessers der Schliesszellen soll nur im letzteren Fall stattfinden. Vollständig unverständlich ist mir, dass hier (p. 89) die Verschiedenheit dieser beiden Oeffnungen besonders hervorgehoben wird, während weiter unten (p. 94 unten und 95) von dreierlei Stellungen des Apparates die Rede ist, zweierlei Schliessungs- und einer Oeffnungsstellung, dass ferner die Fig. 11 auf Seite 89 unten den Zustand des „geöffneten Spaltes“ nach der Insolation der ganzen Pflanze, auf Seite 95 aber „den Zustand der Ueberfüllung mit gleichzeitiger Oeffnung des Spaltes,“ gleichbedeutend mit Fig. 8, also den Zustand nach Erwärmung der Blattabschnitte vorstellen soll. Freilich wäre bei der ungewöhnlichen Masse von Schreib- und Druckfehlern in Müller's Aufsatz auch hier ein Versehen denkbar, die Verwir-

rung wird aber dadurch nicht gelöst. Die Angaben Müller's widersprechen also denen Mohl's direct, und es wäre wohl Aufgabe einer so anspruchsvoll auftretenden Arbeit gewesen, diese Widersprüche aufzuklären, anstatt neue Verwirrung in die Fragen zu bringen. Da es ferner noch gar nicht ausgemacht ist, dass alle *Amaryllideen* sich gleich verhalten, hätten alle Experimente an der gleichen Pflanze durchgeführt werden sollen; so aber erscheint bald *Amaryllis*, bald *Haemanthus* als Untersuchungsobject. Die Oeffnung der Spalte durch Erwärmen müssen wir noch näher betrachten. Dieselbe erfolgt nach Müller (p. 90 ff), wenn Blattabschnitte mit geschlossenen Spalten ganz oder theilweise in Wasser entweder der directen Sonne ausgesetzt oder in einem dunklen Blechlufbad auf dieselbe Temperatur (wie wir erst später erfahren etwa 30—35° C.) erwärmt werden. Nach mehreren Stunden zeigt die Spaltöffnung folgendes Ansehen. Die grosse Axe des Ovals steht jetzt senkrecht auf der Spalte. Die Böschung des Vorhofs soll das Maximum der Steilheit erreicht haben (aus den citirten Figuren wird mir das nicht klar). Der Spalt bleibt Stunden, ja Tage lang in Wasser geöffnet. Bei Zusatz von Glycerin schliesst sich der Spalt und die äusseren Wände der Schliesszellen rücken einander näher. Der Inhalt der Schliesszellen ist bei der Oeffnung verdünnter geworden, wie mittelst der Glycerinscala nachgewiesen wird. Diese besteht nämlich aus einer Reihe verschieden verdünnten Glycerins (die absolute Concentration hat der Verf. dem Leser vorenthalten); wenn nun durch verdünnteres Glycerin schon Plasmacontraction eintritt, ist der Inhalt wasserreicher geworden. Aus seinen Versuchen an *Amaryllideen* zieht nun Müller folgende Schlüsse: Die in der Membran herrschende Spannung wirkt bei dem Mechanismus mit. „Der von Mohl gefundene Antagonismus zwischen Epidermiszellen und Schliesszellen findet folgenden Ausdruck: Wird dem in Folge von Wärmezufuhr wenig geöffneten Spalt Wasser zugeführt, so schwellen die Schliesszellen Wasser aufnehmend an, pressen die Zellflüssigkeit der Epidermiszellen und bewirken dadurch ein Schliessen des Spaltes. Dieselbe Pressung bewirkt aber, dass die Schliesszellen sich endlich ausdehnen und nach mehrstündiger Benetzung und Erwärmung öffnet sich der Spalt und bleibt offen, bis rascher Temperaturwechsel ein plötzliches, oder langsames Erkalten ein langsames Schliessen herbeiführt, ohne dass das Volum der Zellenflüssigkeit der Schliesszelle kleiner wird.“ Diese Erklärung enthält Voraussetzungen, welche in den vorausgehenden Experimenten nicht begrün-

det sind; in den „Experimenten 10 und 11“ ging Müller von geschlossenen Spalten aus, welche zuletzt geöffnet waren; von einer Schliessung des vorher wenig geöffneten Spaltes und endlicher Oeffnung hat Müller nichts erwähnt; ebensowenig ist der Nachweis geliefert, dass beim Erkalten Schliessung ohne Volumverminderung eintritt.

Ausserdem führt Müller noch Experimente an, in denen er Epidermistreifen und Blattabschnitte von *Orchideen*, *Amaryllideen* und noch anderen Pflanzen in oben erwähneter Weise erwärmte. Alle Spalten öffneten sich und blieben geöffnet. Die Objecte wurden dann in Kältemischungen gebracht und es ergab sich, dass bei kurzer Einwirkung der Kälte (wobei aber das Wasser des Objectträgers gefroren sein soll) die Spalten nach dem Aufthauen „noch offen“ waren, bei etwas längerer Dauer unmittelbar nach dem Aufthauen geschlossen waren und sich innerhalb einer halben Stunde bei gewöhnlicher Temperatur öffneten, dass endlich nach noch längerer Kältewirkung, sowie bei raschem Aufthauen die Spalten für immer geschlossen blieben unter Contraction des Plasma. Die hiebei beobachtete „Stellung des Wassermangels“ erklärt sich ganz einfach aus der bekannten Thatsache, dass Frost immer Wasser entziehend wirkt.

Endlich wandte Müller noch die Elektrizität an, um weitere Aufschlüsse über die Mechanik der Spaltöffnung zu erhalten. Das Resultat ist einfach, dass nach Anwendung schwacher Oeffnungs- und Schliessungsschläge eines Inductionsapparates, eine Schliessung des Spaltes eintritt und zwar bei verschiedenen Pflanzen zu verschiedener Zeit. Eine Proportionalität der elektrischen Wirkung mit dem endosmotischen Verhalten trat dabei nicht hervor.

Durch seine Versuche glaubt nun Müller den Nachweis geliefert zu haben, „dass an der Mechanik des Oeffnens und Schliessens sich nicht nur der hydrostatische Druck, sondern auch die Spannung theilnimmt, die in den isolirten Membranelementen nachweisbar ist“. Nach meinem Dafürhalten hat er aber nur auf diese Möglichkeit hingewiesen; der ganze „Nachweis“ besteht darin, dass Seite 83 die Beobachtung mitgetheilt wird, dass sich Epidermisschnitte von *Orchideen* nach aussen concav krümmen, solche von *Amaryllideen* aber nach innen concav. Ferner fällt nach S. 87 bei den *Orchideen* die geringste Krümmung der an die Spalte grenzenden Schliesszellenwand mit dem Maximum des Wassergehalts des Zellinhalts und Oeffnung des Spaltes zusammen, und nach S. 93 bei den *Amaryllideen* „das Maximum des Bestrebens

eines Flächenelements an der Spaltenfläche sich nach innen concav zu krümmen, Maximum des Wassergehaltes der Schliesszelleninhalte und Offenstellung des Spaltes“. Eines weiteren Urtheils über diese Hypothese will ich mich bei der mangelhaften und mir theilweise unverständlichen Darstellung der *Amaryllideen*-Spaltöffnungen enthalten.

Ebensowenig sind die allgemeinen Schlussbemerkungen begründet, worin unter Anderen die Oeffnungsstellung als die normale und die Schliessungsstellung als die Reizstellung bezeichnet wird, ohne dass die einfache und natürliche Auffassung Mohl's widerlegt wird, welcher die Schliessungsstellung als die normale betrachtet und sich dabei auf die Thatsache stützt, dass angeschnittene Schliesszellen die Schliessungsstellung einnehmen.

Eine kleine Beobachtungsreihe über die Abhängigkeit des Oeffnens und Schliessens der Spaltöffnungen von der Insolation wurde endlich noch von Unger¹⁾ ausgeführt, welcher verschiedene Pflanzen, z. B. *Polygonum Convolvulus*, *Viola arvensis*, *Galium Aparine* u. a. zu verschiedenen Tageszeiten untersuchte. Leider ist über die Ausführung und die Art der Beobachtung gar nichts Näheres angegeben. Immerhin ist aber das Resultat bemerkenswerth, dass sich Abends die Spaltöffnungen schliessen, Morgens sich wieder öffnen und um 3 Uhr Nachmittags das Maximum der Weite erlangen. Vielleicht dürften von einer ähnlichen Untersuchungsmethode noch mehr Aufschlüsse über die Bedingungen des Oeffnens und Schliessens an der lebenden Pflanze zu erwarten sein.

Auch Czech²⁾ beobachtete, dass das Licht die Spalten öffne, und zwar directes Sonnenlicht weiter als diffuses, und dass Dunkelheit sie wieder schliesse. Er macht sich darüber die etwas eigenthümliche Vorstellung, dass das Licht den Turgescenzzustand der Schliesszellen dadurch verstärke, dass mittels Chlorophyll und Stärkebildung, sowie durch Transspiration der Inhalt „verdichtet“ werde und deshalb mehr Wasser anziehe.

Stehen nun schon die nach derselben Methode ausgeführten Versuchsreihen mit einander in Widerspruch, so gilt das noch viel mehr von den Untersuchungen, welche nach der anderen Methode des Luftdurchganges angestellt wurden. Um dieselben aber gehörig würdigen zu können, müssen wir zuerst einen Blick werfen auf dasjenige, was über die Communication der Luftwege

1) Sitzungsber. der Wiener Acad. XLIV. p. 335 f.

2) Bot. Zeit. 1869 p. 804—809.

im Innern der Pflanze d. h. der Intercellularräume und Gefässe mit den Spaltöffnungen und hiedurch mit der äusseren Luft bekannt ist. Sachs ¹⁾ beweist diese Communication durch folgende Experimente. Ein Blatt wird mit dem Stielquerschnitt in Kalkwasser gestellt und luftdicht so in den Recipienten einer Luftpumpe eingebracht, dass die Spreite sich ausserhalb in einem zweiten Recipienten befindet, in welchen Kohlensäure eingeleitet wird. Sobald man anfängt zu evacuiren, tritt die Kohlensäure durch die Spreite ein und durch die Gefässmündungen am Stielquerschnitte in das Kalkwasser aus. Auch umgekehrt gelingt der Versuch; nur darf die Spreite nicht in das Kalkwasser tauchen, sondern muss neben demselben sich im Recipienten befinden. Taucht man das Blatt in Wasser und presst durch den Stiel Luft ein, so sieht man aus den Spaltöffnungen tragenden Blattflächen Luftblasen austreten, jedoch nur dann, wenn das Blatt mit einer adhären den Luftschichte überzogen ist; wischt man dieselbe ab, so unterbleibt der Luftaustritt. Diess benützte nun Unger ²⁾, um daraus den Schluss zu ziehen, dass dann die Spaltöffnungen geschlossen seien. Seine Methode bestand darin, dass er die Blätter verschiedener Pflanzen luftdicht auf dem kürzeren Schenkel eines Glasrohres befestigte und durch den längeren Schenkel Quecksilber aufgoss, so dass die Luft durch das Blatt durchgepresst wurde und bei den Spaltöffnungen austreten musste. Das Blatt befand sich unter Wasser, um das Austreten der Luftblasen zu beobachten. Die Resultate sind folgende: Bei einer grossen Anzahl von Pflanzen, als *Allium fistulosum*, *Hippuris*, *Nymphaea* u. v. a. traten Luftblasen an den Spaltöffnungen tragenden Blattflächen hervor, nach längerer Zeit aber war selbst durch Vermehrung des Druckes kein Luftaustritt mehr zu erreichen. Dieses Austreten der Luftblasen findet aber nicht etwa in der Weise statt, dass man den Spaltöffnungen entsprechend eine grosse Zahl kleiner Bläschen entweichen sieht, sondern, wie schon seine Abbildung (fig. 8) zeigt und wie die Wiederholung des Versuches ergibt, derart, dass grössere Blasen an verschiedenen Stellen aufsteigen (vgl. auch Sachs l. c. p. 258). Bei *Orchideen* trat weder Anfangs, noch später Luft aus der Blattfläche aus, während gleichzeitig bei *Amaryllis aulica* und *Iris pallida* ein lebhafter Blasenstrom

1) Handbuch der Experimental-Physiologie. p. 252 ff.

2) Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitz. Ber. der math.-nat. Classe der Wiener Acad. XXV. 1857. p. 461 ff.

wahrzunehmen war, der selbst nach 36 Stunden noch stattfand, jedoch sofort aufhörte, wenn das Blatt abgewischt wurde. Unger schliesst nun daraus, dass die Benetzung unter allen Umständen (auch bei den *Orchideen*) die Schliessung der Spalte bewirke, und nur die verschiedene Empfindlichkeit verschiedener Pflanzen erkläre deren ungleiches Verhalten. Die *Orchideen* seien die empfindlichsten, darauf folgten *Allium* u. a. und die unempfindlichsten seien *Amaryllis* und *Iris*, da diese durch einen Wachsüberzug vor der Wasserwirkung geschützt seien. Sachs¹⁾ hat bereits auf das Ungerechtfertigte dieser Schlussfolgerung hingewiesen. Es lässt sich nämlich leicht zeigen, dass der Luftaustritt auch bei geöffneter Spalte unter Wasser desswegen unterbleiben muss, weil die Spalte sich mit capillar zwischen den Schliesszellen festgehaltenem Wasser verstopft, welches sehr starken Drucken Widerstand leistet. Der schlagendste Beweis für diese Ansicht liegt darin, dass es fast unmöglich ist, Luft hinauszupressen, während die Injection durch die Spaltöffnungen mittelst Ausziehen von Luft sehr leicht gelingt. Dass in Unger's Versuchen der Blasenstrom doch längere Zeit anhielt, hat wohl darin seinen Grund, dass sich bei verschiedenen Pflanzen die Schliesszellen verschieden rasch mit Wasser benetzen, wobei gewiss die an vielen Blättern adhärende Luftschichte mitwirkt.

N. J. C. Müller²⁾ hat bei Gelegenheit seiner Versuche über die Diffusion der Gase Experimente angestellt über die Grösse des Druckes, welche nöthig ist, um durch die Spaltöffnungen der abgezogenen Epidermis Luft hindurchzupressen. Er band die Epidermis auf die Mündung eines rechtwinklig gebogenen Rohres, an dessen anderem Ende ein unten knieförmig gebogenes engeres mit Quecksilber gefülltes Rohr durch Drehung horizontal oder aufrecht gestellt werden konnte. Die Epidermis befand sich unter Wasser und es wurde beobachtet, bei welchem Drucke Gasblasen austraten. Ob die Epidermis nicht ausser den Spaltöffnungen noch gröbliche Löcher besass, wurde nicht festgestellt, und hätte sich nach jedem Versuche durch Durchpressen von Wasser leicht feststellen lassen; hierin liegt aber eine bedeutende Fehlerquelle. Ausserdem ist mir die Bedeutung der ersten Columne seiner Tabellen unklar, in welcher der den Austritt von Gasblasen bewirkende

1) l. c. p. 257 f.

2) Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischer Gase in der Pflanze. Pringsh. Jahrb. VII. p. 161 ff.; die zugehörige Abbildung ebenda VI. Tf. XXXI. fig. 3.

Druck „sofort nach dem Aufspannen in Luft“ verzeichnet ist. Wahrscheinlich soll das der Stand der Quecksilbersäule sein, auf welchen dieselbe noch vor dem Einbringen in Wasser sank. Müller erhielt folgende Resultate: Bei *Scilla*, *Agave* und *Sempervivum* war bei längerem Verweilen in Wasser ein immer grösserer Druck nöthig, um Gasblasen zum Austreten zu bringen, an insolirten Objecten ist diese Steigerung auch vorhanden, aber die Drucke sind im Allgemeinen kleiner. Die Drucke müssen ferner viel grösser sein, wenn die Wandfläche als wenn die Cuticula an das Wasser grenzt. Bei *Orchis* war, als die Wandfläche mit dem Wasser in Berührung stand, ebenfalls Steigerung des Druckes nöthig, um bei längerem Verweilen in Wasser noch Luft durchzupressen, allein lange nicht so bedeutend wie bei den anderen Pflanzen. Wenn dagegen die Cuticula benetzt war, begann bei sehr hohem Drucke ein lebhafter Gasstrom, der die Quecksilbersäule bedeutend zum Sinken brachte. Eine Bedeutung für die Mechanik der Spaltöffnung möchte ich diesen Versuchen nicht beilegen, da man eben nicht weiss, wieweit die Spaltöffnungen wirklich an dem Erfolge theilhaftig sind.

Eine weitere Fehlerquelle der Unger'schen Versuche liegt in der Ungewissheit über die Wegsamkeit der Gefässe und Intercellulargänge. Der Niederschlag eines Wassertropfens in den Luftwegen im Innern des Blattes kann die Sicherheit des Resultates bedeutend beeinträchtigen.

Müller hat in seiner Abhandlung über die Mechanik der Spaltöffnung zur Prüfung seiner am Mikroskop gewonnenen Ansichten auch eine auf ähnlichen Principien gegründete Methode angewendet. Nach seiner Anordnung communicirten alle Intercellularräume eines Luftblattes mit einem geschlossenen gasführenden Recipienten und durch die Spaltöffnungen mit einem zweiten geschlossenen Recipienten, und es wurde die Geschwindigkeit gemessen, mit welcher ein und derselbe Druckunterschied zwischen beiden durch das Blatt getrennten Recipienten unter verschiedenen Bedingungen sich ausgleicht. Hiedurch ist allerdings die hauptsächlichste Fehlerquelle der Unger'schen Versuche vermieden, allein zwei andere sind nicht berücksichtigt, nämlich die allenfällige Unwegsamkeit der Intercellularräume und zweitens die Möglichkeit einer Verletzung des Blattes. Mit einem Apparat, der uns wegen der complicirten Construction gegen die Zuverlässigkeit sämtlicher Verschlüsse etwas argwöhnisch macht, wurden nun zunächst die Temperaturwirkungen mit Ausschluss von

Beleuchtung untersucht und dabei festgestellt, dass bei erhöhter Temperatur die Druckdifferenz sich rascher ausgleicht, als bei niederer. Die Zeit, in welcher die Druckdifferenz sich ausgleicht, ist in Secunden angegeben; die Differenzen scheinen mir aber relativ so gering, dass ich den Zweifel nicht unterdrücken kann, ob dieselben nicht noch innerhalb der möglichen Fehlerquellen liegen, insbesondere wenn man bedenkt, dass der Recipient B, der durch den Blattstiel mit dem Innern des Blattes in Verbindung steht, mit absichtlich immer feucht gehaltener Luft gefüllt war und hienach die Möglichkeit sehr nahe liegt, dass bei Temperaturerniedrigung sich tropfbares Wasser in den feineren Inter-cellularen niederschlug und dieselben verstopfte, wodurch natürlich der Druckausgleich erschwert wurde. Ferner liess Müller Inductionsschläge auf das Blatt wirken und hier ergab sich eine nicht unbedeutende Verlangsamung des Druckausgleichs nach jeder Reizung. Endlich wurden noch Kältemischungen angewandt um die Temperaturdifferenzen zu vergrössern; hier zeigt sich die grösste Verlangsamung im Druckausgleich; allein die Fehlerquelle der Verstopfung durch niedergeschlagenes Wasser, welche doch hier sehr nahe liegt, ist wieder nicht ausgeschlossen.

Endlich sind hier noch die Versuche Morren's¹⁾ zu erwähnen, welcher in einer ganz eigenthümlichen Weise das Offensein der Spalte zu prüfen suchte. Er liess nämlich schweflige Säure auf die Blätter einwirken. Nachdem er zuerst constatirt hatte, dass die Absorption dieses Gases, und somit die schädliche Wirkung auf spaltöffnungslosen Blattseiten nicht stattfindet, und ebensowenig, wenn die Blattfläche mit Wachs überzogen wurde, ferner dass „die Energie der Absorption proportional ist der Anzahl der Stomata“, machte er die Beobachtung, dass die schweflige Säure sowohl Tags als Nachts absorbirt werde und zieht daraus den Schluss, dass die Stomata Nachts geöffnet bleiben. Ueber die schwache Begründung dieser Resultate braucht wohl kein Wort mehr gesagt zu werden.

Fragen wir uns nun, was wir von den über die Mechanik der Spaltöffnungen gewonnenen Resultaten zur Erkenntniss der Function derselben verwerthen können, so müssen wir uns eine bedauernswerthe Unklarheit gestehen. Das einzige, was mit einiger Sicherheit festzustehen scheint, ist die Oeffnung der Spalten durch Licht und Wärme, so dass wir mit hohem Grad von Wahr-

1) l. c. p. 8 f.

scheinlichkeit annehmen können, dass die Spalten bei Tag offen stehen und Nachts geschlossen sind.

Welches im Allgemeinen die Function der Stomata ist, das ergibt sich schon aus deren anatomischer Lage, und schon Mohl¹⁾ hat es ausgesprochen, dass sie die Communication der in den Intercellularräumen enthaltenen Luft mit der Atmosphäre herstellen. In Uebereinstimmung hiemit fand Garreau²⁾, dass die Menge der Nachts von den Blättern abgeschiedenen Kohlensäure eine gewisse Uebereinstimmung mit der Anzahl der Stomata zeige. Die Methode bestand darin, dass er auf beide Blattflächen Glocken ankittete, in welchen die Kohlensäure mittels Kalkwasser absorbiert wurde. Es muss übrigens hervorgehoben werden, dass die Stomata nicht der einzige Weg sind, durch den der Gaswechsel stattfindet; gerade die Kohlensäureabgabe findet ja bekanntlich sehr lebhaft an den spaltöffnungsfreien Oberhäuten von Wurzeln statt. Auch untergetauchte Pflanzen müssen begreiflicher Weise Gase austauschen, ohne dass sie Stomata besitzen. Vielleicht dürfte die Auffassung am angemessensten erscheinen, dass die Stomata den Gaswechsel begünstigen und vorzugsweise die raschere Ausgleichung von Druckdifferenzen bewirken.

Da nun die an die Intercellularräume grenzenden Zellen natürlich Wasser abdunsten lassen, welches mit der Luft in Gasform durch die Spaltöffnungen austritt, so befördern diese auch die Transpiration. Man hat sich nun wiederholt bemüht zu untersuchen, ob die Transpiration ausschliesslich von den Spaltöffnungen vermittelt wird oder nicht. Schon Garreau hatte gezeigt, dass wohl ein gewisser Zusammenhang zwischen der Menge des transpirirten Wassers und der Zahl der Stomata unverkennbar sei, dass aber eine Proportionalität nicht bestehe, ja dass auch spaltöffnungsfreie Blattflächen nicht unbedeutende Wassermengen abgeben. Zu denselben Resultaten gelangte Unger durch seine, wie es scheint unabhängig, aber nach derselben Methode ausgeführten Experimente.

Eine ganz sonderbare Ansicht über die Function der Stomata äussert Czech³⁾; dieselben sollen nämlich ausser dem Gasaustausch und der Transpiration auch zur Verstärkung der Lichtwirkung auf das im Innern befindliche Parenchym dienen. „Denn

1) Verm. Schr. p. 249 f.

2) Recherches sur l'absorption des surfaces aériennes des plantes. Ann. des sciences nat. III. Sér. t. 13. 1849. p. 321.

3) l. c. p. 817—823.

es ist klar, dass das Licht durch die offene Spalte in grösserer Menge und tiefer eindringt, als durch die geschlossene“.

Wenn es nun auch feststeht, dass die Spaltöffnungen beim Gasaustausch und bei der Transpiration eine sehr bedeutende Rolle spielen, so ist es uns doch noch kaum möglich, engere Beziehungen zwischen den näheren Umständen dieser Erscheinungen und den verschiedenen Zuständen der Stomata aufzufinden. Ebenso vorsichtig müssen wir sein mit der Deutung der verschiedenen anatomischen Eigenthümlichkeiten in der Umgebung der Spaltöffnungen; sie alle haben gewiss ihre Bedeutung für diese Vorgänge im Pflanzenleben, wenn uns auch der heutige Stand unserer Kenntnisse noch verbietet, selbst nur Vermuthungen darüber auszusprechen.

Schliesslich hätten wir noch die Function der Heterostomata zu erörtern. Dass dieselben, wenigstens in ihrer typischen Form bei Wasserpflanzen und *Crassulaceen* nichts mit der Bewegung der Gase zu thun haben, liegt auf der Hand; hingegen scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass sie mit der Bewegung des flüssigen Wassers in engem Zusammenhange stehen. Es gelang ja de Bary¹⁾ bei *Fuchsia globosa* mittels Quecksilber aus den „grossen Stomata“ Wasser auszupressen; ich habe an *Crassula arborescens* dasselbe Experiment wiederholt und beobachtete das Austreten von Wassertropfen auf vielen (aber nicht an allen) der mit Heterostomata besetzten Erhabenheiten. Bei den *Aroideen* sind die Acten über diesen Gegenstand noch lange nicht geschlossen; ob sich die Heterostomata auch an Secretion besonderer Stoffe, wie des Kalkes bei *Saxifraga*-Arten betheiligen, ist noch ungewiss; überhaupt müssen wir alle diese Fragen über die Heterostomata, wie bereits oben erwähnt, einer erneuten umfassenden Untersuchung vorbehalten.

Erklärung der Tafel VI.

Fig. 1—5. Junge Zustände der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite von *Hydrocharis Morsus ranae*. Vergr. 480fach. Die Schliesszellen sind durch Andeutung des Inhalts kenntlich gemacht; nur in fig. 4 ist dieser auch in den Nebenzellen angegeben. In fig. 1 u. 3 sind Nebenzellen nur einseitig vorhanden; in fig. 4 lässt sich die Urmutterzelle ganz sicher erkennen, in fig. 5 jedoch nicht.

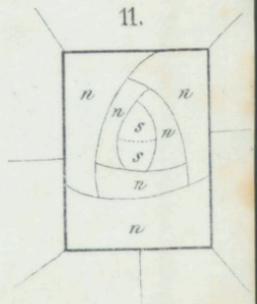
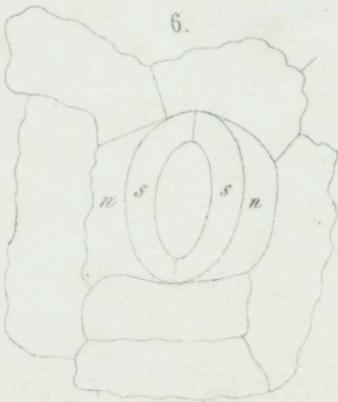
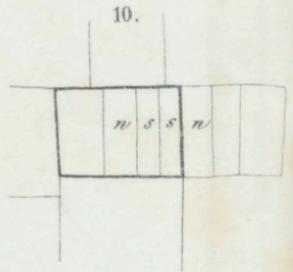
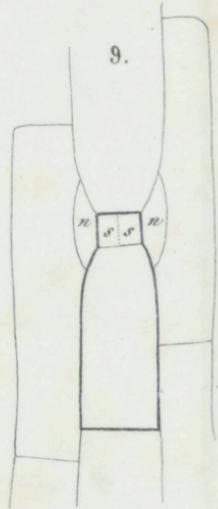
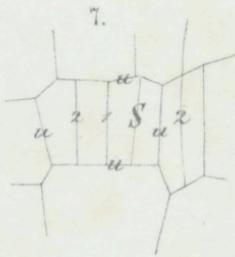
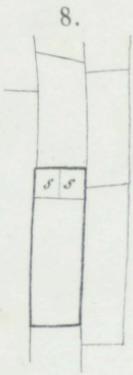
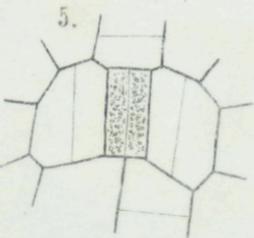
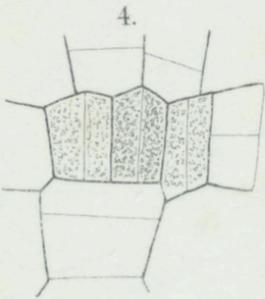
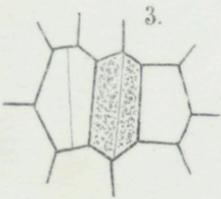
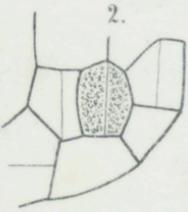
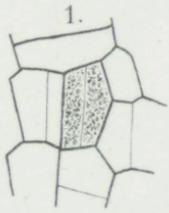
1) Bot. Zeit. 1869. p. 883 Anm.

- Fig. 6. Fertige Spaltöffnung derselben Pflanze. s Schliesszellen; n Nebenzellen.
- Fig. 7. Schema der Zelltheilungen nach Fig. 4. u Umfang der Urmutterzelle; S die Spalte; die Zahlen bedeuten die Reihenfolge der Wände.
- Fig. 8. Schema des Typus I. A. (*Iris*). Hier und in den folgenden schematischen Figuren ist die Urmutterzelle durch starke Contour kenntlich gemacht, und die Spalte durch eine punctirte Linie angedeutet. s Schliesszellen, n Nebenzellen.
- Fig. 9. Schema des Typus I. B a (*Gramineen*).
- Fig. 10. Schema des Typus I. B c (*Hydrocharis*).
- Fig. 11. Schema des Typus II. (*Crassula*).

L i t e r a t u r.

Gr. Kraus, zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Spectralanalytische Untersuchungen. Stuttgart 1872. 131 S. 8. 5 Holzschn. u. 3 lith. Taf.

Nachdem der Verfasser bereits in einer Reihe von Vorträgen in der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen seine Untersuchungen über Chlorophyll mitgetheilt hat, stellt er dieselben in vorliegender Schrift ausführlich dar, und bereichert sie noch durch kritische Behandlung der einschlägigen Literatur. Den ersten Abschnitt bildet eine eingehende Beschreibung der hiebei zur Anwendung gelangten Mikrospektralapparate, welche es möglich machen, mikroskopische Gegenstände, selbst einzelne Chlorophyllkörner spektroskopisch zu untersuchen. Ausserdem sind sie auch bei gewöhnlichen Spektralversuchen sehr leicht zu handhaben wovon Referent sich an einem von Merz (für 28 fl.) gelieferten Instrument überzeugte. Mit diesem Apparat hat nun Kraus das Spektrum des Chlorophylls untersucht und scheint den vielfach einander widersprechenden älteren Angaben gegenüber dessen Anordnung endgiltig festgestellt zu haben. Sehr wichtig ist der Nachweis, dass das Spektrum des lebenden Chlorophylls in der Pflanze identisch ist mit dem des gelösten, nur mit dem Unterschiede, dass sämmtliche Absorptionsstreifen nach dem rothen Ende hin verschoben sind, eine Erscheinung, welche wie Kraus zeigt mit der Dichtigkeit des Lösungsmittels in Zusammenhang steht; es ist hiedurch möglich, auch auf die Dichtigkeit der Grund-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1872

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Prantl Karl Anton Eugen

Artikel/Article: [Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen 369-382](#)