

## Untersuchungen an einigen Fettpflanzen.

Von

Wilhelm Brenner.

Unter dem Namen Succulenten oder Fettpflanzen fasst man eine Anzahl ganz verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen angehörende Pflanzen zusammen, die infolge eines mehr oder weniger gleichartigen Grundplanes ihrer anatomischen Struktur einen ähnlichen äusseren Habitus zeigen, der hauptsächlich durch fleischige vegetative Theile charakterisirt ist. Es besagt dieser zusammenfassende Name aber doch mehr als eine nur zufällige äussere Aehnlichkeit. Betrachten wir die Pflanzenwelt nicht nur vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus, sondern fassen wir auch das Causalitätsverhältniss, in welchem sie zu den sie umgebenden Medien steht, ins Auge, so bemerken wir, dass diese letzteren oft zu so grossen anatomischen Veränderungen im pflanzlichen Organismus Veranlassung geben, dass in gewissen Fällen die verwandtschaftlichen Beziehungen zweier Familien oder sogar zweier Arten fast nur noch aus der Gleichartigkeit der reproduktiven Organe, deren Gestalt ja am wenigsten von äusseren Factoren abhängt, zu erkennen sind. Der Standort einer Pflanze ist es, der ihr oft ein so eigenthümliches Gepräge verleiht, dass sie mit den meisten in ihrer Umgebung oder an klimatisch ähnlichen Orten stehenden Pflanzen noch so verschiedener systematischer Stellung zu einer ökologischen Gruppe vereinigt werden kann. Ihr specielles physiologisches Verhalten unter den gegebenen Umständen bringt sie hinwiederum mit einer kleineren Gruppe dieses Verbandes in nähere Beziehung. Die Succulenten stellen nun eine physiologische Abtheilung des grossen ökologischen Verbandes der Xerophyten dar. Trockenheit des umgebenden Mediums, resp. die dadurch bedingte gesteigerte Transpiration, nach Schimper (98) auch die Erschwerung der Wasseraufnahme durch Salz- oder Säuregehalt des Bodens, ruft allgemein den Xerophytencharakter hervor, die erworbene Art des Schutzes gegen Wasserverlust durch Aufspeicherung von Wasser in besonderen Geweben lässt den Typus der Fettpflanzen entstehen.

Bei der Aufstellung solcher, die verwandtschaftlichen Beziehungen verwischender Gruppen war man genöthigt, eine ganz eminente Plastizität der pflanzlichen Organismen im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung anzunehmen. Es ist daher von grossem Interesse, zu

untersuchen, ob und in welchem Maasse diese Anpassungsfähigkeit schon durch das nur kurze Zeit andauernde Experiment während der Ontogenie nachweisbar ist.

Es handelte sich also darum, den Einfluss veränderter äusserer Medien auf den anatomischen Bau von Fettpflanzen festzustellen und im Anschluss daran zu constatiren, inwiefern die Intensität der verschiedenen physiologischen Functionen dadurch modificirt wird. Um deutliche Reactionen erwarten zu können, war es daher vor Allem nöthig, das den Succulententypus in erster Linie bedingende Agens, den Wassermangel, durch sein Gegentheil zu ersetzen, d. h. die zu untersuchenden Pflanzen im feuchten Raume zu cultiviren. Um eine möglichst dampfgesättigte Atmosphäre zu erhalten, stellte ich einen grossen Theil meiner Culturen zum Theil im Warmhaus, wo die Wachstumsintensität grösser war, zum Theil im Laboratorium in folgender Weise auf: Die Pflanzen waren von einem dem feuchten Boden eingedrückten, innen zur Hälfte mit Fliesspapier ausgekleideten Glas-cylinder bedeckt, der Topf selbst, von einer zweiten Glasglocke umgeben, stand in einer Schale mit Wasser. Daneben wurden Versuche angestellt in feuchtem Sand ohne weitere Bedeckung oder in schwacher (0,1—0,2proc.) und stärkerer (0,8—1proc.) Nährlösung in bedeckten Gläsern. Bei einem Versuche wurde nur der bewurzelte Theil der Pflanze in Nährlösung gebracht, während der beblätterte in einen abgeschlossenen Raum ragte, der durch Chlorcalcium trocken gehalten wurde. Zur Controle dienten die im Kalthaus des Gartens oder im Freien gewachsenen Pflanzen. Um den Einfluss des Lichtes zu prüfen, wurden einige Culturen in einem nach Norden gelegenen Zimmer in verschiedener Entfernung vom Fenster aufgestellt, bei anderen wurde auch die äussere Glasglocke durch einen Blechcylinder ersetzt; jedoch kamen die wenigsten Pflanzen bei vollständiger Dunkelheit fort.

Ich war bestrebt, möglichst verschiedene systematische Gruppen der Fettpflanzen bei meinen Versuchen zu berücksichtigen; doch musste ich mich im Verlaufe auf diejenigen Arten beschränken, die unter den ungewohnten Verhältnissen noch gut oder leidlich gediehen und nicht gleich den Pilzen und Bacterien zum Opfer fielen. Aus demselben Grunde musste ich darauf verzichten, die zuerst begonnenen Culturen unter Wasser fortzusetzen.

Zur Untersuchung gelangten folgende Crassulaceen: *Sedum dendroideum*, *S. altissimum*, *S. dasyphyllum*, *Crassula portulacea*, ferner verschiedene Arten von *Sempervivum*, hauptsächlich *S. assimile*. Die Cacteen fielen wegen ihres langsamen Wachstums für diese Arbeit

ausser Betracht; dagegen kamen noch einige Mesembryanthemumarten, hauptsächlich *M. curviflorum*, zur Verwendung.

Vor dem Versuche wurden meist die schon ausgebildeten Blätter, mit Ausnahme etwa der jüngsten am Vegetationspunkt, entfernt, um die neuen Aussenverhältnisse möglichst von Beginn der Bildung neuer Triebe an wirken zu lassen. Am geeignetsten für die Versuche erwies sich *Sedum dendroideum*, dessen abgeschnittene, als Reservestoffbehälter functionirende Stengelstücke sehr bald neue und kräftige Sprosse trieben.

Die Untersuchungen wurden angestellt im botanischen Institut der kgl. Universität Halle-Wittenberg in den Jahren 1898—99. Herrn Professor G. Klebs, auf dessen Veranlassung hin ich diese Arbeit unternommen habe, sei auch an dieser Stelle für seine werthvolle Berathung und Hilfe der wärmste Dank ausgesprochen.

Bevor ich auf die eigentliche Untersuchung an den cultivirten Pflanzen einging, musste ich den anatomischen Bau der betreffenden Arten unter normalen Verhältnissen genau kennen lernen. Hierbei stiess ich aber mehrfach auf sehr interessante, bis jetzt nur wenig oder gar nicht bekannte Erscheinungen, denen ich bei dieser Gelegenheit näher auf den Grund zu gehen suchte. Diese Untersuchungen werden daher einen grösseren Theil meiner Arbeit in Anspruch nehmen und sollen nach diesen einleitenden Vorbemerkungen an erster Stelle folgen.

## I. Theil. Anatomie der untersuchten Pflanzen.

### 1. Crassulaceen.

Die anatomischen Verhältnisse bei den Crassulaceen, speciell bei der Gattung *Sedum*, sind durch die ausführlichen Arbeiten von L. Koch (79) eigentlich genügend bekannt. Ich könnte mich daher hier darauf beschränken, die zur Untersuchung gelangten Pflanzen einfach in eine der dort aufgestellten Gruppen einzuordnen. Doch, während jener Autor das Hauptgewicht auf Entwicklung und Anatomie des Stammes und der Wurzel legte und die Blattstruktur nur kurz berührte, werde ich meinem Zweck entsprechend gerade die letztere hauptsächlich zu berücksichtigen haben, da in erster Linie das Blatt succulent ist, und daher von ihm die ersten und deutlichsten Reactionen bei veränderter Umgebung zu erwarten sind.

## A. Anatomie des Stammes.

Die von mir untersuchten Arten zeigen in Bezug auf Stammanatomie keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Der Stamm von *Sedum dendroideum* und *Crassula portulacea* ist dick und dient vornehmlich der Stoffspeicherung, derjenige der anderen Sedumarten schliesst sich in seinem Aufbau ganz demjenigen der von Koch aufgestellten Gruppe der *Seda genuina* an. Ich verweise daher auf die oben citirte Arbeit.

## B. Anatomie des Blattes.

Die Blätter von *Sedum dendroideum* sind langelliptisch, vorn etwas zugespitzt, nach dem Stengel hin allmählich verschmälert, durchweg und namentlich an der Basis sehr fleischig. Die Epidermis wird von einer von dem übrigen Gewebe nur wenig durch Kleinheit und Chlorophyllmangel verschiedenen Zelllage gebildet. Die Cuticula ist wie bei den meisten Fettpflanzen nur schwach entwickelt. Von oben gesehen stellt sich die Epidermis als ein ziemlich regelmässiges Gefüge von sechseckigen, geradwandigen Zellen dar. Die Ober- und namentlich die Unterseite des Blattes trägt zahlreiche Spaltöffnungen, die weder eingesenkt sind noch sonst irgend welche besonderen Eigenthümlichkeiten zeigen. Typisch für die Crassulaceen sind nur die drei oder mehrfach drei Nebenzellen, welche die Schliesszellen umgeben. Das Parenchymgewebe ist von in ihrer Grösse nur wenig differirenden wasserreichen Zellen gebildet, die sämmtlich Chlorophyllkörner führen. Die Wandungen der Zellen zeigen die Cellulosereaction. Der periphere Theil des Parenchyms ist in (auf Querschnitten) radialen Reihen angeordnet und wird dadurch in eine Anzahl in der Längsrichtung des Blattes verlaufender, durch Interzellularen getrennter Lamellen getheilt. Die Mitte des Blattes, ein linsenförmiger Abschnitt, wird von unregelmässigem Gewebe eingenommen und ist von den ziemlich zahlreichen Gefässbündeln, in die sich der in jedes Blatt eintretende Blattspurstrang theilt, durchzogen. Letztere bestehen hauptsächlich aus Spiraltacheiden. Was den radial angeordneten Theil des Parenchyms betrifft, so wurde bei *Sedum spurium* und *S. Aizoon* auch von Koch (79) erwähnt, dass sich hier die Neigung zur Palissadenbildung bemerkbar mache; doch scheint mir, dass dieser Autor dabei mehr die deutliche radiale Streckung der der Epidermis zunächst liegenden Zellen im Auge hatte, als ihre reihenweise Anordnung. Offenbar wird aber durch dieses „Reihenparenchym“ wenigstens in gewisser Beziehung dasselbe erreicht, wie durch gewöhnliche Palissaden: rasche Stoffleitung und Schutz des Chlorophylls gegen zu starkes Sonnenlicht.

Die Zellen des Blattes sind, abgesehen von den Elementen des Gefässtheils, alle lebendig, mit Plasma und Zellkern versehen. An Einschlüssen findet sich in ihnen hauptsächlich Gerbstoff, der in der Epidermis fast überall und im Parenchym in vereinzelt Zellen, welche durch nichts in ihrer Gestalt auffallen, zerstreut ist (vergl. Wagner 87). In den Blättern von *Sedum dendroideum* fand ich nach verschiedenen Bestimmungen 95,8% Wasser und von den 4,2% fester Substanz 0,07% Gerbstoff. Derselbe wurde nach der Methode von Kraus (Löwenthal) durch Titriren mit Chamaeleon und Indigo bestimmt. Wie alle Crassulaceen ist auch diese Art sehr reich an freier Säure und zwar, wie Aubert (90) nachwies, Isoapfelsäure. Bekanntlich ist jedoch der Säuregehalt nach den Untersuchungen von Mayer (78), de Vries (84), Kraus (84), Warburg (85 und 86—88) grossen

Schwankungen unterworfen, welche hauptsächlich durch Licht und Wärme bedingt sind. Mit Schwefelsäure sowohl als mit Oxalsäure lässt sich in allen Zellen sehr leicht ein lösliches Kalksalz, offenbar saurer apfelsaurer Kalk, in grosser Menge nachweisen. Entzieht man dem Zellsaft Wasser durch Zufügen von Salpeterlösung, so sammeln sich vor der eigentlichen Plasmolyse innerhalb der Vacuolenflüssigkeit die gelösten Kalksalze zu einem stark lichtbrechenden Tropfen oder Klumpen, der bei Zufügen von Schwefelsäure rasch in ein Conglomerat von Gypskristallen verwandelt wird.

Die Blätter von *Sedum altissimum* sitzen in dichter Spirale am Stengel. Es sind walzenförmige, sehr fleischige Gebilde, welche, an der Basis nur mit kleiner Fläche ansitzend, sich oben in eine oft geröthete, mehr oder weniger ausgebildete Spitze verschmälern. Epidermis und Parenchym sind ähnlich ausgebildet wie bei der vorigen Art; die Zellen des letzteren erreichen oft beträchtliche Dimensionen, 0,1—0,15 mm. Die Blattgefässe liegen mehr oder weniger in einer Ebene. Sie stammen aus dem ziemlich starken aber einfachen Blattspurstrang, der sich gewöhnlich in 5—7 kleinere Bündel auflöst. Was den Inhalt der Zellen anbelangt, so findet sich oft in der Epidermis, namentlich an der Blattspitze und auf der Unterseite, etwas Anthocyan. Gerbstoff enthalten alle Epidermiszellen in grosser Menge mit Ausnahme der Nebenzellen der Spaltöffnungen und der Schliesszellen selbst (vgl. Fig. 15, 2), ferner die Parenchymcheiden der Gefässbündel, welche sich von dem übrigen Gewebe deutlich unterscheiden und einzelne auf dem ganzen Blattquerschnitt zerstreut liegende Zellen. Ueberall finden sich freie Säure und gelöste Kalksalze.

Die Blattstellung von *Sedum dasyphyllum* ist die decussirte. Die einzelnen Blattpaare stehen meist sehr dicht übereinander. Mit kleiner Ansatzstelle am Stengel inserirend, schwillt das Gebilde unmittelbar darüber zu einem im Verhältniss zu seiner Grösse ausserordentlich fleischigen Körper an, dessen Spitze meist abgerundet ist. Die Anatomie des Blattes stimmt im Ganzen mit den vorher beschriebenen Arten überein. An den Seiten wölbt sich die Aussenwand der Epidermiszellen oft papillenartig vor, da auch sie als hauptsächlichste Nebenfunction die Speicherung von Wasser übernommen haben. Auf der Blattoberfläche zerstreut finden sich einzelne Drüsenhaare. Die radiale Anordnung der oft sehr grossen (— 0,18 mm) Parenchymzellen ist auch hier sehr leicht zu beobachten. In jedes Blatt tritt ein ziemlich schwacher Blattspurstrang ein, der sich nur wenig, in 3—5 Aestchen, zertheilt. Anthocyan und Gerbstoff finden sich nur in einzelnen Zellen, Säure und lösliche Kalksalze überall.

Die ebenfalls gegenständigen Blätter von *Crassula portulacea* sind breiteiförmig, etwas zugespitzt, mit dicker Spreite und in einen fleischigen Stiel verschmälert. Die Epidermis ist zweischichtig und besteht aus ziemlich kleinen, rechteckigen oder quadratischen Zellen; die äussere trägt eine relativ dicke (5—6  $\mu$ ) Cuticula. In der Aufsicht zeigt sie sich als ein Gefüge von meist regelmässig sechseckigen länglichen Tafeln. Ober- und Unterseite tragen eine ziemlich grosse Anzahl von Spaltöffnungen mit einem meist doppelten Kreis von drei Nebenzellen, ausserdem zahlreiche Wasserspalten, die vom blossen Auge als dunkle Fleckchen am Blatte zu bemerken sind. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigen sich diese Punkte als von einem kleinzelligen rundlichen Gewebecomplex gebildet, in welchem man 7—11 Schliesszellenpaare findet, die aber nur  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  der Grösse der eigentlichen Spaltöffnungszellen erreichen (Fig. 1). Im Parenchym finden wir wieder eine deutliche

Reihenanzordnung der in ihrer Grösse nur wenig differirenden Zellen; doch reichen hier zum Unterschied von den bisher beschriebenen Arten die Intercellulargänge von beiden Seiten bis ganz in die Mitte des Blattes, wo sie oft fast in einander übergehen. Auch hier stehen sie stets zur Oberfläche senkrecht. Die Gefässbündel, die aus dem unmittelbar über der Basis sich theilenden, ziemlich starken Blattspurstrang stammen, und deren man auf einem Schnitt durch die Blattmitte ca. 11 trifft, liegen alle in einer medianen Ebene. Nur einige wenige Gefässelemente zweigen von denselben ab, um zwischen den Zellen einer Längslamelle sich durchwindend zu den Wasserspalten zu gelangen. Gewöhnlich wird dieser Ast nur von einer oder wenigen Tracheiden gebildet, die sich aber an der Basis des kleinzelligen, trichterartigen Gewebes, das sich unterhalb der Oeffnungen befindet und von Haberlandt (96) als Epithem bezeichnet wird, in zahlreiche Endästchen auflösen. Selbstverständlich ist durch die vielen unregelmässig vertheilten Wasserspalten die Lamellenstruktur des Parenchyms etwas verwischt.

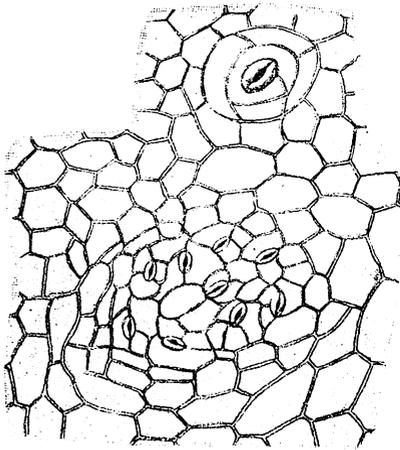


Fig. 1. Epidermis von *Crassula portulacaea* mit Wasserspalten und Spaltöffnung.

Gerbstoff fand ich bei diesen Blättern auch hauptsächlich in den beiden Epidermisschichten, ferner in dem Gewebe, welches das Wasserspaltenepithem und die Gefässbündel umgibt (vgl. Wilke 83) und zerstreut durch das ganze Parenchym. Ueber die Zusammensetzung der Zellwand, den Gehalt an Säure und Kalksalzen gilt dasselbe wie für die Sedumarten.

Die Blätter von *Sempervivum* sitzen dicht gedrängt in spiralförmiger Anordnung, mit breiter Basis inserirend. Ihre Form ist gewöhnlich breitlanzettlich mit mehr oder weniger ausgezogener Spitze; die Oberfläche flach bis concav, die Unterseite convex. Haarbildungen finden sich bei einigen Arten auf der ganzen Oberfläche, bei den meisten aber nur am Rande der Blätter. Die Epidermis ist dieselbe wie bei den Sedumarten. Spaltöffnungen sind in etwas grösserer Zahl auf der Oberseite vorhanden, welche ja durch den rosettenartigen Wuchs der Pflanze doch noch genügend gegen allzu grosse Verdunstung geschützt ist. Die oben erwähnten Haare sind Drüsenhaare mit mehrzelligem Stiel und Köpfchen. Das Parenchym besteht aus wasserreichen Zellen, die sämmtlich mit Chlorophyll versehen sind, das sich auch hier wie bei den bisher beschriebenen Arten in der Nähe der Epidermis in grösserer Menge findet.

Bei dem Gewebe von *Sempervivum* assimile fiel mir nun zuerst die lamellöse Anordnung der Zellen in die Augen, da sie hier am allerdeutlichsten zu Tage tritt. Fertigen wir uns nämlich einen Flächenschnitt an, der ausser der Epidermis noch die erste oder zweite Schicht des Parenchyms mit abhebt, so sehen wir, dass das letztere durchweg in Längsreihen angeordnet ist (Fig. 2). Aussen verlaufen die Lamellen ungefähr parallel zum Blattrand, während sie in der Mitte in gerader Linie von der Blattspitze nach der Basis zustreben. Die dazwischen liegenden Intercellularen sind nun bei einigen Arten, namentlich bei *S. rubrocinctum*, *Requieni* und *assimile*,

ausserordentlich weit und messen unter der Epidermis an manchen Stellen mehr als die Breite der dazwischen liegenden Zelllamellen. Letztere rücken jedoch gegen die Blattmitte hin zugleich mit der Grössenzunahme der Zellen näher zusammen und erscheinen oft sogar an einzelnen Punkten verwachsen, so dass sie nicht immer in ihrer ganzen Ausdehnung mit der Pincette isolirt werden können. Bei manchen Arten, so bei *S. atlanticum*, vereinigen sich auch tiefer im Blatte mehrere Lamellen zu einer einzigen. Gegen die Blattspitze hin gehen natürlich immer mehrere derselben aus, während sich umgekehrt in der Blattmitte oft Verzweigungen einstellen, wobei jedoch meist der eine der Zweige nur sehr kurz bleibt (vgl. Fig. 12, 1). In der Gefässbündelebene neigen sich alle Lamellen, oft in grossem Bogen, zu einer der Gefässbahnen, um sich an dieselbe anzuschliessen; auf Querschnitten scheinen sie daher meist von den Gefässbündeln auszustrahlen. (Vgl. Fig. 3.) Es ist dies die von

Haberlandt (86) sogenannte Kranzstellung. Von dem Vorhandensein dieser Struktur kann man sich übrigens leicht überzeugen, da die *Sempervivum*blätter eine schon mit blossen Auge leicht sichtbare feine Streifung ihrer Oberfläche zeigen, welche eben von den beschriebenen Intercellularen herrührt.

Wir haben es hier also mit der auffallenden Erscheinung zu thun, dass eine Pflanze, die allgemein zu den typischen Xerophyten gerechnet wird, wozu man in Anbetracht ihrer Vorliebe für trockenes Kalkgestein und stark sonnenbeschienene Orte gewiss volles Recht hat, ausserordentlich grosse Intercellularräume besitzt, wie man sie sonst selten bei irgend einer Pflanze zu sehen gewohnt ist. Wenigstens muss diese Thatsache auffallend erscheinen, wenn man in jedem pflanzengeographischen Werke als eine der charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Xerophyten die

Kleinheit der Intercellularen angeführt sieht. (Vgl. Kerner 96 S. 270, Warming 96 S. 192, Schimper 98 S. 6.) Nun war mir aber schon bei früheren Beobachtungen klar geworden, dass in absoluter Verallgemeinerung dieser Satz jedenfalls unrichtig wäre, indem ich bei anderen, unstreitig xerophilen Pflanzen ebenfalls,

Flora 1900.

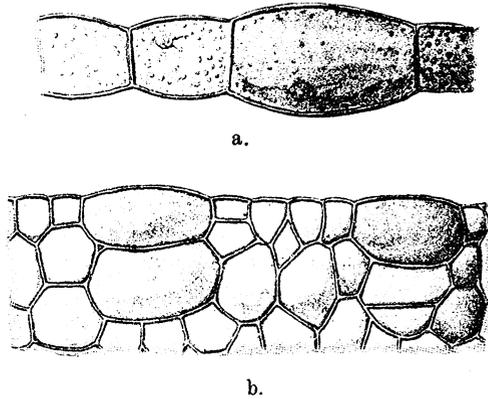


Fig. 2. Parenchymlamelle von *Semp. assimile*,  
a. von oben (Flächenschnitt),  
b. von der Seite (Längsschnitt).

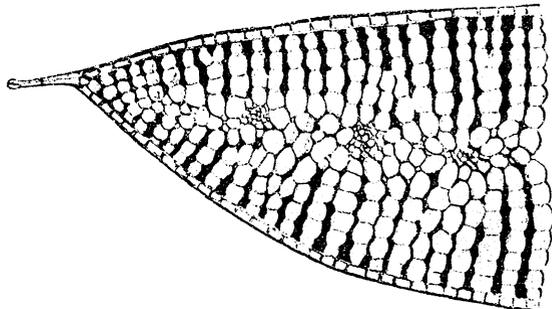


Fig. 3. Theil eines Blattquerschnittes von *Semp. assimile*.

namentlich im Schwammparenchym grosse Intercellarräume bemerkte; so bei verschiedenen Ericaarten, bei *Azalea procumbens*, *Gaultheria procumbens*, *Passerina*-Arten, *Agathosma* u. a. Ich fragte mich daher schon damals, was denn als Zweck dieser Einrichtung geltend zu machen sei. Man könnte nun zunächst sagen, dass durch grosse Intercellularen leicht ein alle Zellen umschliessender, dampfgesättigter und windstiller Raum erreicht würde, der die weitere Transpiration namentlich bei mehr oder weniger geschlossenen Spaltöffnungen verhindert. Ferner ist aber zu beachten, dass die Pflanze bei ihrer Durchlüftung eben immer auf zwei Punkte Rücksicht zu nehmen hat, nicht nur auf die damit verbundene Verdunstung, sondern vor Allem auch auf den ihr Leben bedingenden Gasaustausch. Die xerophilen Pflanzen kommen also hier in einen Conflict — um diese anthropomorphe Ausdrucksweise zu gebrauchen —, einerseits möchten sie die Transpiration und darum den Gasaustausch möglichst verlangsamen, andererseits können sie dies doch nicht über eine bestimmte Grenze hinaus thun, um nicht sich selber ums Leben zu bringen. Namentlich die Fettpflanzen mit ihrer massigen, dicken Blattstruktur kommen hiebei in eine sehr missliche Lage. Wollen sie dem tiefer liegenden Gewebe nicht die Lebensbedingungen entziehen, so sind sie geradezu genöthigt, die Intercellularen zu erweitern, um damit die äussere Oberflächenverminderung durch eine innere Oberflächenvergrösserung zu compensiren. Durch grosse Intercellularen sind nun aber, wie schon oben angedeutet wurde, nicht von vornherein die Bedingungen für starke Verdunstung geschaffen, dafür aber ist der Pflanze die Gelegenheit geboten, auch bei geschlossenen Spaltöffnungen weiter zu assimiliren und zu athmen, da ihr eine verhältnissmässig grosse Luftmenge zur Verfügung steht und

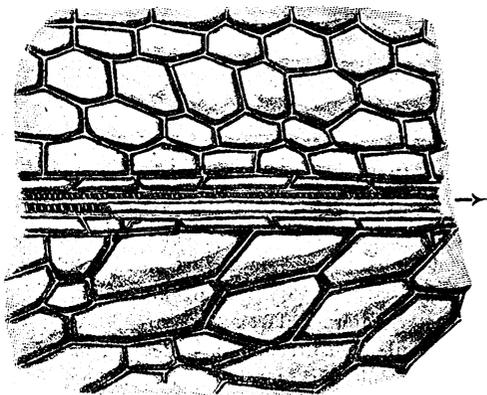


Fig. 4. Theil einer Parenchymlamelle von *Semp. assimile*. Von der Seite gesehen (Längsschnitt).

Die Blattbasis in der Richtung des Pfeils.

sie in Stand gesetzt wird, die durch Respiration oder Säurezersetzung ausgeschiedene Kohlensäure gleich wieder auszunützen. In der Function der Intercellularen als Luftreservoirie und der durch sie bedingten Compensation des äusserlichen Oberflächenverlustes bei den Fettpflanzen dürfte daher wohl der Hauptgrund dieser Einrichtung zu suchen sein. Die Anlage der Intercellularen ist schon an sehr jungen Stadien der Blattentwicklung zu erkennen und namentlich dann leicht zu beobachten, wenn man an Flächenschnitten von Alkoholmaterial das Eindringen der Luft in diese Kanäle verfolgt. Bei dieser Art der Beobachtung sind die dazwischen liegenden Zellreihen auch bei den Sedumarten im Zusammenhang zu erkennen.

Die Zweckmässigkeit des Längsverlaufs der Kanäle liegt auf der Hand. Ohne den Stoffverkehr auf seinem directesten Wege nach der Blattbasis zu hemmen, gelangen sie so doch zu der für das Leben der Pflanze nothwendigen Entwicklung. Alle quer verlaufenden Intercellularen wären ebensoviele Hindernisse

den Gewebe nicht die Lebensbedingungen entziehen, so sind sie geradezu genöthigt, die Intercellularen zu erweitern, um damit die äussere Oberflächenverminderung durch eine innere Oberflächenvergrösserung zu compensiren. Durch grosse Intercellularen sind nun aber, wie schon oben angedeutet wurde, nicht von vornherein die Bedingungen für starke Verdunstung geschaffen, dafür aber ist der Pflanze die Gelegenheit geboten, auch bei geschlossenen Spaltöffnungen weiter zu assimiliren und zu athmen, da ihr eine verhältnissmässig grosse Luftmenge zur Verfügung steht und

für einen raschen Stoffwechsel. Noch auf einen anderen Punkt, welchem ähnliche Bedeutung zukommen dürfte, ist hier aufmerksam zu machen. Auf Längsschnitten finden wir nämlich die Zellen der einzelnen Parenchymlamellen noch in ganz besonderer Weise angeordnet. Die radialen Wände stehen nicht senkrecht zu den tangentialen, sondern sind dazu schräg orientirt und zwar in der Weise, dass dadurch in der Ebene der Lamelle neue Zellzüge entstehen, welche von der Blattoberfläche schräg einwärts und in der Richtung der Blattbasis der Gefässbündelebene zustreben, um auch so noch den Weg der Stoffleitung möglichst abzukürzen. Die Zellen besitzen dabei in der Richtung dieser Züge ihren grössten Durchmesser (vgl. Fig. 4).

Die Gefässbündel von *Sempervivum* liegen mehr oder weniger in einer Fläche. Dieselbe ist nach oben concav und liegt etwas näher der Ober- als der Unterseite des Blattes. Der Blattspurstrang theilt sich gewöhnlich in 3—5 Aeste, die ihrerseits wieder ziemlich zahlreiche Abzweigungen und Anastomosen aussenden. Auch in die einzelnen Lamellen werden zum Theil Gruppen von 2—5 Tracheiden abgegeben, die oft bis nahe an die Epidermis verlaufen, begleitet von langgestrecktem Parenchym.

Die Zellwände der *Sempervivum*-Arten zeigen grösstentheils die Cellulosereaction. Doch ist hier noch auf eine Erscheinung zurückzukommen, die sich schon bei den bisher besprochenen Crassulaceen bemerkbar machte, die ich aber erst bei dieser Gattung näher untersuchte. Bei der Behandlung von Flächenschnitten mit Jod und Schwefelsäure bemerkte ich nämlich stets ausserhalb der stark quellenden blauen Celluloseschichten noch ein feines, hellgelbes, zuweilen etwas körniges Häutchen (Fig. 5), das sich alsbald als die schon von Frank erwähnte, von de Bary angeführte und von Russow (84), Berthold, Terletzki und Schenck (85) genauer studirte Intercellularauskleidung herausstellte. Ueber Zusammensetzung und Herkunft dieser Membran waren jedoch fast alle diese Forscher verschiedener Ansicht; während Frank und de Bary dieselbe als suberinhaltige Lamelle ansahen, fasste sie Russow als intercellulares Plasma auf, Gardiner und Schenck jedoch als die chemisch veränderte äussere Zellwandschicht. Nach meinen Beobachtungen muss ich mich am ehesten der letztern Ansicht zuwenden. Allerdings hat die Auskleidung oft etwelche Aehnlichkeit mit einem Plasmabeleg, unterscheidet sich aber von einem solchen durch hellere Färbung und die deutlich membranartige, meist homogene Beschaffenheit. Bei Behandlung einer Parenchymlamelle mit concentrirter Salpeter- und Schwefelsäure unter Erwärmen erhielt ich die vollständig intacte schlauchartige Einkleidung derselben, indem die Cellulose ganz und sogar die gewöhnlichen Mittellamellen beinahe vollständig verschwanden, während nur die unförmlichen Plasmamassen und das deutlich contourirte Häutchen zurückblieben. Bei der Maceration einer Zelllamelle mit dem Schulz'schen Reagens (chlorsaures Kali und Salpetersäure) verschwinden die Intercellularauskleidungen mehr oder weniger, was für das eigentliche Plasma nicht gilt. Einen Zusammenhang dieser Membran mit der Mittellamelle der anstossenden Zellen konnte ich jedoch nicht wahrnehmen; im Gegentheil erschien sie da, wo ein solcher hätte beobachtet werden müssen, sehr deutlich abgegrenzt und oft bei der Quellung der Cellulose nach aussen gewölbt. Da das Häutchen aber ebenso oft nach innen gestülpt blieb, konnte ich dabei nicht auf eine Quellung der sog. Eckleisten schliessen, die ich überhaupt nicht als Leisten, sondern als dreieckige Hohlräume auffassen musste. Es entspricht dies ganz den Angaben van Wisselingh's (86). Da ich zuerst ohne Kenntnisse der schon vorhandenen Abhandlungen diese Be-

obachtungen gemacht hatte, hatte ich auch diese Gebilde mit den verschiedenen Reactionen auf Kork geprüft, jedoch ohne deutliche Erfolge. Doch ist wohl nicht ausgeschlossen, dass durch die stete unmittelbare Berührung mit verhältnissmässig grossen Luftmassen die ursprüngliche Mittellamelle, die durch das Auseinanderweichen zweier Zellreihen sich spaltete, chemisch derart umgewandelt wurde, dass sie sich in manchen Punkten dem Verhalten der verkorkten Membran nähert. Alle Reactionen würden übrigens noch am ehesten die Annahme freilassen, dass wir es hier mit Pectaten zu thun haben, wie dies auch Mangin (91) vermuthet. Noch sei erwähnt, dass ich diese Auskleidungen auch in den wenigen, die Zelllamellen quer durchsetzenden Intercellularen beobachtete, hier aber meist weniger deutlich. Bei Nachprüfungen bei den übrigen hier behandelten Crassulaceen fand ich sie überall mehr oder weniger ausgebildet, nirgends aber so schön, wie bei *Sempervivum*.

An besonderen Bildungsstoffen sind die *Sempervivum*- und *Echeveria*-Arten ausserordentlich reich. In der Aussenwand der Epidermis ist bei einigen Arten, *S. calcareum*, *hirtum*, *dolomiticum*, körniger, oxalsaurer Kalk ausgeschieden. Sonst findet sich überall, meist in grossen Mengen im Zellsaft gelöst saurer apfelsaurer Kalk. Anthocyan trifft man ziemlich häufig, namentlich in der Basis, den Rändern

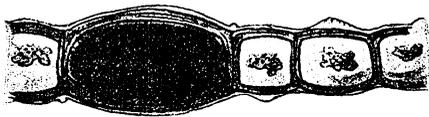


Fig. 5. Parenchymlamelle von *Semp. assimile*.  
Flächenschnitt nach Behandlung mit Jod  
und Schwefelsäure.

und der Spitze des Blattes und zwar meist in ganz besondern zerstreut liegenden Zellen, welche durch ihre Grösse und meist auch durch stärkere Lichtbrechung auffallen; doch, während dieser Farbstoff nicht stets an diese Zellen gebunden ist, gibt es andere Stoffe, durch die ausschliess-

lich die Idioblasten ausgezeichnet sind. Im Uebrigen unterscheiden sich dieselben von den anderen Zellen nur wenig (vergl. Fig. 2 a und b); sie sind stets mit lebendem Inhalt erfüllt, ihre Zellkerne sind verhältnissmässig gross, ihre Chlorophyllkörner nur in kleiner Zahl und von geringer Grösse.

Zuerst wies ich in diesen Zellen Gerbstoff nach und zwar meist in sehr grosser Menge. Bei Behandlung von Schnitten mit Jod und Schwefelsäure erhielt ich eine schöne goldgelbe, bis röthliche Färbung, die auf einem der Membran scheinbar direct anliegenden Niederschlag beruht (vergl. Fig. 5) und die ich daher zuerst für eine Korkreaction ansah. Ich prüfte deshalb auch mit anderen Reactionen auf Verkorkung. Mit dem Schulze'schen Macerationsgemisch erhält man ebenfalls eine schöne gelbe, mit Osmiumsäure eine schwarzgraue Färbung, Cuprammoniumoxyd gibt einen dunkelbraunen Niederschlag, Safranin und Cyanin werden etwas gespeichert. Nun trat aber bei Zufügen von Kalilauge eine ganz unerwartete Reaction ein: der Inhalt der grossen Zellen färbte sich rasch schön indigoblau, die Farbe wurde immer intensiver, es bildeten sich Concretionen und schliesslich erstarrte die ganze Masse zu einem tiefblauen bis violetten Klumpen, der beim Zerdrücken rissig zersprang und in kleine Stücke zerfiel. Auch hier glaubte ich zuerst noch einen membranartigen Niederschlag vor mir zu haben, da die einzelnen Stücke tafelförmig schienen, doch kam ich bald von dieser Ansicht ab. Ich liess nämlich die Zellen zuerst plasmolysiren, fügte dann rasch Kalilauge zu und beobachtete nun, dass der blaue Niederschlag in der Vacuolenflüssigkeit eintrat, die sich allerdings gleichzeitig auf ihr normales Volumen ausdehnte. Trat

die Substanz an einem Ende in die Zelle ein, so bemerkte man im Zellsaft eine von diesem Punkt ausgehende, durch feine Körnchen oder Kügelchen markirte Welle, die sich langsam unter lebhafter Bewegung durch die Vacuole hindurch fortpflanzte, die indigoblaue Färbung hinter sich zurücklassend. Die Erstarrung der Masse trat erst allmählich ein. Es war nun zunächst möglich, einfach an eine alkalische Reaction des meist in diesen Zellen gelösten Anthocyans zu denken. Einerseits sprach zwar schon die im Vergleich zu der hellrothen Farbe viel intensivere Blaufärbung dagegen, andererseits konnte ich aber auch direct beobachten, dass die Reaction oft nicht eintrat, wo Anthocyan in grösserer Menge vorhanden war, oder dass wohl anfangs ein hellblauer Ton erschien, der aber sofort wieder verschwand; so namentlich in den rothen Epidermiszellen.

Dieselbe Blaufärbung erhält man auch mit Natronlauge, während Chlorammonium und Borax keine Reaction geben. Soda bringt nur in den anthocyanhaltigen Zellen einen schwachen und bald wieder verschwindenden blauen Ton hervor.

Durch Schwefelsäure werden die blauen Concretionen sofort entfärbt und es tritt dafür ein rothbrauner, später dunkelbrauner Niederschlag auf. Salpetersäure färbt sie wie Essigsäure hellroth, dann hellviolett und zuletzt braun. Borsäure führt den blauen Ton allmählich in schwarzblau, violett und braun über.

Die Zellen, die diesen Niederschlag geben, finden sich hauptsächlich in der der Epidermis unmittelbar anliegenden Parenchymschicht, weshalb sie am besten nach Abziehen der Epidermis an Flächenschnitten zu beobachten sind. Doch zeigen nicht alle durch ihre Grösse ausgezeichneten Zellen diese Färbung, bei manchen tritt an Stelle derselben ein dunkelbrauner Niederschlag auf, was jedenfalls auf den vorhandenen Gerbstoff zurückzuführen ist. Bei anderen hinwiederum treten beide Färbungen neben einander ein, so dass ein Gemisch von braun und blau entsteht. Bei längerem Liegenlassen der tingirten Schnitte verschwindet oft die Blaufärbung oder lässt die Braunfärbung deutlicher hervortreten.

Ich erhielt diese Reaction nicht nur bei ausgewachsenen Blättern, sondern meist schon in den allerjüngsten der Rosette, die oft dadurch schon von blossem Auge dunkelblau erscheinen. Bei Nachprüfung fand ich die Färbung auch bei *Sedum altissimum*, namentlich in der gerbstoffreichen Epidermis und bei *Crassula portulacae* in der zweiten Epidermis und zerstreut im Parenchym. Dass es aber keine Gerbstoffreaction sein kann, beweist gerade das Verhalten von *Sedum dendroideum*, welches, trotzdem es zahlreiche gerbstoffführende Zellen aufweist, keine Blaufärbung zeigt.

Th. Bokorny (90) behandelt in einem Aufsatz: „Zur Kenntniss des Cytoplasmas“ einige Reactionen in Zellen von *Echeveria*. Bei Durchsicht dieser Arbeit sah ich bald, dass er es mit den oben erwähnten, hauptsächlich subepidermalen Zellen zu thun hatte, die sich hier noch in grösserer Menge als bei *Sempervivum* finden. Nur beobachtete er hierbei die von ihm besprochenen Granulationserscheinungen nicht im Zellsaft, sondern im Cytoplasma. Doch wies später (92) P. Klemm nach, dass sie thatsächlich im Zellsaft auftreten; dieser Autor wendet sich auch dagegen, dass die sogenannten „Proteosomen“ von Bokorny, die bei Behandlung mit 10/00 Coffeïnlösung auftreten, aus Eiweiss beständen, da sie beim Aufkochen in dieser Lösung verschwinden und der entstehende Niederschlag in Alkohol löslich sei.

Die Eiweissreactionen sind aber in der That in diesen Zellen meist sehr auffällig, wie ich mich selbst überzeugte. So gibt namentlich das Raspail'sche

Reagens (Zucker und Schwefelsäure) prächtig blutrothe Concretionen im Zellsaft. Klemm macht ferner auf eine andere Reaction in diesen Zellen aufmerksam, von der er auf Anwesenheit von Phloroglucin schliesst. Mit dem Lindt'schen Reagens (1. T. Vanillin, 100 T. Wasser, 100 T. Alkohol und 600 T. concentrirte Salzsäure) erhält man nämlich einen intensiv rothen Niederschlag, der, wie ich bemerkte, beim Zerdrücken ebenfalls rissigen Bruch zeigt, wie die blauen und gelben Niederschläge mit Kalilauge resp. Jod und Schwefelsäure. Sowohl diese Rothfärbung als die Blaufärbung verschwindet, wenn die Schnitte in Wasser ausgewaschen werden, indem der Niederschlag in diesem löslich ist. Doch erscheint die Farbe meist wieder bei neuem Zufügen des Reagens und verschwindet erst bei mehrmals wiederholtem Auswaschen mehr oder weniger.

An *Sempervivum*-Arten beobachtete ich auch folgendes Verhalten bei Verletzen der Blätter durch Schnittwunden. Die der Verletzung zunächst gelegenen 4—6 Zelllagen schrumpfen zusammen, während die nun folgende verkorkt und zwar direct,

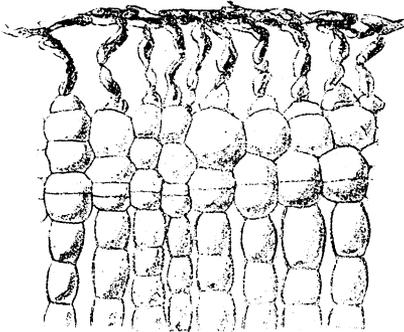


Fig. 6. Wundkork von *Sempervivum*.  
Flächenschnitt; etwas schematisch.

Bei Verletzungen senkrecht zur Längsaxe des Blattes besteht nach Eintrocknen der obersten Schichten die nächste Thätigkeit der Pflanze hauptsächlich darin, die grossen Intercellularen abzuschliessen. Dies geschieht dadurch, dass in einer tieferen Schicht die in einer Fläche liegenden Zellen der verschiedenen angeschnittenen Lamellen sich tangential ausdehnen, unter Umständen sogar durch Eingehen von Theilungen, bis ein lückenloser Verband erzielt ist (Fig. 6), worauf erst die Verkorkung eintritt. Oberhalb und unterhalb dieser Schicht lassen sich noch deutlich die durch Intercellularen getrennten Lamellen erkennen.

## 2. *Mesembryanthemum curviflorum*.

Die Gattung *Mesembryanthemum* ist schon mehrfach Gegenstand anatomischer Untersuchungen gewesen; hauptsächlich Falkenberg (76), Regnault und de Bary machten auf ihre Eigenthümlichkeiten aufmerksam. Eine Monographie über dieselbe wurde von Dannemann (83) verfasst.

*M. curviflorum* stellt so ziemlich den Normaltypus der *Mesembryanthemen* dar. Der Spross enthält ein lockeres, zum Theil grosszelliges Mark mit verkorkten Rhabidenschläuchen. Daran schliessen sich, entsprechend der decussirten Blattstellung zwei Paare Gefässbündel, von denen das eine stärker entwickelt ist als das andere. Ausserhalb desselben folgt der eigenthümliche geschlossene Meristemring, welcher nach innen Holzelemente, bei dieser Art fast nur sklerenchymatische Fasern und hin und wieder kleine Phloëmgruppen erzeugt, während er nach aussen ein nur wenige Zelllagen dickes grünes Parenchym, die secundäre Rinde abscheidet. Hierauf folgen mehrere Schichten eines collenchymatischen Gewebes, das zur

primären Rinde gehört, dessen äusserste später Phellogen wird und durch eine massige Korkbildung das ganze übrige Gewebe abschneidet. Die tangentialen Wände dieser Korkzellen stehen, wie Dannemann erwähnt, alternierend zu einander, so dass die Zellen dem durch das Dickenwachsthum entstehenden Tangentialzug durch zickzackförmige Fältelung der Radialwände nachgeben können. Ich bemerkte jedoch bei der untersuchten Art, dass dieses Mittel nur kurze Zeit ausreicht, das Zerreißen der Rinde zu verhindern, dass aber dann, wenn durch den Zug die letztmögliche radiale Abplattung der Zellen erfolgt war, was gewöhnlich nach Ausbildung von etwa zehn Korklagen eintrat, das erste Cambium seine Thätigkeit einstellte und die nächstfolgende Schicht der primären Rinde Phellogen wird.

Die durch diese Korkzone abgeschnittenen Zellcomplexe werden allgemein als primäre Rinde bezeichnet. Wir hätten also hier den ausserordentlichen Fall vor uns, dass der Kork, statt wie gewöhnlich in einer der äussersten Zellschichten derselben, in einer der innersten entsteht. Wenn wir aber nun einerseits beobachten, dass diese sogenannte primäre Rinde bei manchen Arten (*M. curtum*, *hamatum*, *perfoliatum*) in ihrem Bau absolut dem Blatte entspricht, indem nicht nur regelrechte Palissaden sich darin finden, sondern auch meist aus dem darüberliegenden Blatte Gefässbündel in dasselbe hinabsteigen und auch die charakteristischen „Wasserzellen“ nicht fehlen, und wir andererseits gerade bei den angeführten Arten von dem Punkte, wo die Blattränder der gegenüberstehenden Blätter zusammenstossen, eine Rinne bis zum folgenden Knoten hinablaufen sehen, so scheint mir kein Grund vorhanden, diese sog. primäre Rinde nicht einfach als Basalstück der Blätter anzusehen oder vielleicht besser als herablaufenden Theil derselben. Die eigentliche primäre Rinde wäre dann das tiefer liegende Collenchym, eine Gewebeart, die sich ja oft an der Peripherie des Stengels findet; während die ursprüngliche Epidermis infolge der engen Verwachsung von Spross und Blatt ihre Selbständigkeit eingebüsst hätte. Am ungewundensten erscheint natürlich

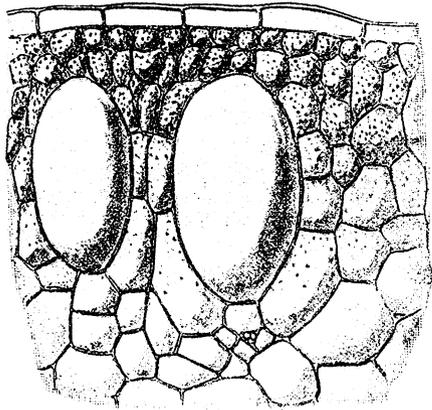


Fig. 7. *Mesembryanthemum curviflorum*. Theil eines Blattquerschnittes.

diese Annahme bei den stengellosen und den diesen nahestehenden Formen der Mesembryanthemen; doch liessen sich aus diesen wieder leicht die angeführten *M. curtum* etc. und daraus die typisch strauchigen ableiten. Man kann gerade darin vielleicht einen Wegweiser sehen, um die Entwicklung dieser Gattung auf anatomischer Grundlage zu erforschen. Interessant ist, dass bei manchen strauchigen Formen das Periderm dann wirklich in einer ausserhalb des Collenchyms gelegenen Schicht erzeugt wird. Wir hätten diese Thatsache dann so zu deuten, dass die stengelumfassenden Blattstücke bei ihrer intimen Verbindung mit der Sprossaxe wirklich im Verlauf Function und Bedeutung der primären Rinde erlangt haben,

und daher das Bestreben bemerkbar wird, das Phellogen nach aussen zu verlegen.

Die Blätter der untersuchten Art schliessen sich dem von Dannemann beschriebenen Typus von *M. geminiflorum* an. Sie sind bis 8 cm lang, dreikantig und sehr fleischig. Die Epidermis besteht aus ziemlich grossen, flachen Zellen mit nur schwach ausgebildeter Cuticula. Die kaum eingesenkten Spaltöffnungsapparate sind von zwei Nebenzellen umgeben. Die Epidermiswandungen sind gerade. Unterhalb des Hautgewebes findet sich eine 3—5 Zelllagen starke, schön chlorophyllgrüne Palissadenschicht von kleineren Zellen. In dieses Gewebe eingebettet liegen zahlreiche Idioblasten (Fig. 7), auf die ich nachher noch zu sprechen kommen werde. Nach innen folgt zunächst ein Kreis von kleinen Gefässbündeln, darauf das die ganze Blattmitte ausfüllende, zum Theil ausserordentlich grosszellige Wassergewebe, das kein Chlorophyll enthält. Das Centrum wird durch das Hauptblattbündel eingenommen, welches, aus zahlreichen in Reihen angeordneten Gefässen und darunter liegendem Phloëm bestehend, von collenchymatischem Gewebe im Halbkreis umgeben, in das Blatt eintritt und schon an sehr tiefer Stelle zwei Bündel nach den beiden oberen Blattkanten abgibt, welche sich in den oben erwähnten äusseren Gefässbündelkreis auflösen. Der letztere bildet ein fein verzweigtes Netz und hält sich stets in der Nähe der assimilirenden Zellen.

Die in grosser Zahl den Palissaden eingestreuten „Wasserzellen“ (Dannemann) zeichnen sich vor diesen hauptsächlich durch ihre Grösse aus, indem ihre Länge ungefähr der Dicke der ganzen Palissadenschicht entspricht. Dannemann erblickt ihre Function hauptsächlich darin, dass sie das dicke Blatt allseitig durchleuchten und bei Mangel an Wasser, solches an die Palissaden abgeben. Was die Durchleuchtung anbetriift, so dürfte namentlich noch erwähnt werden, dass auch die directe intensive Sonnenbestrahlung, der diese Pflanzen in der Natur meist ausgesetzt sind, durch diese Einrichtung wesentlich gemildert werden kann, indem die Chlorophyllkörner, an die Radialwände der Zellen sich anlegend, vor dem zerstörenden Einfluss des directen Lichtes geschützt sind und dabei doch noch dasselbe ausnützen können mit Hilfe der lichtbrechenden Wasserzellen. Ob sie besonders auch zur Wasserabgabe an das Palissadengewebe befähigt sind, ist eine andere Frage, da, wie Dannemann selbst anführt, beim Austrocknen des Blattes diese Zellen sehr lange turgescent bleiben und als kleine Knötchen auf der Oberfläche sichtbar werden. Es dürfte dies um so fraglicher sein, als, wie ich sogleich erwähnen werde, diese Gebilde durch verkorkte Membran ausgezeichnet sind. Ich glaube daher viel eher, dass die Function dieser Zellen neben der Durchleuchtung diese ist, als stark turgescente mechanische Stützen das Assimilationsgewebe vor zu raschem Zusammensinken zu schützen, also ähnlich den bekannten Strebepeilern in den Blättern von *Hakea*.

Auch Dannemann gibt nun an, dass diese Zellen „manchmal“ verkorkte Wände besitzen; als Beispiel dafür, dass dies jedoch nicht immer der Fall sei, führt er *M. curtum* an. Bei meinen Untersuchungen fand ich nun aber stets eine Suberinlamelle vor, auch bei dem Stock von *M. curtum*, der mir im botanischen Garten zur Verfügung stand. Umgekehrt fand ich die im Wasser- und Chlorophyllgewebe häufigen Rhaphidzellen, mit Ausnahme derjenigen im Mark des Stammes, selten verkorkt. E. Zacharias (79) erwähnt diese Zellen auch und nennt als Beispiel einer Art, deren „Wasserzellen“ nicht, deren Rhaphidenschläuche aber verkorkt seien *M. praepingue*. Da mir gerade diese Art nicht zu Gebote stand,

konnte ich mich von diesen Verhältnissen nicht selbst überzeugen. Bei den von mir untersuchten Arten verhielt es sich aber stets umgekehrt. Chlorophyll war in diesen „Wasserzellen“ nicht vorhanden; wohl aber überzeugte ich mich durch sorgfältige Versuche von der Anwesenheit vom Zellkern und Plasmaschlauch. Die wegen der Korklamelle allerdings nur schwer mit concentrirter Salpetersäure erreichbare Plasmolyse und die Kernfärbung überzeugte mich vom Leben dieser Körper. Wie die Behandlung mit Jod und Schwefelsäure lehrte, besteht die Membran aus einer inneren Cellulosehülle, die wegen des gehinderten Eintretens der Reagentien oft nur schwer sichtbar zu machen ist, und einer äusseren Suberinlamelle. Wurden Blattstücke mit concentrirter Schwefelsäure gekocht, so wurde das ganze übrige Gewebe zerstört, nur die Plasmaschläuche, die Cuticula und die „Wasserzellen“ blieben erhalten, letztere von einem violettrothen bis dunkelbraunen Niederschlag angefüllt. Es war nun noch die Frage zu entscheiden, ob diese Zellen auch nach der Verkorkung noch wachsthumfähig seien. Zu diesem Zwecke untersuchte ich jüngere Blätter und verglich die Grösse der verkorkten „Wasserzellen“ mit ihren definitiven Dimensionen im ausgewachsenen Blatte. Das Resultat war folgendes. Bei einer Blattlänge von 0,7 cm massen die grössten verkorkten Zellen  $170 \times 220 \mu$ , im Blatt von 5 cm die kleinsten dagegen schon  $225 \times 280 \mu$ . Es ergibt sich also schon durch Vergleich der Extreme unzweifelhaft ein Wachsthum dieser Zellen.

Zur Uebersicht füge ich noch eine kleine Tabelle bei.

Tabelle 1. Grösse der verkorkten Wasserzellen von *M. curviflorum* bei verschiedenem Alter des Blattes (in  $\mu$ ).

Blattlänge	Grösse der verkorkten Zellen ( $\mu$ )		
	im Max.	im Min.	im Mittel
0,7 cm	$170 \times 220$	$100 \times 140$	$130 \times 190$
1,5 cm	$140 \times 310$	$140 \times 210$	$150 \times 260$
2,0 cm	$250 \times 350$	$180 \times 250$	$220 \times 280$
5,0 cm	$250 \times 350$	$220 \times 280$	$230 \times 310$

Wie allerdings die Korkmembran, die ja nach den Untersuchungen von Schwendner fast undehnbar ist, diesem Wachsthum, wie es hier constatirt ist, nachgibt, ist eine ungelöste Frage; die einzige Möglichkeit wäre, hier an ein wirkliches Wachsthum der Lamelle durch Intussusception zu denken. Dass der Zellinhalt auch nach Erreichung der definitiven Grösse noch lebendig ist, habe ich schon oben behauptet auf Grund von Kernfärbung, Plasmolyse und Korkreaction, die ich an ein und derselben Zelle ausführte; darin läge also keine Schwierigkeit, Ueberdies ist die Wachsthumfähigkeit der Korkmembran auch schon postulirt worden und war durch M. Koeppen (89) in einer Untersuchung über das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. Bei *Quercus pedunculata* wies derselbe nach, dass die gebildeten Kork-

zellen nachträglich, ohne ihren Radialdurchmesser zu verkleinern, ja sogar unter Verdickung ihrer Tangentialwände, sich in die Breite strecken, woraus er schliesst, dass auch diese Zellen noch lebendig seien.

Als Eigenthümlichkeit der Zellen des Wassergewebes ist noch zu erwähnen, dass ich in den meisten derselben nicht nur einen, sondern 2—5 Zellkerne beobachtete, welche durch directe Kernteilung entstanden zu sein scheinen.

Als besonderer Inhaltsstoff ist auch bei dieser Pflanze Gerbstoff zu nennen, der fast ausschliesslich auf die besprochenen „Wasserzellen“ localisirt ist und hier alle Reactionen typisch erkennen lässt. In eben diesen Zellen finden sich im jugendlichen Zustand oft sphärische Drusen, die sich in Essigsäure und kalter Schwefelsäure nicht, wohl aber in heissem Wasser, Alkohol und warmer Schwefelsäure lösen. In zahlreichen Zellen sowohl der Blattmitte als der Palissadenschicht finden sich oft sehr grosse Rhabdidenbündel aus oxalsaurem Kalk, während gelöste Kalksalze fehlen. Die Säure, welche hier in freiem Zustand in ziemlich beträchtlichen Mengen vorkommt, ist nach Aubert (91) meist Oxalsäure.

## II. Theil. Untersuchung der in feuchter Luft gezogenen Pflanzen.

Zur Beantwortung der Frage, welchen Einfluss die Feuchtigkeit des umgebenden Mediums auf die Entwicklung des pflanzlichen Organismus ausübt, sind noch relativ wenige experimentelle Untersuchungen angestellt worden. Viele Arbeiten, die dieses Problem berührten, beschränken sich auf die Vergleichung solcher Pflanzen, die wegen ihres verschiedenen Standorts in der Natur gewisse Abweichungen von einander erwarten liessen. Doch wird man auf diesem Wege zu einer sicheren Lösung kaum gelangen können, weil in der Natur viel zu viele, oft schwer zu erkennende und noch schwerer graduell vergleichbare Factoren stets vereint wirken, so dass es ausserordentlich schwierig zu entscheiden ist, welchem unter diesen Factoren in erster Linie die anatomischen Eigenthümlichkeiten zu verdanken sind. Hier hat das Experiment einzugreifen, das die Frage präcis stellt und die Natur sozusagen zwingt, nur darauf zu antworten.

Eine der umfassendsten Arbeiten dieser Art ist von Kohl (86) unter dem Titel: „Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Entwicklung pflanzlicher Gewebe“ veröffentlicht worden. Doch auch dieser Forscher wendet sich noch mehr der Betrachtung von Pflanzen verschiedener Standorte zu und gibt von seinen Experimenten nur die allgemeine Methode und in groben Zügen die Resultate an. Er cultivirte hauptsächlich *Tropaeolum majus*, *Lysimachia nummularia* und *Hedera Helix* und zwar unter vier verschiedenen Bedingungen:

1. feuchter Boden und trockene Atmosphäre,
2. feuchter Boden und feuchte Atmosphäre,
3. trockener Boden und trockene Atmosphäre,
4. trockener Boden und feuchte Atmosphäre.

Die Resultate bei *Tropaeolum majus* waren folgende:

- bei 1. dicke Cuticula, radial gestreckte Epidermiszellen, darunter zwei stark collenchymatische Zellschichten;
- „ 2. dünne Cuticula, tangential gestreckte Epidermiszellen mit dünnen Wänden, kein Collenchym;
- „ 3. dicke Cuticula, stark radial gestreckte Epidermiszellen, weniger Collenchym als bei 1.;
- „ 4. dünne Cuticula, cubische Epidermiszellen, Collenchym kaum vorhanden.

Die Blattgrößen verhielten sich bei den vier Versuchen wie 4:5:1:3.

Darnach leitet Kohl folgende Erscheinungen als directe Wirkung der verminderten Transpiration ab: Steigerung des Zellurgors, infolge dessen tangentiale Streckung namentlich der oberflächlichen Gewebe, Abplattung der Epidermiszellen und Vergrößerung der Intercellularen. Ferner Verminderung des mechanischen Gewebes und der Gefäßelemente. Aeusserlich unterschieden sich seine in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen von denjenigen, die in trockener gezogen waren, durch längere Internodien und Blattstiele, grössere Blattspreiten, dünnere Organe, verminderte Behaarung und geringere Ausmodellirung.

Wenn ich nun auch im Folgenden die Mehrzahl dieser Beobachtungen auch für die von mir untersuchten Pflanzen einfach bestätigen könnte, so werde ich doch bei dem oder jenem Punkte etwas länger verweilen, um einmal ein womöglich vollständiges Bild von den Veränderungen bei einer bestimmten Pflanzengruppe, den Fettpflanzen, zu geben und um durch die angeführten genauen Messungen und Wägungen die Unterschiede zahlenmässig darzulegen und damit fassbarer zu machen.

Ueber meine Art der Versuchsanstellung habe ich in der Einleitung zu dieser Arbeit schon das Wichtigste erwähnt, wo weitere Erörterungen nöthig sind, werden dieselben im Verlauf der Untersuchung ihren Platz finden.

Es wird aus dem Folgenden hauptsächlich die Thatsache zu entnehmen sein, dass die Pflanze, sobald ihre Transpiration durch irgend welche Mittel erschwert wird, durch zweckentsprechende Veränderung ihres Baues dieselbe dennoch auf die offenbar für ihre Existenz nothwendige ursprüngliche Grösse zu bringen im Stande ist. Es wird sich

auch daraus wieder die Ansicht begründen lassen, welche Stahl (93, 94 und 96) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen namentlich an tropischen Gewächsen zuerst betont hat, nämlich dass die Transpiration ein äusserst wichtiger Factor im Leben der Pflanze darstellen muss. Wenn auch von vornherein nicht ausgemacht ist, ob es der Pflanze im Grunde nicht nur darum zu thun ist, die genügende Intensität des Gasaustausches zu erreichen und sie dabei die Steigerung der Transpiration nur als nothwendiges Uebel mit in den Kauf nimmt, so werde ich doch Gelegenheit haben, verschiedene Beobachtungen zu erwähnen, die es wahrscheinlich erscheinen lassen, dass auch der Wasserverdunstung allein schon eine wichtige Rolle zukommt.

### 1. Veränderungen des äusseren Habitus.

Bringt man eine der oben besprochenen Pflanzen oder einen beblätterten Zweig derselben in einen wasserdampfreichen Raum und sorgt entweder durch schwache Nährlösung (0,1—0,2 % Knop) oder durch Einstecken in Erde für weitere Nahrungszufuhr, so machen sich bald schon gewisse äussere Veränderungen an den Versuchsobjekten bemerkbar. Am deutlichsten sind dieselben zunächst bei *Sedum dasyphyllum* zu verfolgen. Nach wenigen Tagen beobachtet man nämlich, dass die Vegetationsspitze mit den jüngsten Blattanlagen, statt wie bisher tief verborgen unter den schon entwickelten Blättern zu bleiben, herauszutreten beginnt, indem das jüngste Internodium sich ganz gewaltig in die Länge streckt. Dieses Längewachsthum beschränkt sich nicht nur auf den obersten Theil des Stengels, sondern greift allmählich auch auf die tiefer liegenden Internodien zurück, so zwar, dass das jüngste entsprechend seiner noch grösseren Wachsthumfähigkeit die grösste Länge erreicht. Während die normalen Internodien bei dieser Art nur 2—3 mm betragen, entstehen in feuchter Luft solche von 10—25 mm Länge und darüber (Fig. 8). Ebenso auffallend wie bei *Sedum dasyphyllum* ist diese Erscheinung auch bei *Sedum altissimum*, während sie bei *Sedum dendroideum* und *Crassula portulaca*, sowie *Mesembrianthemum curviflorum* weniger ausgeprägt ist. Im Grunde genommen ist dies auch nicht anders zu erwarten, da sich die zuletzt angeführten Arten lange nicht so sehr durch gedrunghenen Wuchs und sich dicht deckende Blätter auszeichnen, wie die beiden ersteren. Die Streckung der Stengelglieder geht also offenbar hervor aus einem Bestreben der Pflanze, der Transpiration äusserlich möglichst wenige Hindernisse entgegenzusetzen und daher die bei ihr vorhandenen, früher zweckentsprechenden, aus dem Wege zu räumen.

Causal ist diese Erscheinung vielleicht aufzufassen als die Folge einer Turgorsteigerung in den Zellen des Stengels. Bei der Uebertragung in feuchte Luft wird plötzlich die Transpiration ganz bedeutend herabgedrückt; infolge dessen stockt der Saftstrom, und die noch wachstumsfähigen Theile, also vornehmlich die jüngeren Internodien, geben dem durch den gesteigerten Turgordruck ausgeübten Reiz durch Streckung ihrer Elemente nach. Natürlich wird diese Verlängerung um so auffälliger sein, je weniger Zellelemente auf den Querschnitt fallen, also am deutlichsten bei den dünnstengeligen Formen (*Sedum dasyphyllum*), am wenigsten bei denjenigen mit dickerem Stengel (*S. dendroideum*). Interessant ist übrigens, dass die Streckung der Internodien nur während einer gewissen Zeit vor sich geht, offenbar nur so lange, als die daran sitzenden Blätter noch mehr oder weniger Form und Struktur der gewöhnlich ausgebildeten haben, während zugleich mit dem neu auftretenden

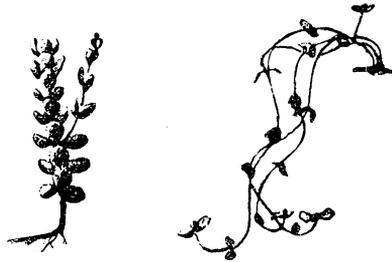


Fig. 8. *Sedum dasyphyllum*. Normal und bei Cultur im feuchten Raum.

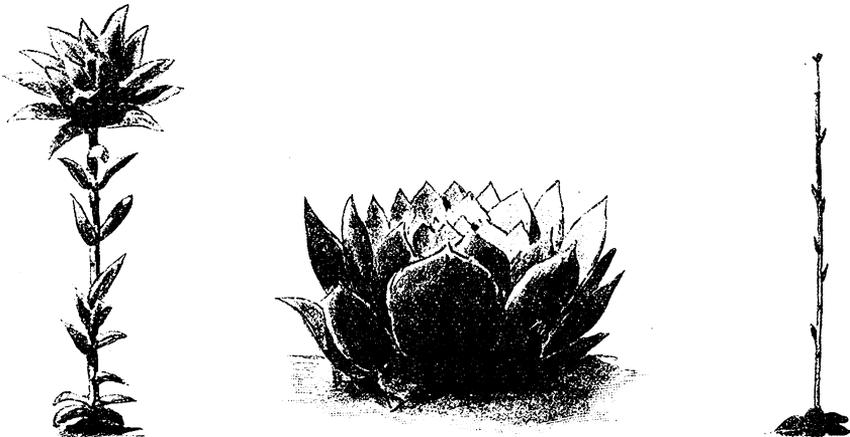


Fig. 9. *Sempervivum assimile*, 1. normal, 2. nach längerem Aufenthalt im feuchten Raum, 3. im feuchten, verdunkelten Raum gewachsen.

veränderten anatomischen Bau des Blattes das sich bildende Internodium wieder geringere Dimensionen beibehält, ohne freilich je wieder bei der ursprünglichen stehen zu bleiben. So ist z. B. die Länge des Internodiums bei *Sedum altissimum* unter normalen Verhältnissen 1—3 mm; nach kürzerem Aufenthalt in feuchter Luft beträgt sie 4—10,

nach längerem  $2\frac{1}{2}$ —5 mm. Sehr auffallend ist dieses Verhalten auch bei *Sempervivum assimile*, das in der ersten Zeit nach Einwirkung des veränderten Mediums lange, normal beblätterte Sprosse treibt, die einige Aehnlichkeit mit den Ausläufern oder mit den dickschäftigen Blüthenträgern zeigt. Erst nach längerer Zeit wird dann an der Spitze dieses Zweiges wieder eine eigentliche Blattrosette ausgebildet, die sich von den gewöhnlichen nur durch ihren lockeren Wuchs, die meist ausgebreiteten Blätter und Form und Bau dieser Organe unterscheidet (Fig. 9).

Dieses Auswachsen der Stengelglieder, wie es auch im Dunkeln stattfindet, wird von Palladin (90) dadurch zu erklären gesucht, dass, während im Licht die grünen Blätter stärker transpiriren als der Stengel und sich infolge der dadurch bedingten räschen Stoffzufuhr besser entwickeln, im Dunkeln hinwieder dieser Farbenunterschied seine physiologische Bedeutung und Wirkung verliere und darum der Stengel, der eine grössere Oberfläche habe (?), stärker transpirire und den Blättern das Wasser vorwegnehme. Diese Erklärung steht aber an und für sich schon auf sehr schwankenden Füßen und wird durch die oben angeführte Thatsache, dass dieselbe Erscheinung im feuchten Raume auch im Licht eintritt, vollends als unhaltbar erwiesen. Auch eine direkte Wirkung des Lichtes scheint hier ausgeschlossen zu sein. Erstens war die Aufstellung der Glaslocken für meine Versuche so gewählt, dass sie in Beziehung auf Beleuchtung möglichst dem Standort der Controllpflanze entsprach, in gedämpftem, aber hellem Tageslicht; zweitens aber stellte ich zur Entscheidung der Frage noch gleichzeitige Versuche im Dunkeln und in stark gedämpftem Lichte an. Es zeigte sich, dass zwar thatsächlich auch durch Lichtmangel dieselbe Erscheinung hervorgerufen wird, dass aber die Pflanzen viel längere Internodien ausbildeten, wenn sie nicht nur in schwachem Licht, sondern gleichzeitig auch in feuchter Luft gezogen werden. Zum Vergleich diene folgende kleine Tabelle:

Tabelle 2. Entwicklung der Stengelglieder von *Sedum dasyphyllum* bei verschiedener Feuchtigkeit und verschiedener Lichtstärke.  
Länge in mm nach 14 Tagen.

$1\frac{1}{2}$ m vom Fenster		5 m vom Fenster	
in freier Luft	unter Glocke	in freier Luft	unter Glocke
3—6	6—14	5—8	10—20

Zu dem ist zu beachten, dass bei den meisten Culturen im Dunkeln zugleich auch ein mehr oder weniger feuchter Raum geschaffen wird, indem dazu meist übergestülpte Blechkapseln benützt werden oder Dunkelschränke, die auch rascher dampfgesättigt sind als ein grösserer freier Raum. Es ist daher überhaupt wahrscheinlich, dass der Lichtentzug hier in erster Linie auch durch die damit verbundene Transpirationsverminderung, Spaltenschluss und unvollständige Ausbildung der Stomata wirkt, so dass also nur ein kleiner Rest auf Rechnung einer direct physiologischen Lichtwirkung zu bringen wäre. Zu einer ähnlichen Ansicht gelangt schliesslich auch Palladin (90) indem er sagt: Der Umstand, dass Keimpflanzen, auch wenn sie im Lichte gewachsen sind, an etiolirte Pflanzen erinnern, spricht gegen die Annahme, dass die Abwesenheit des Lichtes die Veränderungen bedinge, oder dass das Licht einen directen Einfluss auf das Wachsthum habe. Vielmehr wirke es zum grössten Theil nur dadurch, dass es die Transpiration erhöht und die Schnelligkeit des Wachsthums hemmt. Kraus (78) nimmt hinwieder nur eine das Wachsthum verzögernde Wirkung des Lichtes als Erklärungsprinzip; doch spricht auch Wiesner (89) die Ansicht aus, dass diese Wachsthumshemmung in letzter Linie auf die gesteigerte Transpiration zurückzuführen sei, die den Turgor herabsetze und wohl auch Plasmaveränderungen hervorrufe. Experimentell suchte dies Vesque (84) nachzuweisen, indem er Pflanzen im Dunkeln unter dem Einfluss strahlender Wärme zog, so dass die Transpiration derjenigen im Licht entsprach. In der That erhielt er in Beziehung auf die Ausbildung der Organe den normalen ähnliche Individuen. Immerhin ist zu einer normalen Entwicklung der Pflanze das Licht unbedingt nöthig, denn, wie Batalin (71) nachwies, findet das Wachsthummaximum nicht in vollständiger Dunkelheit, sondern bei schwachem Lichte statt, während nach diesem Autor im Dunkeln die Zelltheilung im Blatt gar nicht zu Stande kommt. Prantl (73) bestritt hinwieder die Richtigkeit dieser letztern Beobachtung. Er sucht den Grund des kümmerlichen Wachsthums der Blätter im Dunkeln einfach in einem anormalen Zustand dieser Organe, welcher wahrscheinlich von dem Mangel an gewissen Stoffen herrühre, zu deren Erzeugung das Licht unbedingt nothwendig sei. Wir werden also nicht fehlgehen, wenn wir diese letztere Auffassung für das Kleinbleiben der grünen Blätter und Herabsetzung der Transpiration für das Auswachsen der Stengelglieder geltend machen. Da also zwei der wichtigsten Functionen der Pflanze, Assimilation und Transpiration, infolge des Lichtmangels nicht oder nur ungenügend

verrichtet werden können, so haben wir allen Grund, das eigentliche Etiollement als eine krankhafte Erscheinung anzusehen.

Zugleich mit dieser Streckung der Internodien geht noch eine andere äussere Veränderung vor sich. Bei allen untersuchten Arten zeigte sich nämlich, dass die Blätter ihre Lage gegenüber dem Stengel in folgender Weise veränderten. Als Beispiel diene hier *Sedum altissimum*. Während bei dieser Pflanze gewöhnlich die Blätter in sehr spitzem Winkel zum Stengel orientirt sind und sich so gegenseitig bedecken, beginnen sie sich nach längerem Aufenthalt in feuchter Luft von einander zu entfernen, nehmen eine wagrechte Lage ein und biegen sich zuletzt sogar ganz beträchtlich nach der Basis des Stengels zurück. Diese Erscheinung wird bekanntlich als *Epinastie* bezeichnet und hat allem Anschein nach denselben Zweck wie die oben beschriebene Streckung der Stengelglieder. Auch sie beruht jedenfalls auf einer Wachstumserscheinung und zwar einem einseitigen Wachstum der Blattoberseite, wie dies durch Messungen leicht nachzuweisen ist. Warum es gerade die Ober- und nicht die Unterseite ist, dafür kann ich keinen stichhaltigen causalmechanischen Grund geltend machen, nur so viel leuchtet ein, dass der dadurch erreichte Effect ein zweckmässiger ist, indem die weiter auseinandertretenden Blätter leichter transpiriren und zugleich auch die reichlich (bei *Sempervivum* sogar mehr als die Unterseite) mit Spaltöffnungen versehene Oberseite der freien Atmosphäre darbieten können. Es interessirte mich übrigens zu untersuchen, ob thatsächlich nur die Oberseite der Blattbasis einer solchen nachträglichen Ausdehnung fähig sei. Ich brachte daher eine schon epinastisch gewordene Blattrosette von *Sempervivum assimile* in einen durch Schwefelsäure trocken gehaltenen Raum und beobachtete, dass nun die Blätter wieder eine Rückwärtsbewegung machten und sich enger aneinander schlossen. Es könnte dies zwar auch auf einer Turgorverminderung der Zellen der Blattoberseite beruhen, doch liegt keine Veranlassung vor, hier nicht auch umgekehrt ein Wachstum der Unterseite anzunehmen. Eine geotropische Krümmung ist bei diesen Vorgängen ausgeschlossen, da bei Versuchen an umgekehrten Rosetten die Ergebnisse ganz dieselben waren. Man kann übrigens diese Erscheinung auch in der Natur beobachten, indem die Blätter von *Sempervivum* bei feuchter Witterung sich von einander entfernen, um bei trockener wieder enger aneinander zu schliessen. Erst wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, verlieren sie die Fähigkeit, in dieser Weise auf die äusseren Einflüsse zu reagiren und bleiben dann meist nach unten gebogen in der Stellung, die sie entweder zuletzt

selbst einnahmen oder in die sie durch die noch sich krümmenden Blätter gebracht wurden.

Epinastie sowohl als Verlängerung der Stengelglieder ist schon vielfach beobachtet und besprochen worden. So hat Wiesner (91) nachgewiesen, dass sich nicht alle Pflanzen gleich verhalten, indem die einen sowohl im feuchten Raum als im Dunkeln Stengelglieder ausbilden (*Sempervivum tectorum*), die andern weder im Etiolement noch im feuchten Raum (*Plantago media*), andere nur durch Etiolement und andere nur durch Cultur in feuchter Atmosphäre dazu gebracht werden können (*Taraxacum officinale* resp. *Capsella bursa pastoris*). Die Epinastie dagegen tritt fast stets unter beiden Bedingungen ein.

Während sich diese Beobachtungen auf das Verhalten der beim Uebergang in das veränderte Medium schon mehr oder weniger ausgebildeten Organe bezogen, fassen wir nun diejenigen Unterschiede ins Auge, durch welche sich die

erst in feuchter Luft neugebildeten auszeichnen. Dass auch hier noch die Internodien verhältnissmässig länger als bei den normalen Pflanzen sind, habe ich schon oben angedeutet. Interessant sind nun aber die Formveränderungen des Blattes. Bei *Sedum altissimum* und *S. dendroideum* fällt namentlich

auf, dass die vorher besonders bei der ersteren Art äusserst succulenten Blätter viel flacher geworden sind. Die dicken, walzenförmigen Gebilde des gewöhnlichen *S. altissimum* haben im Querschnitt flachovalen Organen Platz gemacht, die sich ausserdem von jenen noch durch grössere Länge und hellere Farbe unterscheiden. Bei *S. dendroideum* ist man beinahe im Zweifel, ob man das in feuchter Luft gebildete Blatt als succulent bezeichnen darf (Fig. 10, I). Hier fällt besonders auch auf, dass die grösste Breite des Blattes gegenüber den gewöhnlichen Verhältnissen stark nach vorn gerückt ist, mit andern Worten, dass sich die Anlage eines deutlichen Blattstiels erkennen lässt. *Sedum dasyphyllum* bildet statt seiner dicken fast kugeligen Blätter flache, aber noch ziemlich fleischige Gebilde aus, die ungefähr birnförmige Gestalt besitzen und ebenfalls beinahe einen Blattstiel unterscheiden lassen (Fig. 10, II). *Mesembryanthemum curviflorum* bleibt bei seinen dreikantigen Blättern, gibt denselben aber eine viel grössere Länge (7,5—10 statt 5—8 cm)

Flora 1900.

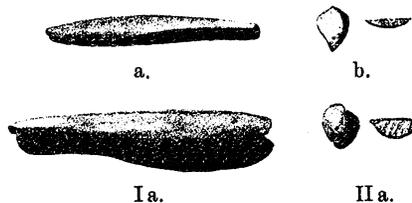


Fig. 10. I. Blatt von *Sedum dendroideum*, II. Blatt von *Sedum dasyphyllum*. a. Normal, b. feucht gewachsen.

und kleineren Querschnitt. Auch die Blätter von *Sempervivum* unterscheiden sich von den gewöhnlichen durch verhältnissmässig grössere Länge und kleinere Breite, sowie durch hellgrünere Färbung und Fehlen des Erythrophylls.

Es macht sich also allgemein die Tendenz geltend, die Succulenz zu vermindern und die Oberfläche zu vergrössern um eine möglichste Steigerung der Transpiration herbeizuführen. Auf die eigentlichen Ursachen dieser Erscheinung werde ich bei Besprechung der anatomischen Veränderungen zu reden kommen. Hier seien nur noch die zahlenmässigen Verhältnisse der Blattoberfläche zum Blattgewicht bei einigen der cultivirten Arten angeführt.

Tabelle 3. Grösse der Blattoberfläche bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Bezogen auf 1g Blattsubstanz, in  $\text{cm}^2$

bei	normal	ziemlich feucht	sehr feucht
<i>S. dendr.</i> . . . . .	10,0	18,2	22,7
<i>S. altiss.</i> . . . . .	13,5	30,8	—
<i>Semperv. ass.</i> . . . . .	11,1	—	27,0
<i>Echeveria stolonifera</i> . . . . .	9,52	17,5	
<i>Mesembr. curvifl.</i> . . . . .	12,8	16,1	

Die in der mittleren Reihe angeführten Werthe gelten für Pflanzen, die ohne weitere Bedeckung im Warmhause standen oder im Laboratorium nur mit einer Glasglocke bedeckt waren; die „sehr feucht“ gehaltenen Pflanzen waren im Warmhaus unter doppelter Glasglocke.

## 2. Veränderungen des anatomischen Baues.

Wie nach den eben beschriebenen äusseren Veränderungen zu erwarten war, zeigte sich nun auch bei mikroskopischer Untersuchung der in feuchter Luft gewachsenen Pflanzentheile eine recht bedeutende Abweichung von den entsprechenden Verhältnissen bei den normal gezogenen. Um genauere Vergleichen zu ermöglichen, nahm ich auf Längs-, Quer- und Flächenschnitten genaue Messungen vor, aus welchen sich die Schlüsse viel objectiver ableiten liessen als durch bloss oberflächliche Vergleichung. Ich setze daher zunächst einige Beispiele dieser Messungen in Tabellen hin.

Die Einheit der hier angeführten Mittelwerthe ist bei den mit (a) bezeichneten =  $2,5\mu$ , bei den mit (b) =  $6,8\mu$  und bei denjenigen mit (c) =  $15\mu$ . Ich unterlasse es, diese Zahlen selbst umzurechnen, da

es einerseits nur auf den Vergleich der entsprechenden Werthe ankommt und andererseits die so erhaltenen grossen Zahlen für Tabellen unbequem wären und auch eine der Wirklichkeit nicht entsprechende Genauigkeit vortäuschen würden. Die Anzahl der Spaltöffnungen wird ausgedrückt durch die Menge der im Gesichtsfeld der schwächsten Vergrösserung. (c) = ca. 3 mm<sup>2</sup> sichtbaren Stomata.

## A. Dimensionen der Epidermiszellen.

### 1. Querschnitt.

Tabelle 4.

	Blatt (a)				Stamm (b)		Cuticula d. Blattes (a)		
	S. dendr.	S. altiss.	Crass. port.	Mes. curv.	S. dendr.	Crass. port.	S. dendr.	S. altiss.	Semp. a.
Normal . . . . .	18×8	30×14	11×7	13×9	10×2,5	7×3,5	1,3	1,7	1,8
Feucht i. Laborat.	27×12	18×8			10×4,5		0,7	0,8	0,7
Warmhaus, Sand	25×12	27×8	13×6	23×11		7×10	0,7	0,9	1
„ feucht, hell	22×10	25×14	16×7		12×6,5		0,5	0,7	0,7
„ „ dunkel	14×10				5,5×4,5		0,7		0,5
Zimmer, trocken	15×8						1		

### 2. Flächenschnitt.

Tabelle 5.

	Blatt (b)		Stamm (b)	
	S. dendr.	S. altiss.	S. dendr.	Crass. port.
Normal . . . . .	11×4,5	13×13	8×2,5	9×8
Feucht im Laborator. . . . .	13×7,5	13×13	12×8	
Warmhaus, Sand . . . . .	27×14	17×10	12×9	13×8
„ feucht, hell . . . . .	13×5	17×8,5		
„ „ dunkel . . . . .	22×8		22×5,5	
Zimmer, trocken . . . . .	7×3			

## B. Dimensionen der Schliesszellen.

### Flächenschnitt (a).

Tabelle 6.

	S. dendr.	S. altiss.	Mes. curv.
Normal . . . . .	12×7	12×9,5	18×12
Feucht im Laborator. . . . .	13×10	13×10	
Warmhaus, Sand . . . . .	11×9,5	11×9,5	26×19
„ feucht, hell . . . . .	12×9	12×9,5	
„ „ dunkel . . . . .	9,5×8,5		
Zimmer, trocken . . . . .	9×8		

28\*

C. Anzahl der Stomata.  
Flächenschnitt (c).

Tabelle 7.

	S. dendr.	S. altiss.	Crass. port.	Semp. a.	Mes. curv.
	Ob. Unt.				
Normal . . . . .	80 95	70 95	90 70	90 85	51
Feucht im Laborator. . . . .	105 120	75 80		60 55	22
Warmhaus, Sand . . . . .		55 65	160 130	80 70	
„ feucht, hell . . . . .	65 75	85 70	110 100	70 50	
„ „ dunkel . . . . .	30 10			35 45	
Zimmer, trocken . . . . .	5 30				

D. Parenchymzellen. Dimensionen.

1. Querschnitt.

Tabelle 8.

	Blatt (b)		Stamm (b)	
	S. dendr.	S. altiss.	S. dendr.	Crass. port.
Normal . . . . .	18 × 13	23 × 13	15 × 15	8 × 9
Feucht im Laborator. . . . .	9 × 9	10 × 10	14 × 14	
Warmhaus, Sand . . . . .	20 × 17	19 × 13		9 × 10
„ feucht, hell . . . . .	14 × 14	15 × 15	16 × 16	
„ „ dunkel . . . . .	5 × 5		7 × 7	
Zimmer, trocken . . . . .	22 × 10			

2. Flächenschnitt. Stamm (b).

Tabelle 9.

	Mes. curv.	S. altiss.
Normal . . . . .	28 × 13	15 × 14
Warmhaus, Sand . . . . .	50 × 11	23 × 9

E. Verhältniss der Dicke der Lamellenschicht zum  
übrigen Gewebe des Blattes.

Querschnitt.

Tabelle 10.

	S. dendr.	S. altiss.	Semp. a.
Normal . . . . .	1 : 2	10 : 9	13 : 16
Feucht im Laborator. . . . .	1 : 1	3 : 2	27 : 25
Warmhaus, Sand . . . . .	3 : 4	8 : 5	35 : 38
„ feucht, hell . . . . .	1 : 1	13 : 10	6 : 5
„ „ dunkel . . . . .	1 : 2,5		1 : 1
Zimmer, trocken . . . . .	2 : 3		
„ sehr trocken und dunkel . . . . .	1 : 4		

Betrachten wir zunächst die Epidermiszellen, so geht aus den Messungen in erster Linie hervor, dass die, allerdings schon im gewöhnlichen Zustand nur wenig verdickte Aussenwand derselben an Dicke noch einbüsst, wenn die Pflanze in feuchtem Raume wächst. Die übrigen Grössenverhältnisse dieses Gewebes differiren auf Querschnitten sehr stark. Wenn daher auch die Zahlen der einzelnen Rubriken, trotzdem sie Mittelwerthe darstellen, nicht ohne Weiteres unter einander zu vergleichen sind, so ergibt sich doch wenigstens bei *Crassula portulacea* und *Mesembryanthemum* sehr deutlich, dass, wie dies auch Kohl anführt, das Verhältniss zwischen Länge und Breite der Zellen zu Gunsten des Tangentialdurchmessers um so mehr verschoben wird, je feuchter die umgebende Luft war. An den Epidermiszellen des Stammes tritt schon im Licht, an denjenigen des Blattes aber nur im Dunkeln die umgekehrte Verschiebung ein, was aber wohl seinen Grund in der hiebei besonders begünstigten Längsstreckung der Zellen in der Richtung der Axe hat. Die Flächenansicht der Blätter lässt eine mehr oder weniger ausgesprochene allseitige Dehnung der Epidermiszellen erkennen.

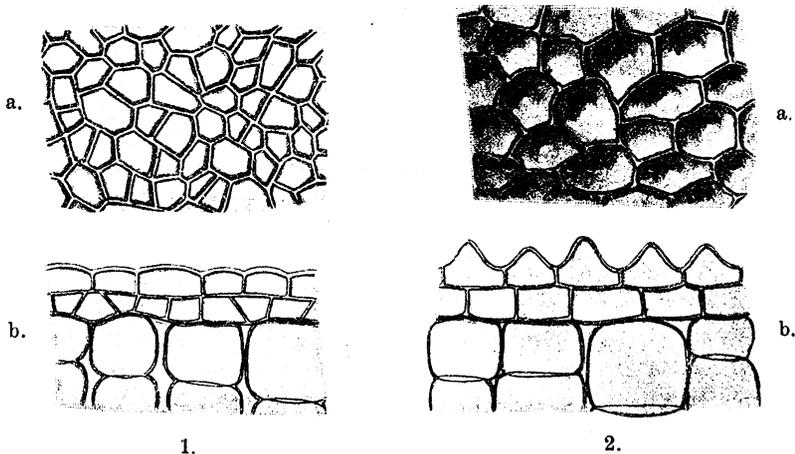
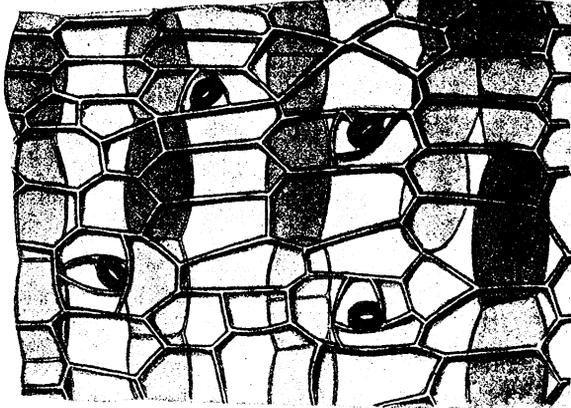


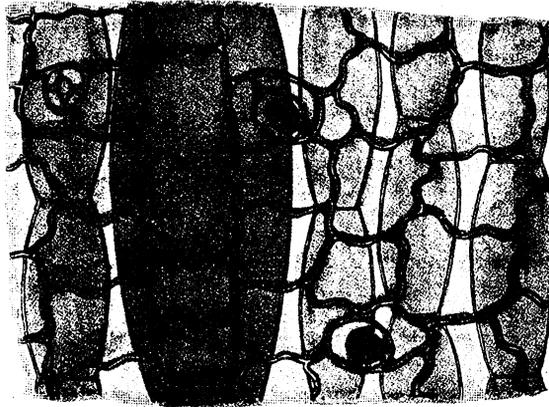
Fig. 11. *Crassula portulacea*. Epidermis. — 1. Normal. 2. Feucht gewachsen.  
a. Flächenansicht. b. Querschnitt.

Bevor ich zu den tiefer liegenden Geweben übergehe, ist hier noch eine Erscheinung zu erwähnen, die bei mehreren Arten in sehr auffälliger Weise zu Tage tritt. Wie die Mehrzahl der Fettpflanzen, besitzen nämlich auch die von mir untersuchten Arten, mit Ausnahme etwa von *Sedum dasyphyllum*, gerade Epidermiswandungen. Diese Verhältnisse ändern sich nun aber, wenn die Pflanzen in feuchter Luft

gezogen werden. Sowohl *Sedum dendroideum* als *Sempervivum assimile* (Fig. 12) bilden nämlich nunmehr stark gewellte Wände aus. *Crassula portulacea* verhält sich insofern etwas anders, als es nicht nur die Radialwände etwas fältelt, sondern bei den meisten Zellen auch die Aussenwand papillenartig vorstülpt, so dass die mikroskopische Flächenansicht Aehnlichkeit mit der eines papillenbesetzten Blumenblattes erhält (Fig. 11).



1.



2.

Fig. 12. *Sempervivum assimile*. Epidermis. Flächenansicht.  
1. Normal, 2. feucht gewachsen.

In geringerem Grade macht sich die letztere Erscheinung auch bei *Mesembrianthemum* bemerkbar, das sonst gerade Radialwände beibehält. Die Wellung der Epidermiszellen wird oft auch bei Schattenblättern und auf der Blattunterseite von Pflanzen beobachtet, die sonst gerade Epidermiswände ausbilden; doch ist es offenbar verkehrt, hier

einen directen Einfluss des Lichtes suchen zu wollen, vielmehr wird gerade durch meine Versuche bewiesen, dass wir hier nichts anderes als eine Wirkung der verminderten Transpiration vor uns haben. (Ueber diese Erscheinung bei Schattenblättern vgl. E. Mer, 83.) Versuchen wir nun, uns die Sache causal zu erklären. Da die Epidermiszellen in Folge ihrer Lage in erster Linie von dem umgebenden Medium beeinflusst werden, so wird sich auch zuerst von allen Gewebeelementen in ihnen die schon von Kohl bei Culturen in feuchter Luft constatirte Tendenz geltend machen, die Wandungen zu vergrößern. Das Einfachste wäre nun ein Hervorwölben der äusseren Wand, der ja der geringste Widerstand entgegensteht — wir sehen dies in der That bei *Crassula* eintreten — oder eine radiale Streckung der Radialwände, wie sie auch überall in geringerem Grade zu constatiren ist. Warum nun aber gerade in tangentialer Richtung, also da, wo der Widerstand der grösste sein muss, die stärkste Dehnung zu erkennen ist, dafür vermag ich keinen causal-mechanischen Grund namhaft zu machen. Vesque (84) nimmt zur Erklärung der Fältelung eine durch Verdunstung hervorgerufene negative Spannung in der Zelle und gewisse Druckverschiebungen im Zellverbande an, doch ist die erstere bei den vorliegenden Versuchen offenbar nie vorhanden gewesen, und die letztere anzunehmen ist, abgesehen davon, dass dies willkürlich wäre, unnöthig, da bei einem Wachsthum der Seitenwände ohne gleichzeitige Vergrößerung der Ober- und Unterfläche nur Fältelung zu Stande kommen kann. Jedenfalls ist der Anstoss zu diesem Wachsthum eher in einem stärkeren als in einem verminderten Turgor zu suchen, obschon es andererseits unrichtig ist, wie dies Kohl thut, durch Turgorsteigerung schlechthin das Auswachsen der Zellen „erklären“ zu wollen. Auffallend ist nun aber, dass die Wellung um so intensiver eintritt, je mehr das Blatt von seiner Succulenz einbüsst, und dass umgekehrt bei mehr oder weniger gleich bleibender Succulenz die Papillenbildung eintritt (*Crassula* und *Mesembrianthemum*). Es scheint dieser Erscheinung also doch auch eine directe physiologische Bedeutung zuzukommen. Vesque (83) ist der Ansicht, dass Wellung die Epidermiszellen zur Wasserspeicherung geeigneter mache, da sie dann ihr Volumen leichter verändern könnten; doch ist diese Erklärung im vorliegenden Falle offenbar nicht am Platze. Auch die gewöhnliche Ansicht, dass Wellung der Wände ein Schutzmittel gegen tangential wirkende Kräfte sei, glaubte ich zuerst hier nicht anwenden zu können. Die oben angeführte Beobachtung, die sich auch bei Untersuchung normal gewachsener, verschieden succulenter Pflanzen

bestätigte, machte mir die Sache jedoch begreiflich. Stark succulente Pflanzen, wie Cacteen, Stapelien, *Crassula*, *Echeveria*, *Mesembryanthemum*, besitzen in der That stets gerade Epidermiswände, während nur schwach succulente, wie *Bryophyllum calycinum*, *Sedum Sieboldii* u. a. gewellte aufweisen. Je dünner das Blatt ist, desto mehr ist es genöthigt, sich durch Wellung der Radialwände gegen tangential wirkende Kräfte zu schützen. Dieser Schutz wird um so nothwendiger, je ärmer das Blatt sonst an mechanischen Elementen ist, was ja gerade bei den Fettpflanzen und in besonders hohem Grade bei den in feuchter Luft gezogenen der Fall ist. Dass im Dunkeln auch in sehr feuchter Atmosphäre die Wellung unterblieb, scheint lediglich auf den äusserst geringen Entwicklungsgrad der Blätter unter diesen Verhältnissen zurückzuführen zu sein, da auch im Licht die jungen Blätter diese Erscheinung noch nicht zeigen. Eine Bestätigung dieser Beobachtungen und deren Erklärung liefern auch die Untersuchungen von R. Anheisser (1900), welcher bei den meisten schattige Standorte vorziehenden einheimischen Gewächsen gewellte Epidermis in Verbindung mit dünner Blattspreite vorfand. Ganz möchte ich übrigens die Deutung von Vesque nicht verwerfen, vielmehr scheint sie mir gerade bei dem normalen *Sedum dasyphyllum*, das ausnahmsweise trotz seiner Succulenz gewellte Epidermiszellen besitzt, am Platze zu sein. Diese Pflanze musste ihre aus verhältnissmässig wenig Zellen zusammengesetzten Blätter ganz in den Dienst der Wasserspeicherung stellen und darum auch die Epidermis darnach ausrüsten.

Die Form der Spaltöffnungen ändert sich bei der Feuchtcultur nicht. Dass diese Apparate bei gleichzeitigem Aufenthalt der Pflanzen im Dunkeln rudimentär bleiben, ist jedenfalls allein auf Rechnung der Abwesenheit des Lichtes zurückzuführen, das auch nach früheren Untersuchungen zur Bildung der Stomata nothwendig ist, indem z. B. Mer (86) und Dufour (86) nachwiesen, dass Schattenblätter weniger Spaltöffnungen besitzen als Sonnenblätter. Die Anzahl variirt bei den einzelnen Species in scheinbar regelloser Weise. Während z. B. *Crassula* eine beträchtliche Zunahme bei Feuchtcultur aufweist (110—160 und 100—110 statt 90 resp. 70) bei ungefähr gleich bleibender Grösse der Schliesszellen, zeigt *Mesembryanthemum* eine Abnahme (19—23 gegenüber 50—52) bei Vergrösserung der einzelnen Apparate. Die *Sedum*- und *Sempervivum*-Arten zeigen, wenigstens in der ersten Zeit nach ihrer Verpflanzung, in feuchter Luft eher eine Abnahme der Anzahl der Stomata. Man darf aber bei der Beurtheilung dieser Thatsachen die oben erwähnte ausserordentliche Ober-

flächenvergrößerung nicht aus dem Auge lassen. Wenn daher auch durch die relative Streckung des ganzen Blattes und der einzelnen Elemente desselben die Spaltöffnungen auf gleicher Oberfläche im Vergleich zu den normalen Pflanzen weiter aus einander gerückt erscheinen, so muss man doch bedenken, dass dafür auf die gleiche Menge Blattsubstanz eine viel grössere Oberfläche kommt, so dass im Verhältniss zu ersterer die Anzahl der Stomata eine grössere sein wird. Nehmen wir z. B. *Sempervivum assimile*, so entfallen hier im normalen Zustand auf 1 g Blattsubstanz 11,1 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche, bei Cultur im feuchten Raum jedoch 27 cm<sup>2</sup>. Um die Anzahl der Spaltöffnungen, die auf dasselbe Blattgewicht kommen, zu erhalten, wären also die in der Tabelle angeführten Werthe noch mit 2,43 zu multipliciren, wodurch das Verhältniss gerade umgekehrt würde (normal 90 und 85, feucht 170 und 120). Bei einer derartigen Umrechnung wäre überall eine bedeutende Vermehrung der Schliessapparate zu finden, wo wenigstens nicht wie bei *Mesembryanthemum* derselbe Effect schon durch Vergrößerung derselben erreicht würde. Man ersieht aus diesen Betrachtungen, wie verkehrt es im Grunde ist, die Anzahl der Stomata immer nur auf die Oberflächeneinheit zu beziehen, während es doch gerade diese Organe sind, die den Gasaustausch der tiefer liegenden Gewebe ermöglichen. Bei der Transpiration kommt es nur auf den relativen Wasserverlust an; es ist aber klar, dass aus einem Gefäss, dessen Wände mit Löchern versehen sind, in einer bestimmten Zeit ein um so grösserer Bruchtheil des Inhaltes verloren geht, je kleiner der letztere ist. Bei dünnblättrigen Pflanzen mag die gewöhnliche Vergleichung noch statthaft sein, sobald wir es aber mit einem dickeren Blatte zu thun haben, werden die so erhaltenen Zahlen physiologisch ganz unverständlich. So schien es immer auffallend, dass die Succulenten, die doch sonst allgemein Xerophytencharakter tragen, so zahlreiche Spaltöffnungen aufweisen. Bezogen auf die Oberflächeneinheit ist dies in der That der Fall, nicht aber, wenn die Zahlen auf die Gewichtseinheit umgerechnet werden. Die in obigen Tabellen angeführten Zahlen stammen nun aber überdies von Messungen her, die an den ersten in feuchter Luft neugebildeten Blättern vorgenommen wurden. Bei späteren Zählungen nach halbjährigem Aufenthalt der Pflanzen in dem neuen Medium, waren die Verhältnisse noch ganz andere, indem nun meist schon bezogen auf gleiche Oberfläche eine grössere Anzahl von Stomata zu constatiren war. Es erklärt sich dies wohl daraus, dass zuerst unter dem Einfluss der feuchten Luft mehr nur die Epidermiselemente vergrössert

und dadurch die Spaltöffnungen aus einander gerückt wurden, während nach längerer Einwirkung derselben immer mehr solcher Apparate neu angelegt wurden. Bei *Mesembrianthemum* scheinen sogar auch die Schliesszellen nur in der ersten Zeit ausgedehnt worden zu sein, während spätere Messungen wieder Uebereinstimmung mit den normalen Verhältnissen ergaben bei grösserer Zahl.

Die Zählungen an den in feuchter Luft ausgewachsenen Blättern boten folgende Ergebnisse:

Tabelle 11. Anzahl der Spaltöffnungen nach halbjährigem Aufenthalt der Pflanzen in feuchter Luft.

Bei *Sedum dendroideum*:

	Gewicht des Blattes g	Oberfläche des Blattes cm <sup>2</sup>	Es entfallen		Es entfallen Spaltöffnungen			
			auf 1 cm <sup>2</sup> g	auf 1 g cm <sup>2</sup>	auf ca. 3 mm <sup>2</sup>		auf ca. 0,0034 g	
					Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
Normal . . . . .	1,54	13,3	0,116	8,63	100—110	90—100	100—110	90—100
Warmhaus, Sand	0,254	4,48	0,052	17,64	150—160	140—150	300—320	280—300
Feucht i. Labor.	0,17	3,64	0,047	21,4	160—170	110—120	400—425	270—295
Wrmh., fecht., hell	0,11	2,95	0,037	26,8	80—90	120—130	250—280	370—400

Bei *Sempervivum assimile*:

Normal . . . . .	0,625	6,44	0,097	10,3	90—100	60—70	90—100	60—70
Warmhaus, Sand	0,04	1,0	0,04	25,0	180—190	120—125	430—460	290—315
„ feucht, hell	0,033	0,88	0,036	26,6	160—170	120—130	420—450	310—340

Bei *Mesembrianthemum curviflorum*:

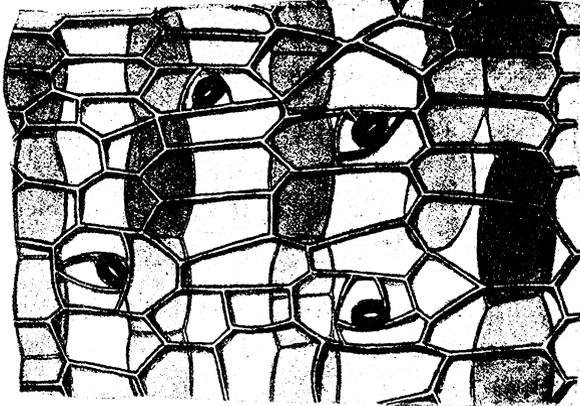
	Gewicht des Blattes g	Oberfläche des Blattes cm <sup>2</sup>	Es entfallen		Grösse der Stomata (a)		Es entfallen Stomata	
			auf 1 cm <sup>2</sup> g	auf 1 g cm <sup>2</sup>	L.	Br.	auf ca. 3 mm <sup>2</sup>	auf ca. 0,0035 g
Normal . . . . .	0,291	2,45	0,119	8,42	22—24	14—16	50	50
Warmhaus, Sand, älteres Blatt . . . . .	0,315	3,0	0,105	9,52	25—28	18—19	40	44
„ Sand, jünger. Blatt . . . . .	0,221	2,49	0,089	11,26	22—24	14—16	45	59
„ feucht, hell, mittleres Blatt . . . . .	0,151	2,2	0,068	14,6	22—24	16—20	40—42	68—71

Von weiteren Veränderungen an Elementen des Hautgewebes ist nur noch das Verhalten der Blattrandhaare bei *Sempervivum* zu erwähnen. Haare werden meist als Schutzmittel gegen zu grosse Transpiration aufgefasst. Es scheint, dass wir es auch hier mit derartigen Organen zu thun haben, deren Function sich jedoch darauf beschränkt,

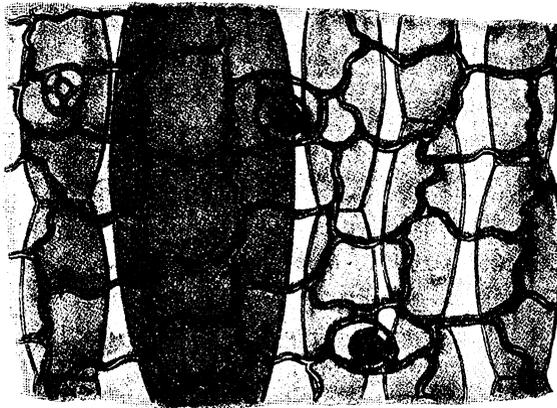
die noch unentwickelten, köpfchenförmig eng zusammenschliessenden Blättchen zu schützen, und die darum mit dem Oeffnen der Rosette werthlos werden. Diese Annahme wird durch die Beobachtung bestätigt, dass bei vollkommen entwickelten Blättern die Haare verdorren oder doch wenigstens keinen lebenden Inhalt mehr erkennen lassen. Es könnte nun auffallen, dass bei Feuchtculturen diese Gebilde, statt wie gewöhnlich nach Entwicklung des Blattes zu verkümmern, im Gegentheil sehr schön ausgebildet werden. Nicht nur entfielen nun auf 1 cm des Blattrandes ca. 60 statt wie gewöhnlich nur 30 Haare, sondern auch die einzelnen Trichome zeigten grössere Länge (0,4—0,9 mm gegenüber 0,3—0,5 mm) bei allerdings geringerer Breite (75—150  $\mu$  gegenüber 120—225  $\mu$ ) und geringerer Dicke der Wandungen (6—7,5  $\mu$  statt 12,5  $\mu$ ). Auch bei ganz entwickelten Blättern war hier die Plasmaströmung in diesen Gebilden noch zu beobachten; sie betrug 0,2—0,3 mm in der Minute. Causal lässt sich dies ja alles auf eine Turgorsteigerung als wachsthumauslösendes Agens zurückführen, während ich mir die Deutung folgendermaassen zurechtlege: Da der Vegetationspunkt der Semperviven sehr tief unter den jungen Blättern verborgen liegt, so wird die äussere Feuchtigkeit auf die Anlage der Trichome keinen Einfluss ausüben können; sind die Blätter aber etwas grösser geworden, so entledigen sie sich des nun hinderlichen Transpirationsschutzes so wie so durch frühzeitiges Entfalten der Rosette und benutzen nun gerade auch diese Organe, um durch sie ihre transpirirende Oberfläche zu vergrössern und die Wasserdampfabgabe zu erhöhen.

Wenden wir uns nun den Zellen des Mesophylls zu und betrachten zunächst die in radialen Reihen oder Lamellen angeordneten palissadenartigen Zellen. Es fällt dabei in erster Linie auf, dass diese Gewebeart im feuchten Raum viel mehr hervortritt und einen verhältnissmässig grösseren Theil des Querschnittes für sich in Anspruch nimmt (Tab. 10 E). Die Erklärung dieser Thatsache liegt wohl darin, dass zwar das fast allein der Wasserspeicherung dienende Grundgewebe, nicht aber die in erster Linie assimilirenden und stoffführenden Zellen entbehrlich geworden sind. Auch die einzelnen Elemente dieser „Palissaden“ scheinen in gewisser Hinsicht verändert. Bei ganz trocken gewachsenen Blättern von *Sedum dendroideum* verhält sich in ihnen der radiale Durchmesser zum tangentialen ungefähr wie 1:0,45, bei normalen wie 1:0,72, bei relativer Feuchtigkeit wie 1:0,85, bei hoher Feuchtigkeit wie 1:1 (vgl. auch S. 435). Eine ähnliche Reihe ergibt sich bei *Sedum altissimum*: 0,56, 0,68 und 1, während *Sempervivum* schon im gewöhnlichen Zustand fast kugelige Zellen hat, die aber in feuchter

Luft tangential näher rücken. Dies ist namentlich bei den der Epidermis zunächst liegenden sehr auffallend, indem die hier sonst nur kleinen Zellen jetzt nur wenig den tieferliegenden an Grösse nachstehen. Als allgemeines Charakteristikum der Veränderung auch an diesen Zellen gilt also das Bestreben einer tangentialen Streckung. Man ersieht daraus, woher in letzter Linie die so auffallende Ver-



1.



2.

Fig. 12. *Sedum dendroideum*. Flächenschnitt: Epidermis und oberste Parenchymlage. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.

größerung der Blattoberfläche in Beziehung auf den Inhalt abzuleiten ist: es sind die einzelnen Elemente des Blattes, die sich tangential strecken und so den gesammten Querschnitt des Blattes zu Gunsten des Längsdurchmessers verändern. Hierbei lässt sich zwar die allgemeine Thatsache der Dehnung mehr oder weniger causal-mechanisch

auf den Turgor als wachsthumfördernde Ursache zurückführen, während die specielle tangential Richtung desselben nur im Hinblick auf die *causa finalis*, den Zweck, vollständig verstanden werden kann. Bis zu einem gewissen Grade mag jedoch auch hier noch eine mechanische Erklärung gelingen: Da die *Crassulaceen* gewöhnt sind, zwischen den einzelnen Lamellen meist grosse Intercellularen anzulegen, so ist in der That in der tangentialen Richtung der Widerstand gegen die Ausdehnungstendenz der Zellen am geringsten, vorausgesetzt natürlich, dass jene Kanäle unter den neuen Verhältnissen überhaupt zuerst ausgebildet waren. Anders liegt jedoch die Sache bei den Zellen der Epidermis und bei Pflanzen ohne solche grosse längs verlaufende Hohlräume. Es ist einfach unmöglich, bei letzteren sowohl die tangentiale Ausdehnung als zugleich auch eine Erweiterung der Intercellularen, die bei manchen statthaben soll (vgl. auch Stahl 83), lediglich

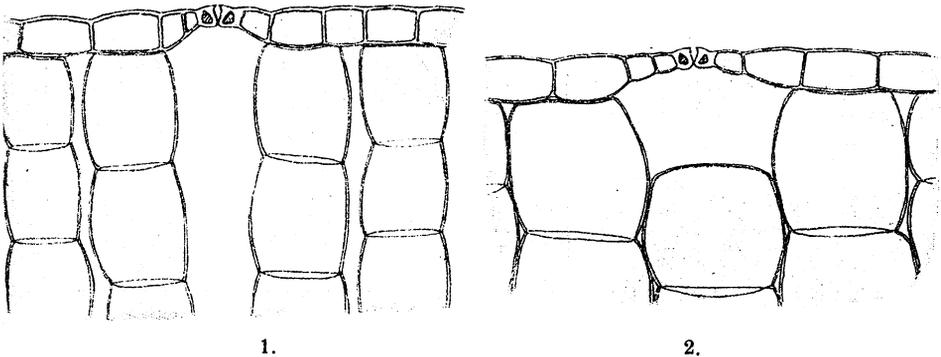


Fig. 13. *Sedum dendroideum*. Querschnitt. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.

durch Wirkung einer Turgorsteigerung zu „erklären“, wie dies Kohl meint. So lange man noch einen triftigen, einfach mechanischen Grund für die Flächenausdehnung hat, so lange ist eine Erweiterung der Intercellularen ausgeschlossen, weil eben diese allein einen Grund für die erstere Veränderung abgeben könnten. Bei meinen Versuchspflanzen wurden indess, wie schon bemerkt, die Intercellularen verengt. Während dieselben gewöhnlich bei *Sempervivum assimile* unmittelbar unter der Epidermis 40—80  $\mu$  breit waren, zeigte sich in feucht gewachsenen zwischen den einzelnen Lamellen nur ein Zwischenraum von 7—20, höchstens 35  $\mu$  (Fig. 12). Doch auch dies lässt sich wieder teleologisch deuten. Mit der Verflachung des Blattes werden diese weiten Kanäle, deren Function ich hauptsächlich in der Zuleitung der Gase zu den tiefer liegenden Geweben und in der Aufspeicherung

derselben vermuthet, in der That überflüssig. Dementsprechend sehen wir, dass die sonst äusserst grosse Athemhöhle der Stomata, die eben einfach einem solchen interlamellaren Gang entsprach, reducirt wird, indem die Zelllamellen sich bis nahe unter die Spaltöffnung zusammenlegen und nur einen kleinen, mehr tangential gestreckten Raum übrig lassen (Fig. 13).

Die Zellen des Wasserparenchyms zeigen keine auffallenden Veränderungen. In Beziehung auf das Chlorophyll ist zu erwähnen, dass die Körper in feuchter Luft stets grössere Dimensionen annehmen als in trockener, wie dies auch Kohl mittheilt.

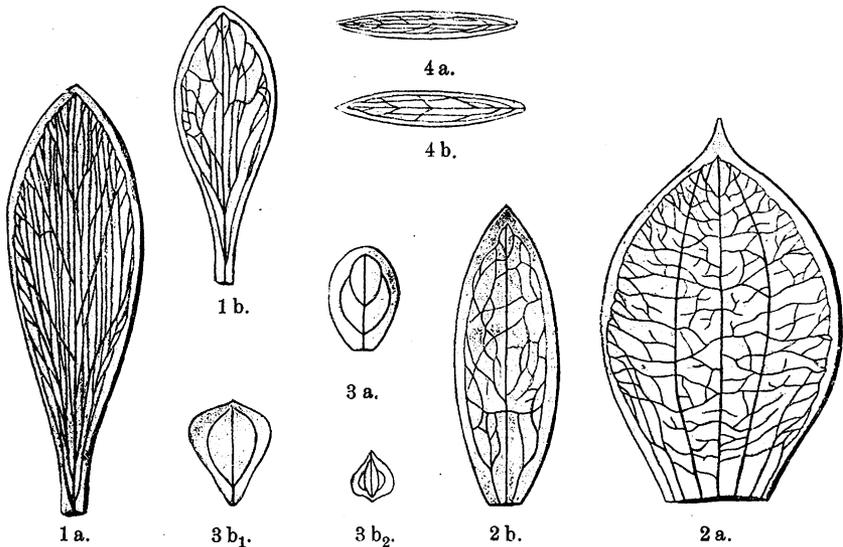


Fig. 14. Gefässbündelverlauf bei 1. *Sedum dendroideum*, 2. *Sempervivum assimile*, 3. *Sedum dasyphyllum*, 4. *Sedum altissimum*; a. normal, b. feucht gewachsen.

Zu weitem Erörterungen gibt dagegen die Nervatur des Blattes Anlass. Durch frühere Versuche war schon bekannt, dass Feuchtigkeit die Gefässbildung vermindert. Meine Experimente bestätigten diese Beobachtung ganz allgemein. Ich bemerkte jedoch, dass in erster Linie nicht die einzelnen Gefässelemente viel schwächer ausgebildet sind, sondern vielmehr eine geringere Anzahl angelegt wird. Die Blattnerven erscheinen daher stets viel dünner. Doch nicht nur die Zusammensetzung der Leitbündel wird verändert, sondern auch ihr Verlauf.

Entsprechend der grösseren Flächenausdehnung des Blattes sieht man auf den in Alkohol und Chloralhydrat durchsichtig gemachten

Blättern, dass die primären Nervenzweige meist in einem stumpferen Winkel an den Mittelnerv ansetzen, oder dass überhaupt die Anzahl der Verzweigungen eine geringere ist. Ein sehr typisches Beispiel liefert *Sedum dasyphyllum* (Fig. 14, 3). Gewöhnlich entspringen bei dieser Pflanze aus dem Blattspurstrang an der Basis und ungefähr in der Mitte des Blattes je ein Paar von Seitennerven, die sich weiter oben an einander legen und an der Spitze mit dem Hauptnerv vereinigen. In den feucht gewachsenen Blättern sieht man nur das eine an der Basis entspringende Paar ausgebildet. Tritt hier überhaupt noch weitere Verzweigung ein, so ist es ein sekundärer, aus der ersten Abzweigung entspringende Seitenbogen, welcher die breiteste Stelle des Blattes durchzieht. Bei *Sedum dendroideum* sind hauptsächlich die längsverlaufenden Nerven stark reducirt, ebenso bei *Sempervivum*. Es ist diese Erscheinung namentlich auch darum zu betonen, weil schon öfters Versuche gemacht wurden, die Blattnervatur systematisch zu verwerthen. Diese Beobachtung dürfte nämlich zeigen, wie vorsichtig man dabei sein muss. So hat z. B. J. Hoffmann (96) die *Sempervivum*-Arten nach der Blattnervatur gruppirt und dabei drei Abtheilungen aufgestellt:

1. Ein Hauptgefässbündel und zwei getrennt eintretende Nebengefässbündel,
2. ein Hauptgefässbündel und zwei tief im Blatt entspringende Nebengefässbündel,
3. ein Hauptgefässbündel und mehr als zwei Nebengefässbündel.

Nach meinen Versuchen (vgl. Fig. 14, 2) müsste also ein und dieselbe Species sowohl in die erste als in die dritte Gruppe gebracht werden, je nachdem sie in feuchter oder trockener Luft gewachsen war. Auch die anderen von Hoffmann angewandten Eintheilungsprinzipien sind im höchsten Grade ungeeignet, nämlich die Anzahl der Spaltöffnungen, wie aus den obigen Mittheilungen hervorgeht, und das Vorhandensein von Gerbstoff in kleinerer oder grösserer Menge, worauf ich noch zu sprechen kommen werde. Man begreift es daher vollkommen, wenn D a s s o n v i l l e (98) auf Grund seiner Untersuchungen über den Einfluss der Mineralsalze auf die Struktur der Pflanze zu dem Schlusse gelangt; wie man das Gasvolumen auf 0° und 760 mm Quecksilberdruck reducirt, sollten eigentlich auch die anatomischen Merkmale der Pflanze stets auf festgesetzte Normalverhältnisse bezogen werden.

Ueber den Stamm ist nur wenig zu sagen. Auf Querschnitten zeigen hier die Epidermiszellen eher eine Vergrößerung der Radial-

wände. Dieses abweichende Verhalten kommt aber lediglich daher, dass die tangentielle Streckung, die thatsächlich auch hier vorherrscht, weit mehr in der Richtung der Axe vor sich geht und also nur auf Längsschnitten zu sehen ist. Auch primäre Rinde und Mark verlängern ihre Zellen bedeutend. Die Anzahl der Gefässbündel bleibt dieselbe, nur die Menge der Gefässe ist stark reducirt.

Die Hauptresultate der anatomischen Untersuchung lassen sich also in folgendem Satz zusammenfassen: In feuchter Luft wird der Durchmesser der Zellen des Blattes, d. h. der assimilirenden und am stärksten transpirirenden Organe in der Weise gedehnt, dass dadurch die mit der Luft direct communicirende Oberfläche vergrössert wird. Bei den Zellen des Stengels findet diese Dehnung hauptsächlich in der Richtung der Axe statt.

### 3. Veränderung der Zusammensetzung.

Bei Einschränkung der Transpiration, wie sie die Cultur in feuchtem Raum mit sich bringt, wird in erster Linie eine Veränderung des Wassergehaltes des pflanzlichen Gewebes zu erwarten sein. In der That finden wir dies durch die Versuche bestätigt. Bei gewöhnlichen Exemplaren von *Sedum dendroideum* fand ich 94,5—95,6 %, bei in feuchter Luft gezogenen 96,2—97,7 % Wasser. Das spezifische Gewicht der letzteren ist grösser als das der normalen Pflanze. Ich benutzte zur Bestimmung derselben eine Westphal'sche Waage und erhielt durch rasches Eintauchen eines Blattes in Alkohol von bekannter Dichtigkeit für die feucht gewachsenen das spezifische Gewicht 0,985, für die normalen 0,967. Diese relativ grosse Differenz dürfte wohl in erster Linie von der geringern Weite und Ausdehnung des Intercellularsystems herrühren. Trockengewicht und Aschengewicht sind bei den kultivirten Pflanzen geringer. (Vergl. Schloesing 69, Sorauer 75; für etiolirte Pflanzen: Detmer 74, für Schattenblätter: Lamarlière 92.)

Tabelle 12. Wassergehalt, Trockensubstanz und Aschengewicht der normalen und feucht gewachsenen Pflanzen.

*Sedum dendroideum.*

Auf 100 g Frischgew.	Wasser	Trocken- subst.	Asche	Fester Rückstand des eingedampften Zellsaftes
normal . . . . .	94,5	5,5	1,39	2,4
feucht . . . . .	97,7	2,3	0,33	1,6

Die beigegefügte Tabelle zeigt, dass diese Verhältnisse nicht nur von der geringern Dicke der Zellwand herrühren, sondern dass auch die im Zellsaft gelösten Substanzen daran betheiligt sind, indem auch der Rückstand des ausgepressten, abfiltrirten und eingedampften Pflanzensaftes geringer war. Es ist in der That leicht einzusehen, dass bei der im Verlauf der Entwicklung verminderten Transpiration die Wassercirculation eine langsamere, und daher auch die Menge der mit dem Wasser aus dem Boden aufgenommenen Mineralsalze eine kleinere sein muss.

Auch die Säuremenge ergab sich bei den feucht gewachsenen Pflanzen sowohl Abends wie Morgens als eine geringere. Ich bestimmte dieselbe durch Titriren mit 1<sup>o</sup>/<sub>100</sub> Kalilauge und Phenolphthalein als Indicator, wobei bei den nicht schleimhaltigen Versuchspflanzen die Färbung stets sehr rasch eintrat. Natürlich waren diese vor dem Zerreiben der Pflanze und dem einstündigen Erwärmen des Saftes bei 80° (zur Vertreibung der Kohlensäure) 24 Stunden lang unter ganz gleichen äusseren Bedingungen (abgesehen von der Feuchtigkeit) gehalten worden.

Ich erhielt z. B. folgende Zahlen:

Tabelle 13. Säuregehalt bei normaler und bei feucht gewachsener Pflanze. Morgens 9 Uhr.

*Sedum dendroideum.*

	Gewicht	Kalilauge- verbrauch ccm	Verbrauch bez. auf 10 g; ccm
normal . . . .	12,11	34,6	28,8
feucht gew. . . .	2,69	2,7	10,0

Es stimmt mit diesem Ergebniss vollständig überein, wenn Aubert (91) auf Grund seiner Versuche zu dem Satze gelangt: je fleischiger eine Spezies ist, desto reicher ist sie an freier Säure; wir haben es ja hier bei den in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen mit weniger succulenten Gebilden zu thun. Auch widerspricht dem nur scheinbar, wenn Warburg (86—88) anführt, dass in feuchter Luft die Säurezersetzung eine geringere sei als in trockener, was er auf den mit der verminderten Transpiration verbundenen geringeren Gasaustausch zurückführt. Dieser Forscher operirte ja nur mit normalen Pflanzen, während hier, nach dem langen Aufenthalt in feuchter Luft, die Säurebildung überhaupt eine ganz andere geworden war und zwar offenbar auch infolge des verlangsamten Gasaustausches und wohl

auch des veränderten Bedürfnisses (vergl. de Vries 79) eine schwächere. Man kann daher von vornherein erwarten, dass auch die Schwankungen im Säuregehalt, welchen von Mayer, de Vries, Kraus und Warburg so eingehende Untersuchungen gewidmet waren, bei den feucht wachsenden Pflanzen in engeren Grenzen vor sich gehen werden als sonst, wie ich dies auch durch Versuche bestätigt fand.

Auch von anderen Produkten der Kohlensäureassimilation werden wir geringere Mengen vorfinden, da auch auf ihre Erzeugung die Beeinträchtigung der Luftcirculation hindernd wirken musste. Oder bedeutet vielleicht die so auffällige Vergrößerung der Chlorophyllkörner ein Mittel, das durch möglichst vollständige Ausnützung der zuströmenden Kohlensäure den Schaden der langsamen Gasbewegung compensiren soll? Leider war es mir unmöglich, diese Vermuthung durch Vergleichung der Stärkebildung (Sachs'sche Jodprobe) auf ihre Richtigkeit zu prüfen, da einerseits die einmal gebildete Stärke

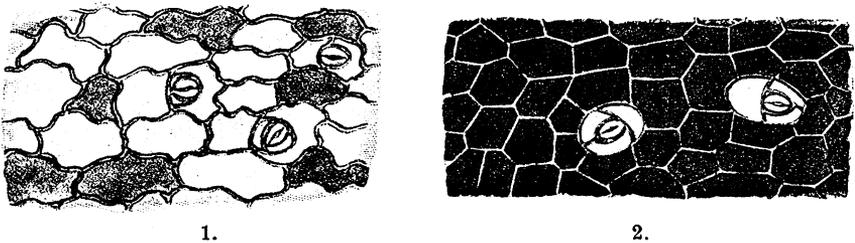


Fig. 15. *Sedum altissimum*. Epidermis nach Behandlung mit doppeltchromsaurem Kali. — 1. Normal, 2. feucht gewachsen.

namentlich in den feucht gezogenen Pflanzen im Dunkeln äusserst langsam verschwand, und andererseits die Blätter derselben wegen der bedeutend verminderten Succulenz zur Vergleichung mit den normalen ganz untauglich geworden waren. Immerhin war es interessant zu beobachten, dass die Chlorophyllkörner namentlich in der ersten Zeit nach der Versetzung der Pflanzen in feuchte Umgebung durch ihre Grösse auffielen, während sich später, nachdem durch die anatomischen Veränderungen die Bedingungen für den Gasaustausch, wie wir sehen werden, günstigere geworden waren, die Differenz gegenüber den normalen Pflanzen viel weniger bemerkbar machte. Im Kapitel über das physiologische Verhalten komme ich auf die Assimilation noch eingehender zu sprechen.

Was die besonderen Bildungsstoffe anbelangt, so ergab die Prüfung auf Gerbstoff ebenfalls, dass die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Pflanzen viel ärmer an diesem Körper waren als die normalen. Schon

der mikrochemische Nachweis liefert ganz auffallende Unterschiede bei allen von mir cultivirten Arten, indem sowohl die Menge des Gerbstoffes in den einzelnen Zellen, als auch die Anzahl der überhaupt gerbstoffführenden Elemente kleiner ist (vgl. Fig. 15). Das Stämmchen von *Sedum dendroideum* zeigt auf Querschnitten gewöhnlich  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  aller Zellen als mit Gerbstoff versehen, in feuchter Luft sind es im Ganzen nur etwa 20. Dementsprechend ergab auch hier die Titirung mit Chamaeleon nur 0,75 mg auf 1 g Trockengewicht, gegenüber 15 mg im normalen Blatt.

Auch die übrigen charakteristischen, im ersten Theil dieser Arbeit angeführten Niederschläge mit Kalilauge, dem Lindt'schen Reagens, sowie die Eiweissproben ergaben durchweg viel weniger intensive Reactionen (vgl. auch Palladin 91).

Es lässt sich auch daraus wieder ersehen, wie vorsichtig man bei vergleichenden anatomischen Untersuchungen irgend welcher Art in Beziehung auf die Berücksichtigung der Feuchtigkeitsverhältnisse sein muss, da diese ausserordentlich tief in das ganze Leben des Organismus eingreifen. Gruppierung der *Sempervivum*-Arten, wie Hoffmann sie aufstellt: nur wenig gerbstoffführende Zellen, etwas mehr, noch etwas mehr, sehr viele solcher Zellen, sind daher von vornherein werthlos. Ebenso sind auch die sonst ausserordentlich eingehenden Untersuchungen an *Crassulaceen* von E. Aubert an einigen Stellen nicht mit der genügenden Vorsicht ausgeführt. Dieser Forscher vergleicht z. B. einmal, um zu zeigen, dass der Wassergehalt in jugendlichen Organen viel grösser sei als in älteren, die wie ausdrücklich angeführt wird, in feuchter Luft gewachsenen jungen Sprosse von *Opuntien* mit ausgewachsenen, die sich unter gewöhnlichen, relativ trockenen Verhältnissen befanden, und erhält dann natürlich enorme Differenzen. Dass Aubert (91) in *Sedum dendroideum* keinen Gerbstoff gefunden hat oder wenigstens nur „des quantités négligeables“ dürfte wohl auch gerade daher kommen, dass seine von einem Gärtner bezogenen Exemplare wohl aus einem ziemlich feuchten Gewächshaus stammen.

#### 4. Physiologisches Verhalten der in feuchter Luft gewachsenen Pflanzen.

Zunächst ist hier auf eine Erscheinung hinzuweisen, die jedenfalls damit zusammenhängt, dass die Pflanzen allgemein in feuchter Luft schneller in die Höhe wachsen und längere Internodien ausbilden, wodurch natürlich alle mit dem Wachstum verbundenen Bewegungen viel deutlicher werden. Bei den unter normalen Verhältnissen wachsenden *Mesembryanthen* bemerkte ich auch bei genauer Beobach-

tung nie eine Scheitelbewegung des wachsenden Sprosses. Als ich daher eines Tages die im Warmhaus gepflanzten Stecklinge mit um mehr als  $90^\circ$  nach der Seite geneigtem Sprossgipfel vorfand, glaubte ich zuerst eine einfache Welkungserscheinung vor mir zu haben. Da der Scheitel aber am folgenden Morgen noch ebenso turgescent und nach der anderen Seite geneigt war, so blieb nichts anderes übrig, als auf eine sehr auffallende Nutationsbewegung zu schliessen. Ich beobachtete daher die Pflanze während mehrerer Tage mit Hilfe eines Fernrohrs, um Richtung und Intensität der Bewegung zu controliren. Es stellte sich dabei heraus, dass der Sprossgipfel je nach der Stärke der Beleuchtung und dem Wärmegrad der umgebenden Luft in kürzeren oder längeren Perioden eine Kurve von der Form einer sehr langgestreckten Ellipse ausführte, so zwar, dass der längere Durchmesser derselben zusammenfiel mit der Richtung des eben im stärksten Wachstum befindlichen Blattpaares. Je mehr dieses Paar sich seiner endgiltigen Entwicklung näherte und das folgende, dazu quer gestellte, in intensiveres Wachstum überging, desto mehr verbreiterte sich die Ellipse, ging schliesslich in einen Kreis über und aus diesem wieder in eine zur ersten quergestellte, langelliptische Kurve u. s. w.

Es zeigt diese Beobachtung, dass hier das Wachstum der zwei Blätter eines Blattpaares nicht stets mit der gleichen Intensität vor sich geht, sondern dass dasselbe abwechselnd mehr das eine und mehr das andere betrifft. Gleichzeitig kann man darin auch einen Beweis für die oben von mir ausgesprochene Ansicht sehen, dass bei *Mesembryanthemum* im Grunde genommen die Blätter stengelumfassend und im folgenden Internodium herablaufend sind. Sonst wäre in der That nicht einzusehen, warum das Centrum der Krümmungcurve so tief unterhalb dem scheinbaren Ansatzpunkt der Blätter liegen sollte, an einem typischen Stengel wäre ein verschiedenes Verhalten zweier gegenüberliegender Seiten undenkbar. Die schnellste von mir gemessene Geschwindigkeit dieser Bewegung betrug 4,6 cm in der Stunde. Es ist darunter zu verstehen der Weg, den die eine der Blattspitzen in dieser Zeit zurückgelegt hatte. Bei gewöhnlicher diffuser Beleuchtung jedoch betrug sie gegen Abend 0,6—0,9 cm. Da die Schnelligkeit an warmen und sonnigen Tagen oder bei zufällig stärkerer Heizung des Warmhauses, in welchem der Versuch angestellt wurde, bedeutend grösser war, so geht daraus hervor, dass diese Bewegung zum grossen Theil auf das durch die grössere Wärme gesteigerte Wachstum zurückzuführen ist. Jedenfalls ist aber so viel sicher,

dass die Feuchtigkeit der umgebenden Luft in erster Linie zur Erzeugung dieser Erscheinung nothwendig ist, da sie auch bei höherer Temperatur bei den in normaler Atmosphäre wachsenden Pflanzen unsichtbar bleibt.

Die Blattepidermis resp. deren Oberseite wird sich, nach dem anatomischen Bau zu schliessen, in erster Linie durch leichtere Durchlässigkeit für Wasserdampf und Gase auszeichnen. Da aber bei den Fettpflanzen durchgehend beide Blattseiten mit Spaltöffnungen versehen sind, so ist es unmöglich, diese Thatsache durch die Kobaltprobe direct nachzuweisen. Auf die allgemein gesteigerte Transpirationsfähigkeit werde ich gleich zu sprechen kommen.

Es interessirte mich nun aber auch, zu untersuchen, ob es möglich sei, die Function der gewellten Epidermiswände durch einen Versuch klar zu machen. Ich schnitt zu diesem Zwecke kleine Streifen von gleicher Breite aus der abgezogenen Blattepidermis von *Sedum dendroideum* bei normalen und feucht gewachsenen Exemplaren. Um dieselben vor Austrocknung zu bewahren, geschah dies unter Wasser. Mit diesen Streifen stellte ich Zerreißungsversuche an, entweder ganz unter Wasser oder, was bei den kleinen Objecten und der kurzen Dauer des Versuchs aufs Gleiche herauskam, in der Luft unter stetem Feuchthalten derselben. Es ergaben sich folgende Resultate:

Tabelle 14. Zugfestigkeit der Blattepidermis bei normalen und feucht gewachsenen Pflanzen.

Breite des Streifens	2,8 mm	3,8 mm
Fest. bei normal . .	14,0 g	20,5 g
Fest. bei feucht gew.	10,5 g	15,5 g

Die Zahlen der beiden Rubriken entsprechen sich nicht vollständig, weil die Festigkeit bei verschiedenen Blättern eine etwas verschiedene sein kann. Es wäre also damit gerade das Gegentheil bewiesen, was zu erwarten war, indem die im Feuchten ausgebildete gewellte Epidermis viel leichter, schon bei 10,5 resp. 15,5 g Belastung riss, während die normale mit geraden Wandungen erst bei 14 resp. 20,5 g. Doch ist hiebei nicht zu vergessen, dass bei der ersteren alle Wände und hauptsächlich die Oberseite viel dünner sind, so dass also der Grund dieser geringen Festigkeit hauptsächlich darin zu suchen ist, da diese dem Querschnitt des Objects direct proportional ist. Wenn man die bei den feucht gewachsenen Pflanzen nur 0,5—0,7  $\mu$  dicke Cuticula allein in Betracht zieht, so müsste also die Epidermis

der normalen Blätter, deren Cuticula 1,3  $\mu$  beträgt, bei gleicher Dicke schon bei 7 resp. 10 g Belastung zerreißen. Es wäre damit also tatsächlich die relativ grössere Zugfestigkeit der gewellten Epidermis gegenüber der geradwandigen erwiesen.

Auch die Function der Spaltöffnungen scheint sich in feuchter Luft etwas verändert zu haben, so zwar, dass die offenbar an stete Oeffnung gewöhnten Apparate nicht mehr so leicht und sicher sich schliessen wie die normalen. Wenigstens beobachtete ich sowohl bei Verdunkelung als auch bei Austrocknung der Blätter im Exsiccator erst nach mehreren Stunden eine deutliche Verengung der Spalte, während umgekehrt die gewöhnlichen Blätter, im Lichte fast stets an Spaltenverengung gewöhnt, auch im feuchten Raum diese nur langsam öffnen.

Nach all dem war schon von vornherein zu erwarten, wie Transpirationsversuche ausfallen würden. Zur Ausführung derselben stellte ich mir zunächst einen Sachs'schen Transpirationsapparat zusammen, bei welchem nicht die Menge des verdunsteten, sondern des an Stelle desselben aufgenommenen Wassers gemessen und die Schnelligkeit, mit der dies geschieht, ausgedrückt wird durch die Zeit, die es braucht, um eine bestimmte Länge (5 mm) eines capillaren Wasserfadens aufzusaugen. Zur Verwendung kamen abgeschnittene beblätterte Stengelstücke von normal und feucht gewachsenen Pflanzen.

Es ergaben sich folgende Resultate:

Tabelle 15. Transpirationsversuch mit dem Sachs'schen Transpirationsapparat.

*Sedum dendroideum.*

Normal: t 20°, 9,0 g 90 cm<sup>2</sup> (per cm<sup>2</sup> 0,1 g).

Zum Aufsaugen von 5 mm Wasser braucht es sec.:

140. 128. 130. 130. 130. 130.

Es werden also aufgesogen:

per 100 cm<sup>2</sup>, 5 mm Wasser in 117 sec.,

per 10 g, 5 mm Wasser in 117 sec.

Feucht gewachsen: t 20° 1,3 g 25,4 cm<sup>2</sup> (per cm<sup>2</sup> 0,051 g).

Zum Aufsaugen von 5 mm Wasser braucht es sec.:

790. 780. 780. 780. 780.

Es werden also aufgesogen:

per 100 cm<sup>2</sup>, 5 mm Wasser in 198 sec. (Verh. zu oben 1,7:1),

per 10 g, 5 mm Wasser in 101 sec. (Verh. zu oben 0,86:1).

Ein ganz ähnliches Resultat erhielt ich mit *Mesembryanthemum curviflorum*. Wenn also die wirklich transpirirte Wassermenge der aufgenommenen gleich oder stets proportional wäre, so wäre damit bewiesen, dass die feucht gewachsenen Pflanzen, bezogen auf die gleiche Oberfläche, eine weit geringere Transpirationsgrösse aufwiesen als die normalen, bezogen auf gleiches Gewicht aber nur eine sehr unscheinbare Erhöhung derselben. Dies kann man jedoch sehr leicht widerlegen, indem das getrocknete Kobaltpapier unter den feucht gewachsenen Blättern sich sehr rasch röthet, während unter den normalen lange keine Veränderung zu erkennen ist. Es beweist also der obige Versuch nur so viel, dass die Fähigkeit der Wasseraufnahme bei den cultivirten Exemplaren eine geringere war als bei den normalen, besonders wenn man in Betracht zieht, dass sonst der Wasserstrom bei der thatsächlich vorhandenen weit stärkeren Transpiration ein viel energischerer hätte sein müssen. Es entspricht dieses Ergebniss also ganz der aus der anatomischen Untersuchung gewonnenen Kenntniss der geringeren Ausbildung der Gefässbündel und beweist daher auch direct wieder die wasserleitende Function in erster Linie dieses Gewebes.

Einen weiteren Versuch führte ich mit abgeschnittenen Blättern nach der gewöhnlichen Methode der Transpirationsbestimmung einfach durch Bestimmung des Gewichtsverlustes aus.

Tabelle 16. Transpirationsbestimmung abgeschnittener Blätter durch Ermittlung des Gewichtsverlustes.

*Sedum dendroideum.*

im Zimmer	Anfangsgew. Uhr					nach 40 Std.	Transp. in den ersten 3 Std.		Transp. in den 4 folgend Std.		Transp. in den 40 folg. Std.	
	9,45	10,45	11,45	12,45	4,45		per 10g	per 100cm <sup>2</sup>	per 10g	per 100cm <sup>2</sup>	per 10g	per 100cm <sup>2</sup>
normal . .	1,651	1,637	1,628	1,619	1,568	1,362	0,065	0,065	0,077	0,077	0,031	0,031
feucht gew.	0,188	0,178	0,170	0,163	0,128	0,060	0,444	0,290	0,465	0,302	0,090	0,060
im feuchten Raum												
normal . .	1,593	1,589	1,587	1,585	1,580	1,560	0,017	0,017	0,008	0,008	0,003	0,003
feucht gew.	0,219	0,217	0,214	0,212	0,207	0,194	0,106	0,065	0,057	0,037	0,015	0,012
im trockenen Raum												
normal . .	1,425	1,410	1,397	1,383	1,319	0,920	0,098	0,098	0,112	0,112	0,069	0,069
feucht gew.	0,196	0,176	0,160	0,146	0,087	0,023	0,850	0,552	0,752	0,488	0,082	0,053

Oberfläche des normalen Blattes im Mittel 14,6cm<sup>2</sup>.

Oberfläche des feucht gewachsenen Blattes im Mittel 2,8cm<sup>2</sup>.

Aus dieser Tabelle geht zunächst hervor, dass in der That die feucht gewachsenen Blätter ganz bedeutend mehr transpiriren als die normalen, wenn sie mit diesen in gleicher Athmosphäre verglichen werden. Bei frischen Blättern beträgt die Transpirationsgrösse in gewöhnlicher Luft sieben Mal, in feuchter Luft etwa sechs, in trockener mehr als acht Mal so viel, bezogen auf das gleiche Gewicht, was ja physiologisch am wichtigsten ist. Aber auch wenn die Werthe auf gleiche Oberfläche umgerechnet werden, erhalten wir immer noch ein  $4\frac{1}{2}$ , resp.  $3\frac{1}{2}$  und  $5\frac{1}{2}$  faches der Werthe für normal gewachsene Pflanzen. Vergleichen wir das Verhalten der feucht gewachsenen Blätter in feuchter Luft mit dem der normalen in Zimmerluft oder trockener Atmosphäre, so sehen wir, dass sogar hier noch in Beziehung auf gleiches Gewicht die ersten den Vorrang behalten, während in Beziehung auf gleiche Oberfläche sich das interessante Ergebniss zeigt, dass die Werthe für feucht gewachsene Blätter in feuchter und für normal gewachsene in gewöhnlicher Atmosphäre identisch sind. Physiologisch brauchbar sind natürlich nur die Transpirationswerthe für die ersten drei Stunden. Dass in der Rubrik für die späteren vier Stunden zum Theil etwas grössere Werthe erhalten wurden, kommt einfach daher, dass während dieser Zeit öfters die Sonne schien. Am deutlichsten macht sich dies in trockener Luft, weniger im Zimmer und gar nicht in der feuchten Atmosphäre geltend, weil hier eben doch stets der Raum dampfgesättigt war. Natürlich nimmt, wie dies auch aus der Tabelle ersichtlich ist, die Menge des ausgeathmeten Wassers mit dem Welken des Blattes ab, und zwar um so rascher, je mehr überhaupt transpirirt wird; daher nähern sich die Werthe für die feucht gewachsenen allmählich denjenigen für die normalen Blätter, weil letztere ihren Wasservorrath langsamer verbrauchen. Auch hier stimmt das Ergebniss der Untersuchung überein mit dem auf ganz anderem Wege gefundenen Satz von Aubert (91): je grösserer Säuregehalt, desto geringere Transpiration. (Die feucht gewachsenen Pflanzen enthalten nach den Mittheilungen im letzten Abschnitt weniger Säure als die normalen.)

Es ist also vollständig gerechtfertigt, wenn wir die anatomischen Veränderungen, die sich bei Cultur der Fettpflanzen im feuchten Raum bemerkbar machen, in erster Linie betrachten als Mittel, um die Transpiration zu erleichtern und trotz der Ungunst der Verhältnisse zu ermöglichen. Denn dass diese Pflanzen von Anfang an die Tendenz zeigten, die Wasserabgabe unter allen Umständen durchzuführen, bewies vor allem auch das Verhalten von *Sedum altissimum*,

welches nach der Uebertragung in feuchte Luft an den schon ausgebildeten Blättern das Wasser direct in Tropfenform hervorpresste. Man ersieht daraus auch, welche Bedeutung dieser Factor für das Leben der Pflanze besitzen muss, dass er nicht nur eine zufällige physikalische Erscheinung ist, die nur als nothwendiges Uebel aufgefasst werden dürfte, sondern dass neben den physikalischen Gesetzen auch ein tiefer liegender physiologischer Process die Transpiration fordert.

Natürlich wird zugleich mit der Transpirationsfähigkeit auch die Intensität des Gaswechsels gesteigert, ja es ist sogar nicht zu entscheiden, ob es in erster Linie der Pflanze nicht überhaupt darum zu thun ist. Bei den Succulenten ist es nun aber leider nicht sehr leicht den Gasaustausch genau zu verfolgen. Mit der Sachs'schen Jodprobe kam ich, wie schon oben angedeutet wurde, nicht zum Ziele. Ich benutzte daher das Eudiometer von Pfeffer zum Bestimmen der Gasvolumina (vergl. Detmer, das pflanzenphysiolog. Praktikum 1895, pag. 35). Es wurden stets zwei Versuche neben einander angestellt, der eine mit normalen, der andere mit feucht gewachsenen Blättern. Zur Ermittlung der Menge der assimilirten Kohlensäure wurde ein bestimmtes Volumen Kohlensäure in mit Quecksilber abgeschlossene Röhren eingeleitet, vorher und nachher genaue Ablesungen gemacht, und das Volumen auf 0° und 760 mm Druck reducirt. Nachdem die Pflanzen tagsüber sich selbst überlassen waren, wurde eine bestimmte Menge Kalilauge zur Absorption der noch übrigen Kohlensäure in die Röhren gebracht; und, nachdem kein Steigen des Quecksilbers mehr beobachtet wurde, das Volum nochmals abgelesen, reducirt und schliesslich von dem zuerst gefundenen subtrahirt. Dabei kam es aber mehrfach vor, dass namentlich nach Versuchen in directem Sonnenlicht nicht unbeträchtliche Mengen Kohlensäure mehr in den Röhren vorhanden waren als vorher, so dass es unmöglich war, zu entscheiden, wie viel Kohlensäure wirklich assimilirt worden sei und wie viel von dem verathmeten Sauerstoff oder der zersetzten Säure herstamme. Bei Versuchen in diffusem Lichte fand ich hinwieder einen Kohlensäureverbrauch vor und zwar bei den feucht gewachsenen Blättern einen viel intensiveren als bei den normalen; doch könnte auch dies nur scheinbar sein, da bei jenen offenbar nach dem früher Mitgetheilten weniger Säure zersetzt, also auch weniger Kohlensäure tagsüber ausgeschieden wurde. Trotz vielfach wiederholter Versuche kam ich daher zu keinem absolut sicheren Ergebniss. Besser liess sich dagegen die nächtliche Kohlensäureausscheidung verfolgen, die sich

nun in der That bei den feucht gewachsenen Blättern, bezogen auf gleiches Gewicht, stets als grösser erwies als bei den normalen. In 15 Std. wurden z. B. bei einem Versuche von jenem per 10g Blattsubstanz 15,5 ccm Kohlensäure abgegeben, während von diesem nur 9,2 ccm. Es lassen sich diese Resultate sehr leicht in Parallele setzen zu den Ergebnissen von Warburg (86—88), welcher den Satz aufstellt, die Säureproduktion und -Zersetzung sei proportional dem Schutz gegen Luftzutritt, und Aubert's (92), welcher zu dem Schluss gelangt, für alle Pflanzen sei die Intensität der Assimilation um so grösser, je weniger succulent sie seien; andererseits stehen sie in gewissem Widerspruch zu den Angaben von Géneau de Lamarlière (92), welcher findet, dass Sonnenblätter, unter gleiche Bedingungen mit Schattenblättern gebracht, stärker assimiliren, respiriren und transpiriren. Doch kommt dieses umgekehrte Verhältniss auch hier fast allein daher, dass dieser Forscher die gefundenen Werthe statt auf das Blattgewicht auf die Oberfläche bezieht, so dass natürlich die dünnen Schattenblätter viel zu kurz kommen. Ich selbst konnte bei einigen Versuchen an Schattenblättern einiger Eichenarten, Ulmen, Hagebuchen und Kastanien eine stärkere Transpiration beobachten als bei Sonnenblättern bei Reduction der Werthe auf gleiches Gewicht. Es ist aber doch klar, dass für das Leben der Pflanze nur die Frage in Betracht kommt, mit wie viel Materialaufwand sie eine gewisse Arbeit leisten kann oder eine wie grosse Menge Gas die Gewichtseinheit in bestimmter Zeit zugeführt bekommt.

##### 5. Luftfeuchtigkeit und Bodenfeuchtigkeit. Einfluss des Lichtes.

Zum Schlusse ist nun noch die Frage zu erörtern, welche Art der Feuchtigkeit in erster Linie die beschriebenen Veränderungen hervorruft, und ob in der That die Abwesenheit des Lichtes ähnlich wirkt. Am besten ist es, hier einfach die Versuche reden zu lassen, welche ich mit *Sedum dendroideum* unter verschiedenen Bedingungen der drei Factoren angestellt habe. Ich beschränke mich hiebei darauf, in den verschiedenen Blättern die Fundamentalveränderung anzuführen, [nämlich die Verschiebung der Grössenverhältnisse der drei Dimensionen der einzelnen Zellen. Ich ermittelte dieselben in der Weise, dass ich die drei Dimensionen des ganzen Blattes durch die in der betr. Richtung gefundene Anzahl von Zellen dividirte und die Höhe (= Radialdurchmesser) als Einheit festsetzte, auf welche Breite und Länge bezogen wurden.

Tabelle 17. Mittlere relative Grössenverhältnisse der Zellen des Blattes von *Sedum dendroideum* bei Culturen unter verschiedener Bedingung der Luft- und Bodenfeuchtigkeit sowie des Lichtes.

Verhältniss der Höhe und Breite zur Länge.

(r. = relativ. tr. = trocken. f. = feucht. B. = Boden. A. = Atmosphäre. h. = hell. d. = dunkel.)

1. In trockenem Boden und trockener Luft, 4 m vom Fenster . . . .	1:0,43:0,8	tr. B. tr. A.	d.
2. Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in durch Chlorcalcium sehr trocken gehaltener Luft; hell . .	1:0,6:0,85	r. f. B. tr. A.	h.
3. Normal; hell . . . . .	1:0,62:0,88	r. tr. B. r. tr. A.	h.
4. Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in gewöhnl. Atmosph.: hell	1:0,81:1,04	r. f. B. r. tr. A.	h.
5. Wurzel in starker Nährlösung (0,8 %), Spross i. einfach gedeckt. Glasgf.; hell	1:1,05:1,37	tr. B. r. f. A.	h.
6. Wurzel in schwacher Nährlösung, Spross in bedeckt. Glasgefäss; hell	1:1,06:1,39	r. f. B. r. f. A.	h.
7. Im Warmhaus, im Sand; hell . .	1:1,03:1,49	r. f. B. r. f. A.	h.
8. Im Warmhaus, unt. Glaslocken; hell	1:1,1:1,68	f. B. f. A.	h.
9. In f. B., unter Glaslocken; hell .	1:1,3:1,58	f. B. f. A.	h.
10. In schwacher Nährlösung, in bedeckt. Glasgefäss; 1½ m vom Fenster . .	1:1:2,1	r. f. B. r. f. A.	r. d.
11. Wurzel in schwacher Nährlös., Spross in gewöhnl. Atmosph.; 4 m v. Fenster	1:1,17:2,5	r. f. B. r. tr. A.	d.
12. In schwacher Nährlösung in bedeckt. Glasgefäss; 4 m vom Fenster . .	1:1,33:2,8	r. f. B. r. f. A.	d.

Aus der obigen Tabelle ist nun leicht zu entnehmen, dass, was die anatomischen Veränderungen anbetrifft, in erster Linie die Luftfeuchtigkeit ausschlaggebend ist, während die Bodenfeuchtigkeit nur einen untergeordneten Einfluss ausübt. Obschon 0,8proc. Nährlösung nach Schimper schon einem ausserordentlich trockenen Boden gleichkommen muss, so unterscheidet sich das darin gewachsene Blatt kaum von einem in 0,2proc. Lösung gewachsenen. In aufsteigender Reihenfolge finden wir daher auch tr. A., r. tr. A., r. f. A. und f. A., während r. f. B., r. tr. B., r. f. B., tr. B. ohne feste Regel einander folgen.

Der Einfluss des Lichtmangels ist, wie ich schon im ersten Abschnitt des II. Theils auseinandersetze, offenbar in erster Linie auf

eine Transpirationsverminderung zurückzuführen. Es könnte daher auf den ersten Blick merkwürdig erscheinen, dass er doch insofern etwas besonderer Art ist, als er vorzugsweise die Längsaxe der Blattzelle vergrössert. Immerhin ist hiebei der Effect derselbe, auch so wird die Blattoberfläche vergrössert, und grössere Luftfeuchtigkeit vermag dieses Resultat noch zu verstärken, während Trockenheit des äusseren Mediums es umgekehrt vollkommen compensirt, wie das Beispiel 1 zeigt. Vielleicht liesse sich zur Noth diese Eigenthümlichkeit der Längsstreckung auch dadurch erklären, dass bei den Versuchen im Hintergrunde eines Zimmers die Beleuchtung immerhin auf einer Seite am stärksten ist und daher auch die Transpirationsgrösse nicht auf allen Seiten gleich sein kann. Auch ist zu berücksichtigen, dass infolge des durch den Lichtentzug bedingten Chlorophyllmangels das Blatt sich in seiner Lebensfunction derjenigen des Stengels nähert und seine ausgesprochene Bilateralität verliert. Vollkommen befriedigend scheinen mir diese Erklärungsversuche jedoch nicht. Wenn wir so bei dem wie es scheint physiologisch in gleicher Weise wirkenden Einfluss des Lichtentzugs einerseits und der Luftfeuchtigkeit andererseits dennoch die Blattzelle das eine Mal in dieser, das andere Mal in jener Richtung sich ausdehnen sehen, und wir sowohl für das eine, wie für das andere keine stichhaltige mechanische Ursache finden können, so bleibt uns nichts anderes übrig, als uns vorläufig an die so klar daliegende *causa finalis* zu halten. Dort ist es der Pflanze darum zu thun, durch Flächenentwicklung die Hindernisse der Transpiration zu überwinden, hier, durch Längsstreckung sich der Lichtquelle zu nähern.

---

Die hier beschriebenen Untersuchungen zeigen, wie die Anpassungsfähigkeit einer bestimmten Pflanzengruppe, welche wir auf Grund ihres eigenthümlichen Xerophytencharakters für die phylogenetische Entwicklung annehmen, auch schon beim einzelnen Individuum in dessen Ontogenie nachzuweisen ist. Auch hier werden die Veränderungen am leichtesten verständlich, wenn wir sie unter dem Gesichtspunkt der Zweckmässigkeit betrachten, während eine causalmechanische Erklärung derselben uns gerade in den Hauptpunkten abgeht.

Es wird hie und da gegen solche physiologische Versuche der Vorwurf erhoben, sie seien im Grunde werthlos, da sie Bedingungen schaffen, die in der Natur gar nicht vorkommen. Abgesehen nun

davon, dass es schon an sich interessant ist, zu untersuchen, wie der pflanzliche Organismus auf irgend einen äusseren Einfluss reagirt, so dürfte doch auch hiebei für das Verständniss der natürlichen Entwicklung der Pflanzenwelt manche Belehrung gefunden werden können. Das Experiment muss eben, um deutliche Reactionen zu erreichen, so weit wie möglich aus einander liegende Extreme anwenden. Es wird doch z. B. keinem Geologen, der die Entstehung eines Schuttkegels demonstrieren wollte, einfallen, die Sandkörnchen eins ums andere fallen zu lassen, sondern er wird genau denselben Effect erreichen, wenn er diesen Vorgang, statt wie in der Natur in Jahrzehnten, in wenigen Sekunden sich abspielen lässt. So finden sich zwar allerdings in der Natur nicht solche plötzliche Uebergänge aus trockener in feuchte Luft, aber die Reaction wird auch bei ganz allmählicher Veränderung dieselbe sein, ja sogar noch eine intensivere, weil während Generationen die Einflüsse viel tiefer zu wirken vermögen.

### Litteraturverzeichnis.

1869. Schloesing C., *Végétation comparée du tabac sous cloche et à l'air libre.* Compt. rend. 1869.
1871. Batalin A., Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. Bot. Ztg. 71 p. 669.
1873. Prantl K., Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Blätter. Arb. des bot. Inst. zu Würzburg. I. H. 3 pag. 371.
1874. Detmer W., Ueber den Einfluss verschiedener Lichtintensität auf die Entwicklung einiger Pflanzen. Landw. Versuchstat. 73. B. XVI pag. 205.
1876. Falkenberg P., Ueber das secundäre Dickonwachsthum von Mesembryanthemum. Nachr. d. k. Ges. der Wiss. zu Göttingen Nr. 4. 76.
1878. Kraus G., Ueber einige Beziehungen des Lichtes zur Form- und Stoffbildung der Pflanzen. Flora XXXVI pag. 145. Forsch. auf dem Geb. d. Agr. phys. I. pag. 171.
- „ Mayer A., Ueber die Sauerstoffausscheidungen einiger Crassulaceen. Landw. Versuchstat. XXI, 78, pag. 277.
- „ Sorauer P., Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit. Bot. Ztg. 78, 1 u. 2.
1879. Koch Ludw., Untersuchungen über die Entwicklung der Crassulaceen. Heidelberg 1879.
- „ de Vries H., Die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. 79.
- „ Zacharias E., Ueber Secretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Ztg. 79, pag. 617.
1883. Mer M. E., Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Revue gén. de bot. IV., 92, pag. 481.
- „ Stahl E., Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung des Laubblattes. S.-A. d. Ztschr. f. Naturw. XVI, Jena 83.

1883. Vesque J., Sur le rôle physiologique des ondulations des parois latérales de l'épiderme. *Compt. rend.* 83. T. XCVII pag. 201.
- „ Wilke H., Ueber die anatomischen Beziehungen des Gerbstoffs zu den Secretbehältern der Pflanze. *Diss.* Halle 83.
- „ Dannemann J. Fr., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthemum-Arten. *Diss.* Halle 83.
1884. Kraus G., Die Acidität des Zellsaftes. *Abh. d. nat.-forsch. Ges. z. Halle* 84.
- „ Russow E., Ueber die Auskleidung der Intercellularen. *S.-A. d. Sitzber. der Dorpater nat.-forsch. Ges.* VII. 1. Heft 84.
- „ Vesque J., Sur les causes et sur les limites des Variations de structure des végétaux. *Ann. agronom.* T. IX pag. 481, T. X pag. 14.
- „ de Vries H., Ueber die Periodicität im Säuregehalt der Fettpflanzen. *Verslagen en Mededeelingen der kon. Akad. v. Wetensch. Naturkunde.* I. 1. Amsterdam 84.
1885. Schenck H., Ueber die Auskleidung der Intercellulargänge. *Ber. der D. bot. Ges.* III, 85, pag. 217.
- „ Warburg O., Ueber die Stellung der organischen Säuren im Stoffwechsel der Pflanzen. *Ber. der D. bot. Ges.* III, 85, pag. 281.
1886. Dufour L., Influence de la lumière sur la structure des feuilles. *Bull. d. soc. bot. de France*, 86, pag. 92.
- „ Haberlandt G., Ueber das Assimilationssystem. *Ber. der D. bot. Ges.*, 86, pag. 206.
- „ Kohl J. G., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. *Braunschweig* 1886.
- „ Mer M. E., Observations sur la répartition des stomates, à propos de la communication de M. Dufour. *Bull. d. soc. bot. de France*, 86, 33, pag. 121.
- 1886—88. Warburg O., Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprocess der Pflanzen (speciell der sog. Fettpflanzen) in W. Pfeffer, *Untersuchungen am bot. Inst. zu Tübingen.* Bd. II, 86—88. Leipzig, pag. 53.
1886. van Wisselingh C., Sur les revêtements des espaces intercellulaires. *Arch. néerland.* I. XXI. 86. *Referat. Bot. C. Bl.* 87. No. 12.
1887. Wagner E., Ueber das Vorkommen und die Vertheilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. *Inaug.-Diss.* Göttingen 87.
1889. Koeppen M., Ueber das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. *Nova acta Ac. Leop.-Carol. nat. curios. t. LIII* Nr. 5 pag. 433. Halle 89.
- „ Wiesner J., Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. *Bot. Ztg.* 89 pag. 1 u. 24.
1890. Aubert E. M., Sur la repartition des acides organiques chez les plantes grasses. *Rev. gén. de bot.*, 90, pag. 369.
- „ Bokorny Th., Zur Kenntniss des Cytoplasmas. *Ber. der D. bot. Ges.* VIII. 90, pag. 101.
- „ Palladin W., Transpiration als Ursache der Formenveränderung etiolirter Pflanzen. *Ber. der D. bot. Ges.* VIII, 90, pag. 364.
1891. Aubert M. E., Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. *Ann. des sc. nat. sér. VII t. XVI bot.*

1891. Mangin L., Étude historique et critique sur la présence des composées pectiques dans les tissus des végétaux. Journ. de bot. 5, 91, pag. 400.
- „ Palladin W., Eiweißgehalt der grünen und etiolirten Pflanzen. Ber. der D. bot. Ges. IX, 91, pag. 194.
- „ Wiesner J., Formveränderungen von Pflanzen in absolut feuchtem Raum und im Dunkeln. Ber. der D. bot. Ges. IX, 91, pag. 46.
1892. Aubert M. E., Recherches sur la respiration et l'assimilation des plantes grasses. Rev. gén. de bot. IV 92.
- „ Klemm P., Ueber die Aggregationszustände in Crassulaceenzellen. Ber. der D. bot. Ges. 92, X, pag. 237.
- „ de Lamarlière M. L. G., Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Rev. gén. de bot. IV, 92, pag. 481.
1893. Stahl E., Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg. S.-A. Leiden 93.
1894. Stahl E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 94.
1896. Haberlandt G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 96.
- „ Hoffmann J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Arten der Gattung *Sempervivum*. Oesterr. bot. Ztg. XLVI Nr. 6. Sept. 96.
- „ Kerner von M., Pflanzenleben 1896.
- „ Warming, Oekologische Pflanzengeographie 1896.
- „ Stahl E., Ueber bunte Laubblätter. Extrait des Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIII. Leiden 1896.
1898. Dasselville M. Ch., Influence des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Rev. gén. de bot. 98.
- „ Schimper A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 98.
1900. Anheisser R., Ueber die aruncoide Blattspreite. Flora 1900.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [87](#)

Autor(en)/Author(s): Brenner Wilhelm

Artikel/Article: [Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. 387-439](#)