

Physiologische Bromeliaceen-Studien.

I. Die Wasser-Ökonomie der extrem atmosphärischen Tillandsien.

Von

Carl Mez.

Mit 26 Textfiguren.

A. F. W. Schimper¹⁾ verdanken wir die ersten genauen Untersuchungen über die höchst interessanten Lebensbedingungen epiphytischer Bromeliaceen und zugleich über einige Anpassungserscheinungen, welche das physiologisch-anatomische Studium derselben ergab.

Festgestellt wurden durch ihn folgende Hauptsätze:

1. Die epiphytischen Bromeliaceen benützen ihre Wurzeln nicht mehr zur Nahrungsaufnahme, sondern nur noch als Haftorgane; in extremen Fällen können die Wurzeln völlig fehlen.
2. Als Organe der Nahrungsaufnahme funktionieren die Blätter.
3. Die Aufnahme von Wasser und darin gelösten Nährstoffen wird durch ganz charakteristisch und höchst zweckmäßig gebaute Schuppenhaare bewirkt.

I. Umgrenzung des Gebiets der folgenden Untersuchungen.

Je nach der Anordnung der wasseraufnehmenden Schuppen resultieren bei der Gattung *Tillandsia* zwei in Tracht und Lebensweise durchaus verschiedene biologische Gruppen, welche von Schimper²⁾ dahin charakterisiert wurden, daß bei den einen Formen,

1) A. F. W. Schimper, Bot. Mitteil. a. d. Tropen, II (1888), p. 66 ff.; auch reproduziert in Schimper, Pflanzengeogr. auf physiol. Grundl. (1898) p. 349.

2) Schimper, Bot. Mitteil. Trop. II (1888), p. 73, 74.

den rosettenbildenden, die merkwürdigen Trichome wesentlich auf die Blattscheiden lokalisiert sind, und diese in engem gegenseitigem Zusammenschluß ein Wasserreservoir bilden, welches seine Füllung durch Zuleitung des Regenwassers mittels der rinnenförmigen Blattspreiten erhält. Die andere Formengruppe dagegen, die rasenbildenden Arten, entbehren des Wasserreservoirs; ihre Blattscheiden sind kahl, die Spreiten dagegen dicht beschuppt und nehmen das Wasser auf.

Diese Gruppen der rosetten- und der rasenbildenden Bromeliaceen umfassen beide epiphytische Formen. Aber aus mehreren Gründen sei nicht der Epiphytismus, sondern das atmosphärische Leben, welches diesen ermöglicht, betont. Es ist, wie in einer späteren Arbeit anzuführen sein wird, nicht anzunehmen, daß die Tillandsien, wie dies bei den meisten andern Epiphyten zutrifft, von Formen des dichten Urwaldes abstammen. Auch sind felsbewohnende Arten und Epiphyten in Tracht, Bau und Leben hier derart identisch ausgestaltet, daß die Bezeichnung als atmosphärische Formen sie zusammenfassen muß. Dies tritt insbesondere bei der Gruppe, welche zunächst behandelt und als „extrem atmosphärische“ bezeichnet werden soll, aufs klarste hervor; es ist die biologische Gruppe der rasenbildenden Tillandsien Schimpers.

Auch die rosettenbildenden Tillandsien sind atmosphärische Formen, aber in ihrer großen Mehrzahl nicht so extrem angepaßte und ausgeprägte. Schon ihre Tracht, welche zu terrestrischen Erscheinungen anderer Gattungen überleitet, zeigt dies; noch deutlicher aber geht die phylogenetisch und anpassungsmäßig tiefere Stellung der Tillandsien, welche wassersammelnde Rosetten haben, aus der relativ reichen Ausbildung ihres Wurzelsystems hervor. Zwar sind diese Wurzeln keine Ernährungs-, sondern nur Haftorgane, aber sie werden doch in großer Menge ausgebildet. Bei den zunächst zu behandelnden extrem atmosphärischen Formen dagegen sind Wurzeln (abgesehen von denen des Keimlings) überhaupt nicht oder nur in sehr geringer Zahl vorhanden und andere Anheftungsweisen der Pflanzen treten (oft in überraschend komplizierter Ausbildung) mit den Wurzeln vergesellschaftet oder auch ohne Wurzelbildung auf.

Der Gärtner kennt den Unterschied zwischen den beiden Gruppen der atmosphärischen und der extrem atmosphärischen Bromeliaceen am besten: wird eine wurzellose Rosette, welche zu jener Formengruppe gehört, in feuchten Sand gepflanzt, so treibt

sie zunächst Wurzeln; die extrem atmosphärischen Tillandsien dagegen entwickeln ihre Blätter und Sprosse weiter, um erst viel später und ganz gelegentlich (wenn überhaupt) auch wenige Wurzeln zu bilden.

Nicht weniger sind (von einigen Zwischenformen, die später namhaft gemacht werden, abgesehen) die extrem atmosphärischen Formen durch die graue Schuppenbekleidung ihrer Blattspreiten von den grünblättrigen Rosettenformen unterschieden: als extrem atmosphärische Tillandsien werden in dieser Arbeit die Arten zusammengefaßt, welche das atmosphärische Wasser nicht mit den Blattscheiden, sondern den Blattspreiten aufnehmen.

Dies geschieht bei beiden Formengruppen mit den Schuppen-Trichomen, deren genaue Beschreibung zunächst nötig ist.

II. Allgemeine Morphologie der *Tillandsia*-Schuppen.

Das atmosphärische Leben der Tillandsien wird ermöglicht durch die Ausbildung ihrer Schuppenhaare. Auch anderwärts bei



Figur 1.

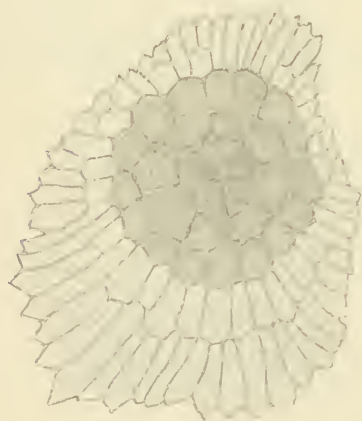
Schuppe von *Tillandsia aloifolia* Hook. Vergr. 280 : 1.

den Bromeliaceen, sogar bei den niedrigstehenden *Pitcairnieae*, kommen die wasseraufnehmenden Schuppentrichome vor, bei allen Epiphyten der Familie mit wassersammelnder Blattrosette wenigstens auf der Blattscheide. Aber die Variationen des Schildhaartypus

schwanken mehrfach. Absolut einheitlich ist er bei der Gattung *Tillandsia* L.

Von oben gesehen (Fig. 1) nehmen vier durch rechtwinklig sich schneidende Wände getrennte Zellen die Mitte des Trichoms ein; darum legt sich ein Kranz von 8 und ein weiterer von 16 Zellen; diese 28 Zellen bilden das zentrale Schild und sind stets, wenigstens nach außen hin, sehr stark verdickt. Im folgenden sei dies Schild die Scheibe des Trichoms genannt. Bei der übergroßen Mehrzahl der Arten schließen sich dann 64 Zellen des ringsum laufenden Flügels der Schuppenhaare an. Die aus sukzessiver Zweiteilung entstehenden Zahlenverhältnisse bei diesen Trichomen sind durchaus konstant und regelmäßig.

Nur sehr vereinzelte Ausnahmen von der Zellteilungsformel $4 + 8 + 16 + 64$ kommen vor: zunächst Vermehrung der Zellenzahl bei verschiedenen Arten der Untergattung *Platytychys* dadurch,



Figur 2.

Schuppe von *Tillandsia streptophylla*
Scheidw. Vergr. 280:1.

daß zwischen die 16- und 64-Zellen die Übergangsreihe der 32 sich noch einschiebt. Nur streckenweise Ausbildung des 32-Kranzes derart, daß viele 64-Zellen direkt an die 16er ansetzen, wurde z. B. bei *Tillandsia vestita* Ch. et Schdl. und *T. myosurus* Griseb. beobachtet; fast vollständig war der 32er Kranz bei Trichomen von *Tillandsia streptophylla* Scheidw. (Fig. 2) und *T. pruinosa* Sw. ausgebildet. — Ob derartige abweichende Trichome Weiterbildungen des Typus oder niedriger stehende Formen darstellen, ist nicht mit völliger Sicherheit auszusagen; es möchte aber, da es sich dabei um

eine von den Gestaltungen der niedriger organisierten Bromeliaceen-Schildhaare durch größeren Reichtum abweichende Gebilde handelt, eher zu vermuten sein, daß sie Fortbildungen des Typus darstellen.

Anders steht es mit den Trichomen von *Tillandsia triglochmoides* Presl, deren Aufbau durch die Formel $4 + 8 + 64$ wiedergegeben wird. Hier ist durch Ausschaltung des Kranzes der 16er Zellen ohne Zweifel eine Einfachheit des Baues gegeben, welche den Anschluß an niedriger stehende, nicht der Gattung *Tillandsia* angehörige Formen bietet.

Viel wichtiger für die Erklärung der Wasseraufnahme durch die Schuppen als das Flächenbild ist der Querschnitt der Trichome.

Der breite, membranöse Flügel, welcher den die weiteste Flächenerstreckung des Trichoms darstellenden Randteil bildet, wird aus den erwähnten 64-Zellen gebildet; diese Zellen sind abgestorben, führen keinen erkennbaren Inhalt, sind allseitig relativ dickwandig und sehr langgestreckt.

Die Zellen der Scheibe ($4 + 8 + 16$ oder bei *Tillandsia triglochoides* Presl $4 + 8$) sind in dem Zustand, welchen gewöhnliche, wasserhaltige Präparate zeigen (Fig. 3), höher als breit und zugleich in charakteristischer Weise keilförmig schief nach oben zugespitzt. Wird die Außenwand des Trichoms (der Deckel)



Figur 3.

Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt. Halb gequollen.
Vergr. 546 : 1.

auf dem Querschnitt betrachtet, so zeigt diese dicke Membranzapfen, welche in ein Stück dünner Membran plötzlich übergehen. Diese dünnen Membranstreifen werden die Harmonikawände der Schuppe genannt.

Auch die Unterseite des Trichoms weist auf dem Querschnitt gleichartige Membranzapfen auf, nur sind diese schräg nach oben und gleichfalls nach außen zugespitzt; ihre Enden werden durch die Harmonikawände mit den Spitzen der Zapfen der Oberseite verbunden.

Im Gegensatz zur Oberseite finden sich zwischen den Zapfen der Unterseite kurze Strecken ganz dünner Membran.

Irgend welcher Inhalt ist in diesen Scheibenzellen nicht sichtbar.

Die Zentralzellen der Scheibe (die erste 4-Teilung) legen sich kuppelartig und vollkommen nach oben deckend über eine große, dünnwandige Mittelzelle; diese sei im folgenden die Kuppelzelle genannt. So vollkommen ist die Deckung dieser in Einzahl vor-

handenen Zelle, daß sie von oben gesehen bei keiner *Tillandsia*-Schuppe erkennbar ist. Sie ist stets durch besonderen, allermeist braun gefärbten Inhalt ausgezeichnet.

Vollkommen gleichmäßig setzen an diese Kuppelzelle nach unten 1—3 schmalere, gleichfalls dünnwandige und durch denselben (aber meist in der Masse vermehrten) Inhalt, wie die Kuppelzelle ihn aufweist, ausgezeichnete Stielzellen an (vgl. Fig. 23). Diese durchsetzen die Epidermis des Blattes, schließen an das zartere subepidermale Parenchym an und vermitteln, wie der Augenschein lehrt, die Überleitung des in die Scheibenzellen und die Kuppelzelle eingetretenen Wassers. Diese Zellen seien Aufnahmezellen genannt.

Mit einem beträchtlichen Teil der Unterseite ist das Trichom kreisförmig der Epidermis aufgewachsen, und zwar geht die Verwachsung stets bis zu dem 8-Zellkranz. Diese feste Verbindung der Scheibenzellen mit der Epidermis der Pflanze ist die Ursache, warum abgeschabte Schuppen in sehr vielen Fällen nur den gerippten Rand, nicht aber die Scheibe im Präparat zeigen; sie ist für die Erklärung der wasseraufnehmenden Funktion der Haare von Bedeutung.

III. Die Funktion der einzelnen Schuppe als Pumpe.

A. Bisherige Vorstellungen über den Akt der Wasseraufnahme.

Nachgewiesen wurde die Wasseraufnahme durch die Schuppen von Schimper¹⁾:

„Die ferneren Vorgänge können nur mit Hilfe des Mikroskops verfolgt werden. Da zeigt sich, daß die Zellen des Schildes sich mit Wasser füllen, indem ihr gasförmiger Inhalt auf immer kleinere Blasen reduziert wird und binnen einigen Sekunden bis einer Minute gänzlich schwindet.“

Von dieser Beobachtung bleibt als richtig bestehen, daß sich die Zellen des Schildes mit Wasser füllen; dagegen hat sich herausgestellt, daß die in den Lumina der Scheibenzellen auftretenden Blasen nicht von Gas (Luft) gebildet werden. Zwei Arbeiten

1) Schimper, l. c., p. 70. — Seine Darstellungen sind auch übernommen worden von Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanat.* ed. 2 (1896), p. 208, 209.

Kamerlings¹⁾ haben gezeigt, daß rasch schwindende Blasen in Zellhöhlungen Vakuum- resp. Wasserdampfblasen zu sein pflegen.

Aber auch angenommen, die von Schimper mitgeteilte und von mir vielfach an totem und lebendem (*Tillandsia usneoides* L., *T. recurvata* L., *T. pruinosa* Sw., *T. meridionalis* Bak., *T. Duratii* Vis.) Material kontrollierte Beobachtung wäre richtig gedeutet, so könnte doch die folgende, von Schimper²⁾ gegebene Darstellung des Vorgangs unmöglich die Beobachtung erklären:

„Die Bedeutung des dicken Deckels wird uns bei Vergleichung luftführender und wasserhaltiger Schuppen sofort klar; im ersteren Fall sind die dünnen Zellwände unter dem Deckel ganz eingeknickt, letzterer liegt daher dem lebenden Stielteile fast unmittelbar auf; wird das Haar befeuchtet, so dehnen sich die bisher luftführenden Zellen aus und heben den Deckel in die Höhe. Der dicke Deckel dient als Schutzmittel gegen Wasserverlust durch die unverkorkten Zellen der Durchgangsstelle, verhindert aber, dank dem eben erwähnten Blasebalgs spiel, das Eindringen des Wassers nicht.“

Die Mechanik der Wasseraufnahme selbst wird von Schimper nicht gestreift. Klar geht aus seinen Ausführungen nur hervor:

1. Das Wasser dringe von außen zunächst in die Lumina der Scheibenzellen und straffe diese;

2. dadurch soll der bei der Wasseraufnahme selbst angeblich unbeteiligte und nur als Schutz gegen Wasserverlust dienende Deckel mechanisch in die Höhe gehoben werden.

Nur zwei Möglichkeiten sind für die Wasseraufnahme in die Scheibenzellen nach diesen Anschauungen vorhanden: entweder haben die Zellen kräftig osmotisch wirkenden Inhalt und ziehen durch diesen das Wasser ein, oder es müssen Löcher in den Membranen vorhanden sein, welche (vgl. *Sphagnum* usw.) das Wasser kapillar eindringen lassen. Beide Möglichkeiten wurden zunächst geprüft.

1) Kamerling, I. Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen in Flora LXXXIV (1897), besonders p. 13, 14. — II. Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran in Bot. Zentralbl. LXXII (1897), p. 50. — Nach Beendigung meiner Arbeit ersehe ich aus einem Wort Kamerlings (p. 53), daß er das Vakuum in den Bromeliaceen-Schuppen kennt; ob er die Verhältnisse selbst beobachtet hat oder nur aus Schimpers Darstellung erschließt, ist nicht festzustellen, da von ihm nicht weiter auf den Gegenstand der vorliegenden Arbeit eingegangen wird.

2) Schimper, l. c., p. 72.

Osmotisch wirkender Inhalt ist in den Scheibenzellen nicht vorhanden. Weder Zucker noch Gerbstoff noch sonst irgend etwas ist in den Zellen enthalten; zunächst ergaben die Untersuchungen das gleiche Resultat, welches Schimper erhalten hatte, daß die Zellen Luft führen müßten.

Infolgedessen kam die Möglichkeit zur Prüfung, ob in der Membran irgendwo Löcher vorhanden seien, durch welche das Wasser kapillar eindringen könnte. — Weder direkte Beobachtung noch Färbung mit Hämatoxylin ließen Perforationen entdecken. Da aber die Möglichkeit nicht völlig ausgeschlossen war, daß doch irgendwo Poren vorhanden seien, welche vielleicht an der trockenen Membran offen, an der nassen und gequollenen aber stark verkleinert und deswegen leicht übersehbar wären, wurden Quellungsversuche in Emulsionen gemacht. Die dafür maßgebende Überlegung war, daß trocken in die Emulsion gelegte Blattstückchen im Innern der nachher gefüllten Zellen reines Wasser enthalten mußten, wenn keine Löcher vorhanden waren, daß die Hohlräume andernfalls mit der Emulsion ausgefüllt sein müßten.

Als Emulsion wurde zunächst chinesische Tusche verwendet; das Resultat war aber negativ, die Zellen waren mit reinem Wasser gefüllt. Die Schuld an dem vermeintlichen Mißerfolg wurde in der Größe der Tuscheflitter gesucht und deswegen die Tusche durch frisch aus Ferrocyan Kali und Eisenchlorid bereitetes, feinst verteiltes Berlinerblau ersetzt. Aber auch auf diesem Wege konnte nur nachgewiesen werden, daß keine Löcher in der Membran vorhanden seien.

Bei diesen teilweise unter dem Mikroskop ausgeführten Quellungsversuchen wurde das leicht ausführbare Fundamental-experiment gefunden, welches eine völlige und interessante Erklärung für den Mechanismus der Wasseraufnahme gewährt.

B. Experimenteller Nachweis, daß bei der Quellung der Schuppen luftleere Räume entstehen.

Die folgenden Beobachtungen wurden zunächst bei *Tillandsia usneoides* L. gemacht; wegen der relativen Kleinheit der Organe bei dieser Pflanze eignen sich aber Trichome anderer, größer beschuppter Arten (z. B. *T. streptocarpa* Bak.) besser für die Demonstration.

Schneidet man ein Blatt einer dieser *Tillandsia*-Arten in trockenem Zustand, so wie es aus dem Herbar kommt, legt die Schnitte in Alkohol absol. und betrachtet sie darin, so sieht man (Fig. 4) folgendes:

Die Schuppen liegen, wie dies Schimper beschreibt, mit der Scheibe fest der Epidermis der Pflanze an, während die Randteile (Flügel) im Schnitt beiderseits schräg nach oben stehen. Der gesamte Zentralteil bildet eine gelbliche, stark lichtbrechende, im Innern völlig undifferenzierte Masse (höchstens sind von der Mitte nach rechts und links je drei hakenförmige Schatten zu



Figur 4.

Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt, in Alk. absol. gezeichnet.
Vergr. 546 : 1.

sehen); seine Oberfläche ist fast völlig eben oder eher nach dem Zentrum zu etwas konkav, doch sind starke, auf dem Querschnitt als Höcker erscheinende Runzeln vorhanden.

Sind die Schnitte genau durch das Zentrum des Trichoms gelegt, so ist die inhaltführende Kuppelzelle als niedergedrückter, durch den braunen Zellinhalt unverkennbarer Hohlraum sichtbar.

Zu diesem Schnitt wird, unter steter mikroskopischer Betrachtung, Wasser zugesetzt. Um nicht durch die bei der Mischung von Wasser und Alkohol entstehenden Zuckungen irritiert zu werden, ist es vorteilhaft, den Alkohol zunächst durch konz. Glyzerin zu verdrängen und erst diesem das Wasser zuzuführen.

Einige Zeit ist keine besondere Einwirkung des durchgesaugten und in seiner Menge allmählich vermehrten Wassers zu beobachten. Dann aber plötzlich, beinahe explosiv, tritt eine sehr starke Quellung des vorher undifferenzierten dicken Trichoms ein; sehr rasch erscheinen die Lumina der Scheibenzellen; die Harmonikawände lösen sich von der Seite der Membrankeile und straffen sich; die ebene Oberfläche des Deckels wird konvex; die Kuppelzelle verändert ihre breite Gestalt und wird in die Höhe gezogen.

Durch geeignete Dosierung der Wasserzugabe hat man es in der Hand, die Quellungserscheinungen etwas langsamer verlaufen zu lassen (doch rasch treten sie immer auf und sind stets auf Augenblicke beschränkt). Dann kann man sehen, wie Oberteil und Unterteil des Trichoms sich auseinander lösen, insbesondere wie die Zapfen der Oberseite aus den Kerben der Unterseite und umgekehrt herauskommen. — Dies Quellungsstadium wurde in Figur 3 dargestellt, und zwar ist diese Figur von demselben Schuppenhaar abgenommen, welches ungequollen in Figur 4 gezeichnet ist.

Das Experiment zeigt, daß es nicht die Aufnahme des Wassers in die Lumina der Zellen ist, welche den Deckel hebt, sondern daß das Wasser zunächst in den Deckel aufgenommen wird, diesen quellen läßt und dadurch die Zellumina zur Erscheinung bringt.

Es entstehen durch die Quellung der Deckelmembran luftleere Räume, welche eine starke Saugwirkung ausüben müssen.

Folgende Beobachtungen legen dar, daß die entstehenden Räume wirklich luftleer sind:

Zunächst lag der Versuch nahe, die durch Quellung unter dem Mikroskop entstandenen Hohlräume durch wasserentziehende Mittel (Alkohol absol. usw.) wieder zum Verschwinden zu bringen. Dies gelingt in keiner Weise; das Aufquellen ist direkt sichtbar, eine Formveränderung beim Entziehen des Wassers dagegen nicht ohne weiteres. Wasserentziehende Mittel setzen sich in Schnitten selbst an Stelle des Wassers und leisten der für die Wiedereinnahme des Trockenzustandes notwendigen Bewegung Widerstand.

Dagegen kann Zusammenziehung und Ausdehnung der Lumina der Scheibenzellen beliebig oft direkt gesehen werden, wenn Gelegenheit gegeben wird, daß der Inhalt der Zellen, und wäre er auch nur Luft, entweicht. Dies geschieht leicht, indem man die Eintrocknung von Schnitten direkt unter dem Mikroskop beobachtet. Die angeschnittenen Zellen können dann bei der Zusammenziehung des Trichoms die Luft entweichen lassen. — Sehr elegant ist dieser Versuch, wenn das Wasser des Präparats zunächst durch Alkohol ersetzt wird und durch die rasche Verdunstung dieses Mediums dann ein oft ruckweises Verschwinden der Lumina in Erscheinung tritt. Nur achte man, um des Ergebnisses sicher zu sein, darauf, mit reinem Wasser zu arbeiten, da insbesondere der

aus hartem Wasser entstehende Verdunstungsrückstand die Zellmembranen oft an den Objektträger anklebt und so die Bewegung hemmt.

Eines weiteren Beweises dafür, daß die Scheibenzellen luftleer sind, bedurfte es eigentlich nicht; wäre Luft darin enthalten, so müßten Poren nachweisbar sein, um sie zu entlassen. Diese sind nach den oben dargestellten Versuchen nicht vorhanden.

Mit Hilfe eines sehr einfachen Experiments kann aber auch der positive Beweis dafür, daß die Zellen luftleer sind und nicht etwa nur verdünnte Luft enthalten, erbracht werden. Bemerkt sei, daß das sonst so überzeugende Anschneiden der Zellen in Flüssigkeit und das Eindringen dieser hier kein Ergebnis liefert, da die Lumina, wenn sie überhaupt sichtbar sind, stets Flüssigkeit enthalten.

Wird ein mit Schuppen besetztes Blattstück mit konz. Ferrocyankalilösung getränkt, getrocknet und mehrmals (bei meinen Versuchen 6mal) wieder getränkt und getrocknet, so gelingt es, reichliche Mengen von Blutlaugensalz in die Lumina der Scheibenzellen einzubringen. Dies Ferrocyankali kann mittels Eisenchlorid in unlösliches Berlinerblau verwandelt werden, eine Substanz, die nicht mehr aus dem Lumen der Zellen entweichen kann.

Läßt man nun ein derart vorbehandeltes Blattstück wieder vollkommen eintrocknen, so wird der in viel Wasser suspendierte Farbstoff komprimiert und muß, da er selbst nicht quillt, bei Wiederquellung des Trichoms durch seine Form genau anzeigen, wie weit oder vielmehr wie nahe die Wände der Zellen sich beim Austrocknen aufeinander zu bewegt haben.

Das Experiment läßt mit aller Deutlichkeit erkennen, daß beim Austrocknen ein völliges Verschwinden der Lumina stattfindet, daß also die Lumina der Scheibenzellen auch in unverletztem Zustande nicht etwa verdünnte Luft, sondern überhaupt gar keine Luft enthalten. — Bei der Betrachtung der Berlinerblau-Präparate zeigt sich nämlich, daß eine an normalen Trichomen nicht vorhandene, tiefschwarze Linie sich am Unterrand des Deckels hinzieht. Es sieht aus, als ob dort die Kontur mit Tusche schwarz gezeichnet sei. Das Berlinerblau ist zu dieser Linie zusammengedrückt, der ganze übrige Innenraum der Lumina dagegen ist farblos.

Warum die Schicht des Berlinerblau sich stets auf der Oberseite der Zellen findet, ist an sich hier ohne Bedeutung; es könnte

sein, daß diese Erscheinung daher rührt, daß (das Austrocknen der Schuppen findet nach oben [außen] hin statt) die nach oben gerichtete Wasserströmung die Farbstoffschicht der Oberseite anklatscht.

Ein typisches Gelingen dieses Experiments wird vielfach dadurch verhindert, daß die meisten Schuppenhaare infolge der auch in die Membranen der Deckel stattfindenden Berlinerblau-Einlagerung ihre Quellungsfähigkeit nur in sehr gemindertem Zustand behalten haben.

Über den Zellinhalt der Kuppelzelle gibt das Experiment keine Auskunft; dieselbe ist mit Schollen von Berlinerblau erfüllt. Schon aus dem mikroskopischen Bild der trockenen Schuppe geht hervor, daß diese Zelle niemals schwindet, sondern bei der Quellung nur ihre Gestalt ändert.

C. Erklärung der Mechanik der Trichompumpe.

In welcher Weise durch Quellung, also durch Vermehrung des Membranvolums, Hohlräume entstehen können, mußte durch Messungen klargestellt werden. Dieselben wurden zunächst bei *Tillandsia usneoides* L. gemacht.

Aus dem anatomischen Befund geht hervor, daß gequollene Schuppen ein konvexes Schild haben im Gegensatz zu dem ebenen der trockenen Schuppen. Alle Spezies mit starker Schuppenbekleidung eignen sich zur Prüfung dieser Tatsache; je größer die Trichome sind, umso besser tritt sie hervor. Im folgenden sind besonders Versuche, welche über die Quellung der Schuppen von *Tillandsia streptocarpa* Bak. angestellt wurden, genauer beschrieben. Ein in Wasser liegender Blattquerschnitt dieser Pflanze ist von sich drängenden, mit den Rändern und partiell mit den Scheibenteilen sich deckenden Trichomen derart umsäumt, daß eine Kuppel an die andere stößt. Nur selten erscheinen ebene Schuppen. Genauere Betrachtung lehrt dann, daß eine solche (auf dem Querschnitt) mit beiden Seiten die nebenstehenden Trichome deckt, daß also die Ebenheit ihrer Oberfläche durch passive, von dem Aufquellen der Nebenschuppen bewirkte Streckung sich erklärt.

Ferner ist hier die oben hervorgehobene Beobachtung heranzuziehen, daß die Schuppen mit einem großen Teil ihrer Schildunterfläche der Epidermis der Pflanze fest aufgewachsen sind.

Bei einer mehr in die Breite als in die Dicke gehenden Quellung der Membranen der Scheibe kann diese sich wegen der

Aufwachsung ihrer Unterseite nicht in die Breite dehnen, sondern muß konvex, kuppelartig in die Höhe gehen. Es muß ferner bei dieser Kuppelwölbung ein Vertikalzug ausgeübt, es müssen die Harmonikawände gestrafft und die Zellumina freigemacht resp. vergrößert werden, wenn eine festere Umrahmung die quellende Masse davor zurückhält, die Lumina auszufüllen.

Bei einer großen Anzahl von Schuppen verschiedener Spezies wurde die Länge der Außenlinie des Schildes in trockenem und gequollenem Zustand gemessen; die typischen Zahlen für *Tillandsia usneoides* L. seien hier eingefügt:

Außenlinie ungequollen in μ :	Außenlinie gequollen in μ :
115	160
136	195
145	210
106	145
98	135
120	180
Sa. 720	Sa. 1025

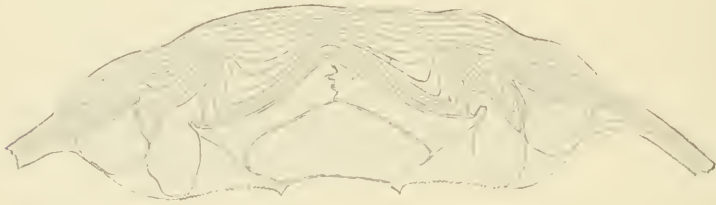
Diese Messungen ergeben als Durchschnitt der Länge der ungequollenen Außenwand 120 μ , der gequollenen 170 μ ; die Längenzunahme der Außenwand beträgt bei der Quellung fast 50%. — Bedenkt man, daß diese Längenzunahme nur in Gestalt der Wölbung sich auswirken kann, weil die Scheibe der Schuppen auf der Unterseite aufgewachsen ist, so wird der Mechanismus der Wasseraufnahme erklärlich.

Vorbedingung für ein Freiwerden der Lumina in der quellenden Schuppe ist, daß die Umrandung der Zellhöhlungen von einer die allgemeine Form bewahrenden, also die Hauptmasse der aufquellenden Membranen etwas an Starrheit übertreffenden Substanz gebildet wird; daß tatsächlich diese Umrandungen cellulosereicher sind als die anderen Teile der Membranen, wird unten gezeigt werden.

Aber nicht nur die Messung, sondern auch die Würdigung eines direkt beobachtbaren, bei der Quellung erscheinenden Details spricht für die Richtigkeit der Erklärung. Die trockenen, in Alkohol betrachteten Deckelwände erscheinen vollkommen strukturlos. Bei der Quellung wird deutliche Schichtung sichtbar, wie sie schematisch in Fig. 5 dargestellt ist. Die Schichten laufen, soweit sie in der Nähe des unteren Randes des Deckels sich finden, mit

dem Unterraum parallel; insbesondere bilden sie in den spitzen Zapfen im Querschnitt spitze Winkel. — Daß durch Volumvermehrung bei der Quellung diese Winkel stumpfer werden, war vorauszusehen. Der Widerstand, welcher einer durch die Volumvermehrung bewirkten Formänderung sich entgegenstellt, ist nach den luftleeren Zellumina hin ein geringerer als nach dem dicken Deckel zu. Beim Stumpferwerden der Winkel müssen die Zapfen breiter und weniger steil gespitzt sein. Zugleich müssen bei dieser Formveränderung der Zapfen die Harmonikawände gehoben, also gestrafft werden.

Auch diese Überlegungen können durch Herbeiführung extremer Quellung, wie sie bei der Erwärmung eines Querschnittspräparats mit Schwefelsäure eintritt, experimentell geprüft werden. Durch die Einwirkung der Schwefelsäure erscheint die Schichtung so stark oder fast so stark, wie sie die schematische Fig. 5 zeigt. —



Figur 5.

Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt, mit schematischer Einzeichnung der Schichtung der Deckelmembran. Vergr. 546:1.

Zeichnet man die Zapfen eines Deckels vor und nach Einwirkung der Säure, so ergibt der Vergleich der Bilder ohne weiteres das Stumpferwerden der Winkel, die Verbreiterung und Verkürzung der Zapfen. — Messungen in diesem Fall mitzuteilen, erübrigt sich, da so extreme Quellungen, wie sie im Experiment die Säure bewirkt, in der Natur nicht vorkommen.

Wird durch Kalilauge eine noch stärkere, zugleich die relativ starre Umfassung der Zellumina erweichende Quellung erzeugt, so geht die charakteristische Form des Trichoms verloren: die quellenden Membranen füllen auch die sonst stets freibleibenden Zellhöhlungen aus, wobei die Zapfen sich kugelförmig runden.

Das quellende Haar wirkt als Saugpumpe. Über die kapillare Wasserströmung zwischen Schuppenbelag und Epidermis der Tillandsien soll unten genaueres angeführt werden. Vorgreifend

sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß durch Kapillarwirkung der Raum (die körperlichen Ecken) rings um die Anwachsung des Trichoms herum bei jeder Benetzung sich mit Wasser füllt. Die Saugpumpe kann, des dicken Deckels wegen, nur nach unten wirken; hier sind als zwei Ringzonen um die Haarbasis herum die auf der Figur (3 und 5) ohne weiteres sichtbaren dünnen Membranstellen, durch welche das Wasser eingezogen wird.

Bei der Saugwirkung des Trichoms infolge der Quellungsspannung des Haardeckels erfolgt ein dauernder Wasserstrom aus dem kapillar außerhalb der Pflanze festgehaltenen Wasser in die Deckelzellumina hinein, wenn durch die Kuppelzelle auf osmotischem Wege Wasser aus den unliegenden Scheibenzellen entnommen wird: die Pumpe wirkt nicht nur einen Moment, sondern konstant, solange Wasser dem Trichom entnommen wird und noch Wasser in den körperlichen Ecken vorhanden ist.

So hat der dicke Deckel der Aufnahmetrichome von *Tillandsia* eine ganz andere, viel wichtigere Rolle, als sie ihm von Schimper zugeschrieben wurde; nur als untergeordnete Funktion neben der Wirkung als Saugorgan kommt die wohl gleichfalls vorhandene als Abschlußorgan der Wasserdurchlaßstellen in Betracht.

D. Die Struktur der Trichommembranen.

1. Die Struktur des Trichomdeckels, des mechanisch wirkenden Teils der Pumpe.

Die Inbetriebsetzung der Trichompumpen und ihre Funktion ist abhängig von der Struktur der Schuppenmembranen, insbesondere des Deckels. Folgende Versuche gaben über seine Substanz Auskunft:

Chlorzinkjod färbt die Deckel der Trichome nur schwach gelblich; dagegen nehmen mit diesem Reagens die Außenwand der Epidermis sowie die Unterseite der Trichome samt den Zapfen der Unterseite eine intensiv, manchmal leuchtend gelbe Farbe an. Stellenweise und undeutlich violett werden die Flügel der Trichome; nicht merklich tingiert erscheinen die Harmonikawände und die Querwände der Aufnahmezellen.

Frisch bereitetes Kupferoxyd-Ammoniak löst die Flügel sehr langsam und öfters unvollkommen unter Bildung der charakteristischen Auftreibungen; die Deckel der Scheibenzellen werden tief gelb, im übrigen bleibt das Haar unverändert.

Phloroglucin-Salzsäure färbt die Deckel grünlichgelb; als verholzte Elemente im Blatt erweisen sich nur die Sklerenchym-scheiden um die Gefäßbündel, sowie die (kleinen und spärlich vorhandenen) Tracheen.

Methylenblau bewirkt höchst intensive Färbung der Deckelsubstanz wie der Sklerenchymscheiden um die Gefäßbündel; weniger werden die andern Elemente des Schnittes tingiert. Durch vorsichtiges Auswaschen des gefärbten Präparats mit 2% Essigsäure gelingt es leicht, die Farbe aus allen Gewebeteilen bis auf die Trichomdeckel und Sklerenchymfasern zu entfernen: das Bild, welches die blauen Deckel rings um den farblosen Schnitt herum bieten, ist recht elegant. — Methylenblau färbt also nur die wulstig verdickten Bestandteile der Außenwand der Trichome, soweit dieselben für den Pumpmechanismus in Frage kommen, d. h. die Außenwände der Zellen 4, 8, 16; am Rand von 16 hört die Färbung auf. Dies stimmt mit der oben angeführten Beobachtung, daß die am Rand von 16 ansetzenden Flügelzellmembranen auf Chlorzinkjod (wenn auch undeutlich) positiv reagieren.

Es halten die Methylenblaufärbung nicht: die Harmonikawände und die Unterseite des Trichoms samt den Zapfen der Unterwand; nach der mechanischen Erklärung des Pumpvorgangs sind diese Teile nur passiv von Wichtigkeit, insbesondere scheinen die Zapfen der Unterseite nur als Widerlager für diejenigen der Oberseite zu dienen, um bei der Austrocknung das Lumen der Deckelzellen wieder völlig zum Verschwinden zu bringen.

Als Resultat dieser Färbungsversuche ergab sich die Vermutung, daß die Trichomdeckel aus einem Pektinstoff bestehen.

Auf einen solchen ließ auch die leuchtende Färbung, welche die Deckel (wie auch die Mesophyllmembranen) mit Rutheniumrot annehmen, schließen.

Um weiter auf Pektin zu prüfen, wurden nach Mangins¹⁾ Vorschrift Schnitte während 24 Stunden in 5% Salzsäure gelegt und dann mit Kalilauge behandelt. Dabei trat ein Zarterwerden der Trichomdeckel ein, Lösung fand aber nicht statt.

Werden derartig vorbehandelte Präparate nun durch Auswaschen von der Kalilauge befreit und mit Chlorzinkjod tingiert, so tritt momentan die tiefst violette Färbung sowohl der gesamten Trichommembranen inklusive der Deckel, wie auch der Mesophyllwände ein.

1) Mangin in Comptes rendus CX (1890), p. 295.

Daraus ist zu schließen, daß die Trichomdeckel aus einem Zellulosegerüst bestehen, in welches ein Pektinstoff reichlich eingelagert ist. Der Pektinstoff ist wohl als eigentlicher Träger der Quellung anzusehen.

Die Frage nach der Anordnung von Pektin und Zellulose in den Schuppendeckeln wurde mit Hilfe der Corrensschen¹⁾ Berlinerblau-Methode untersucht:

Nicht besonders vorbehandelte, also trocken geschnittene und sukzessive mit 10% Ferrocyankalilösung und Eisenchlorid getränkte Schuppen ergaben zunächst die schichtenweise Einlagerung des Berlinerblau hauptsächlich in die Membranzapfen der Oberseite. Damit ist zunächst erwiesen, daß die Schichtung auf verschiedenem Wassergehalt der Membranlamellen beruht und daß die bei der Imbibition das meiste Wasser aufnehmenden Teile des Deckels die Zapfen sind.

Ferner läuft direkt unter den Umfassungslinien des Deckels und in sehr geringem Abstand von ihnen (mit Immersion $\frac{1}{12}$ zu sehen) eine dunklere Berlinerblau-Linie; die außerhalb gelegene schmale Zone ist im Präparat fast farblos. Dies bestätigt, daß eine dichtere Zelluloselamelle den Abschluß der Deckelsubstanz nach außen und nach den Höhlungen der Scheibenzellen zu übernimmt.

Viel schöner sind die nach der Correns'schen Methode gewonnenen Bilder, wenn mit 5% Salzsäure während 24 Stunden und darauf folgend mit Kalilauge behandelte, also pektinfreie Schnitte nach ihr ausgefärbt werden. Diese Behandlung gewährt auch eine Vorstellung davon, wieviel Pektin in allen nicht kutikularisierten Membranen der Pflanze, also sowohl in den Wänden des Mesophylls wie denen der Trichome, vorhanden ist. Während nicht besonders vorbereitete Schnitte beim Eintauchen in die Eisenchloridlösung makroskopisch betrachtet nur den schwärzlichen von den Trichomdeckeln gebildeten Saum ringsum erhalten, im Innern aber fast farblos bleiben, nehmen entpektinisierte Schnitte momentan prachtvolle blaue Färbung an. — Auch auf diese Weise sind schöne Bilder der farblos bleibenden und sich scharf von den übrigen blauen Membranen abhebenden kutikularisierten Membranen zu erhalten.

Die Einlagerung des Berlinerblau in entpektinisierte Trichomdeckel, welche wesentlich an den Stellen erfolgen muß, wo das

1) Correns in Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIII, p. 294.

Pektin weggelöst ist, zeigt aufs schönste, daß dicht unter Ober- und Unterseite der Deckelmembran eine Anhäufung des Pektinstoffs im Zellulosegerüst statthatte: dort finden sich breite, tiefblau gefärbte Zonen, während die Mitte der Deckelmembran wesentlich heller, d. h. dichter und ärmer an Pektinstoff ist.

Diese periphere Lagerung des Hauptträgers der Quellung ist nach den mechanischen Gesetzen über Biegungsfestigkeit zweckmäßig.

2. Die Anordnung der Kutikula am Trichom.

Sudanglyzerin, welches als Kutikularreagens angewandt wurde, ließ die Trichome in allen Teilen vollkommen ungefärbt. Insbesondere wurde genau darauf geachtet, ob nicht eine wenn auch noch so dünne Kutikula sich über die Deckel und Flügel hinwegziehe. Dies ist durchaus nicht der Fall, ein Beobachtungsergebnis, welches bereits Haberlandt¹⁾ (wenigstens bezüglich der Deckelwände) erhalten hat und auf welches später bei Besprechung der Benetzungsfähigkeit der Trichome zurückgegriffen werden soll. — Stark kutikularisiert ist dagegen die ganze Außenwand der Epidermis inklusive der Wände der Aufnahmezellen. Das mit Sudanglyzerin gewonnene Bild zeigt, daß morphologisch die Aufnahmezellen noch zum Trichom gehören, also dessen eingesenkten und seitlich mit den Epidermis-Zellwänden verwachsenen Stiel bilden derart, daß die unten an die Aufnahmezellen angrenzende Parenchymzelle die haarbildende Epidermiszelle darstellt.

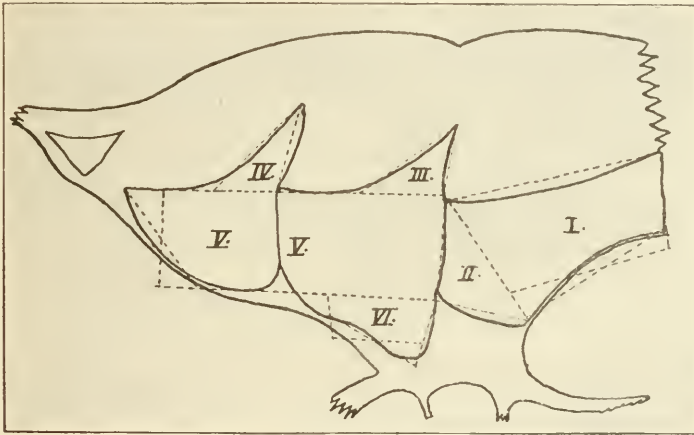
Geradezu ideal klar zeigen die nach der oben gegebenen Anweisung entpektinisierten und dann mit Chlorzinkjod gefärbten Schnitte die feinsten Details der Kutikular-Erstreckung. Alle Zellwände sind in solchen Präparaten dunkel violett, die Kutikula aber ist tief und leuchtend gelb gefärbt; der Kontrast der Farben ist ein sehr großer. — Auch derartige Bilder zeigen, daß insbesondere Oberseite, Flügel und der allergrößte Teil der Unterseite der Trichome nicht kutikularisiert sind. Die gelbe Kutikulalinie zieht sich von der Verwachsungsstelle von Haar und Epidermis aus nur ein ganz kurzes Stückchen an der Unterseite der 4-Zellen hin und bedeckt, wie besonders hervorgehoben sei, die für die Wasseraufnahme wichtige dünne Membranstrecke nicht mehr.

1) Haberlandt, l. c., p. 209.

E. Die Leistungsfähigkeit der Trichompumpen.

Nicht ohne Interesse ist die Frage, wie groß das Wasservolumen ist, welches durch einmaligen Hub der Pumpeinrichtung ins Innere der Deckelzellen eines Trichoms befördert wird; wieviel Trichome auf einer gegebenen Fläche stehen und wieviel Wasser dementsprechend bei einmaliger Benetzung, ohne Berücksichtigung des osmotischen Stroms in Kuppel- und Aufnahmezellen hinein, zur Förderung gelangt.

Eine derartige Berechnung kann Näherungswerte für das bei der ersten Benetzung eines trockenen Blattes aufgenommene Wasservolumen gewähren, welche geeignet sind, eine Vorstellung von den natür-



Figur 6.

Tillandsia streptocarpa Bak. Schuppenhälfte, für die Berechnung des Inhalts der Scheibenzellen eingerichtet. Vergr. 820 : 1.

lichen Lebensverhältnissen der Pflanzen zu geben. Sie wurde ausgeführt, indem eine Anzahl von Schuppen, welche beim Schneiden genau median getroffen waren, mit dem Zeichenapparat bei Vergrößerung 820 gezeichnet und die Durchmesser der Deckelzellen ausgemessen wurden. — Von einem dem Mittelwert dieser Durchmesser möglichst entsprechenden Haar (Fig. 6) wurde dann in der Weise weiter der Flächeninhalt des Querschnittes der Scheibenzellumina bestimmt, daß die unregelmäßigen Querschnittsfiguren annähernd (so genau, wie dies ohne besondere Hilfsmittel möglich war) in regelmäßige Figuren (Dreiecke und Vierecke) verwandelt wurden, aus welchen dann die Querschnittsflächen bestimmbar waren.

Wie das Flächenbild (zB. Fig. 1) jeder *Tillandsia*-Schuppe lehrt, sind die Scheibenzellen ungefähr im Kreis angeordnet, sodaß ohne wesentlichen Fehler für die Bestimmung ihrer körperlichen Inhalte die Guldinsche Regel angewendet werden kann.

Unter Vernachlässigung der sehr schmalen Radialwände sowie der dünnen Harmonikawände, welche beide überdies auch durch Imbibition Wasser aufnehmen, ist also der Flächeninhalt der Querschnittsfiguren (in mm^2 der vergrößerten Figur) mit dem Abstand ihrer jeweiligen Schwerpunkte (in mm der vergrößerten Figur) von der Rotationsachse zu multiplizieren, um auf diese Weise den Rauminhalt (in mm^3 der vergrößerten Figur) zu erhalten. Durch Division mit der räumlichen Vergrößerungszahl (= lineare Vergrößerungszahl³ [820³]) wird somit der wirkliche Rauminhalt der Scheibenzellen in mm^3 erhalten¹⁾. Derselbe beträgt in dem der Untersuchung hier unterzogenen Spezialfall bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. $0,000464 \text{ mm}^3 = \text{annähernd } \frac{1}{2153} \text{ mm}^3$; somit heben 2153 Schuppen auf einen Hub 1 mm^3 Wasser.

Diese Ziffern müssen, wenn die Wasserförderung durch die Trichompumpen gewürdigt werden soll, unter Berücksichtigung folgender weiterer Faktoren betrachtet werden:

1) Unter Zugrundelegung unserer Fig. 6 wird die Berechnung des Fassungsraums der Deckelzellen $4 + 8 + 16$ von *Tillandsia streptocarpa* Bak. im folgenden durchgeführt:

1	2	3	4	5	6	7	8
No. der Fig.	Abstand d. Schwer- punkte v. d. Achse in mm	log. von (2)	Flächen- inhalt in mm^2	log. von (4)	Rauminhalt des von (1) beschriebenen Ringes		
					log.	num (in mm^3)	
I.	11,3	1,05308	331,5	2,52048	4,37174	23 536,67	log. 2 2 2 0,79818
II.	26,0	1,41497	84,0	1,92428	4,13743	13 722,50	
III.	32,8	1,51587	52,8	1,72263	4,03768	10 906,41	
IV.	54,9	1,73957	60,375	1,78085	4,31860	20 825,71	
V.	50,0	1,69897	534,8	2,72819	5,22534	168 011,54	
VI.	37,5	1,57403	81,2	1,90956	4,28177	256 135,44	
Summe der Rauminhalte in mm^3						256 135,44	

Vergrößerung linear = 820.

Vergrößerung räumlich = $820^3 = 551\,368\,000$.

Wahrer Rauminhalt der von I—VI beschriebenen Ringe = $\frac{256\,135,44}{551\,368\,000} \text{ mm}^3$

= $0,000464545 \text{ mm}^3 = \text{ca. } \frac{1}{2153} \text{ mm}^3$. Die Fehlergrenze dieser Berechnung dürfte 3% nicht überschreiten.

Zunächst ist die zur Imbibition der Trichomwände behufs Quellung und Auslösung des Pumpzuges nötige Wassermenge nicht berücksichtigt. Nach derselben Methode, welche der Berechnung der Zellinhaltsräume diene, wurden trockene und maximal gequollene Trichome von *Tillandsia streptocarpa* Bak. ausgemessen. — Es sei gestattet, diese Berechnungen in extenso hier zu unterdrücken; ihr Resultat war, daß bei der genannten Art annähernd $\frac{1}{3216}$ mm³ (fast genau $\frac{2}{3}$ der Wassermenge, welche für die Füllung der Hohlräume benötigt wird) in die Membranen von Scheibe und Flügel der Schuppe eingelagert wird, um die Quellung zu bewirken.

Ferner ist, wie oben bereits angedeutet, der dauernde Wasserstrom, welcher osmotisch der Kuppelzelle entnommen wird und solange ungeschwächt andauert, als in den körperlichen Ecken unter dem Trichom noch kapillar festgehaltenes Wasser sich findet, und noch keine Sättigung des Pflanzengewebes stattgefunden hat, zu berücksichtigen. Dieser Wasserstrom muß bedeutende Quantitäten ergeben, wahrscheinlich größere Ziffern, als sie durch den einmaligen Hub der Deckelzellen geliefert werden. Denn ein solcher Hub findet einmal in dem Bruchteil einer Sekunde statt, der osmotische Strom dagegen dauert sicher stundenlang an. Um die Werte dieses Stromes festzustellen, wurden Wägungen gemacht, deren Ergebnisse am Schluß der vorliegenden Arbeit ihren Platz gefunden haben.

Dagegen ist von der Menge des durch einen Hub geförderten Wassers ein mit dem Trockenheitszustand des Untersuchungsmaterials wechselnder Faktor abzurechnen. Die oben gegebenen Ermittlungen stützen sich auf die Quellung, welche beim Übergang von absoluter Trockenheit (Alkohol) zu maximaler Benetzung eintritt. Derartige Maximalgrenzen der Pumpwirkung werden in der Natur kaum vorhanden sein; jedenfalls müßte erst an den natürlichen Standorten der Pflanzen nachgewiesen werden, daß eine ähnliche Austrocknung der Trichome, wie sie an Herbarpflanzen stattfindet, im Leben erreicht wird. — Ohne weiteres wird nach dieser Erwägung zuzugeben sein, daß das Quantum des in Wirklichkeit von *Tillandsia streptocarpa* Bak. durch den Hub einer Schuppe geförderten Wassers geringer ist als $\frac{1}{2153}$ mm³; seine Größe muß mit dem Austrocknungs-Koeffizienten der Deckelzellmembranen wechseln.

Aus der Ziffer, welche die maximale Wasseraufnahme eines Trichoms bei einmaligem Hub ergibt, lassen sich Berechnungen über die Ergiebigkeit der Einrichtung für die Wasseraufnahme einer ganzen Pflanze mit approximativem Resultat anstellen.

Die Zahl der Trichome auf einer gegebenen Epidermisfläche ist bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. leicht zu ermitteln. Werden die Schuppen abgeschabt, so bleiben dunkelbraune Kreise in der Flächenansicht sichtbar, welche den Aufnahmezellen entsprechen; jeder Kreis repräsentiert ein abgeschabtes Haar. — Spaltet man das Blatt seiner Fläche nach längs und schabt das Mesophyll ab, so gelingt es leicht, sehr ausgedehnte Präparate zu erhalten, welche durchsichtig genug sind, um die dunklen Kreise mit voller Klarheit zu zeigen. Durch Einzeichnen der Haaransatzstellen im Rechtecke mittels des Zeichenapparats ist dann die Zahl der in die Rechtecke fallenden Trichome festzulegen. — Viele Messungen ergaben für *T. streptocarpa* Bak. als Durchschnittszahl pro $1 \text{ mm}^2 = 53$ Schuppen. Ein Unterschied in der Schuppenzahl von Ober- und Unterseite des Blattes, pro mm^2 berechnet, ist nicht vorhanden; dies erleichtert die folgenden Rechnungen.

Das Exemplar von *Tillandsia streptocarpa* Bak., welches zu diesen Untersuchungen diente, ist mir von Herrn Prof. Schwacke (No. 10010) mitgeteilt worden. Wie dies bei der Spezies typisch ist, verschmälern sich die Blätter vom Ende des Scheidenteils, wo die größte Breite liegt, ganz allmählich in die Blattspitze. Die Blätter stellen also sehr langgezogene und schmale gleichseitige Dreiecke dar, deren Flächeninhalt aus Basis und Höhe ohne weiteres ermittelbar war. Nur mußte bei dem Herbarexemplar darauf Rücksicht genommen werden, daß die Messungen an gequollenen Blättern auszuführen waren.

Das Mittel aus sieben Messungen (so viele unversehrte Blätter waren an dem Exemplar; die übrigen sind teilweise abgebrochen) war für die Basalbreite 8,6 mm, für die Blattlänge (Höhe) 227 mm; der Flächeninhalt der vorliegenden Blätter beträgt im Durchschnitt für Oberseite + Unterseite = 1952 mm^2 . — Das Exemplar hatte 18 gute Blätter und dazu eine Anzahl nicht mit in Rechnung zu stellender, durch braune Farbe schon sich als abgestorben erweisender. Die von Schuppen bedeckte, für die Wasseraufnahme zur Verfügung stehende Fläche beträgt also 35136 mm^2 .

Unter Einstellung der oben gewonnenen Zahlen sind an den 18 Blättern rund 1880000 Schuppen vorhanden. Jede Schuppe

braucht $\frac{1}{3216}$ mm³ Imbibitionswasser, um in Tätigkeit zu treten und fördert maximal $\frac{1}{2153}$ mm³ Wasser mit dem ersten Hub; die Gesamtmenge des bei einmaliger Benetzung von der vorliegenden Pflanze aufgenommenen Wassers beträgt also maximal 1451 mm³ Wasser.

Hier trat die Frage auf, wie sich die rechnerisch gefundene Wassermenge zu dem bei einmaliger Benetzung einer toten Pflanze aufgenommenen Wasserquantum verhalte.

Die folgenden Wägungen wurden auf Veranlassung von Herrn Prof. Dorn im physikalischen Institut zu Halle durch Herrn Dr. Wallstabe nach den von mir angegebenen Versuchsbedingungen ausgeführt. Ich bin beiden Herren für ihre Bemühungen zu großem Dank verpflichtet.

Folgende Versuchsanordnung war nach den im vorstehenden beschriebenen Ergebnissen der mikroskopischen Betrachtung einzuhalten:

Ein Stück eines trockenen Blattes, dessen Flächenausdehnung in gequollenem Zustand zunächst unbekannt war, wurde derart ausgeschnitten, daß oben und unten (an den Schmalseiten) Schnittflächen waren, während die Längsseiten von der unverletzten Epidermis mit Schuppenbelag gebildet waren. Zugleich war darauf Rücksicht genommen, das Stück von einem Blatt auszuschneiden, welches durch andere Blätter derselben Pflanze vor Verletzungen geschützt gewesen war.

Durch Eintauchen der Enden in eben an der Erstarrungsgrenze befindliches Paraffin wurden darauf die Schnittflächen geschlossen; die Temperatur des Paraffins gab die Sicherheit, daß beim Eintauchen keine weitergehende Füllung der zwischen Schuppen und Epidermis befindlichen Kapillarräume durch das Verschlußmittel eintrat.

Von diesem Blattstück wurde das Gewicht ohne und mit Paraffin ermittelt; dann wurde es zunächst 1 Minute in 75% Alkohol getaucht, um bei der folgenden Benetzung mit Wasser ein völliges Eindringen des Wassers in die Kapillarräume zwischen Schuppen und Epidermis zu gewährleisten.

Endlich wurde das Blattstück direkt aus dem Alkohol in ein großes Quantum erwärmten destillierten Wassers gebracht und unter mehrmaliger Veränderung der Lage darin belassen. — Nach

den bei der mikroskopischen Untersuchung gewonnenen Ergebnissen durfte erwartet werden, daß völlige Quellung der Trichome eintreten, also ein Hub der vorhandenen Pumpen stattfinden werde.

Beim Herausnehmen aus dem Wasser wurde das oberflächlich anhaftende Wasser, so gut dies ging, durch Abschleudern entfernt und darauf in einem mit gut eingeschliffenem Stöpsel versehenen Wägegläschen (welches schon bei den beiden vorhin erwähnten Wägungen gedient hatte) das Gewicht des benetzten Stückes ermittelt.

Folgendes waren die Wägeergebnisse:

a) 6. Dezember 1903.

Pflanzenstück ohne Paraffin		75,78 mg,
„ mit „		86,26 „
„ „ „	, 5 Minuten in Wasser von	
	20° benetzt	 281,46 „
Aufgenommene Wassermenge		195,20 „

b) 13. Dezember 1903.

Pflanzenstück ohne Paraffin laut oben angegebener		
Wägung		75,78 mg,
Pflanzenstück mit Paraffin ¹⁾		85,53 „
„ „ „	, 15 Minuten in Wasser von	
	25° benetzt	 325,62 „
Aufgenommene Wassermenge		240,09 „

Durch die beschriebene Benetzung wurde dasselbe Pflanzenstück im ersten Fall mit dem 2,8fachen, im zweiten mit dem 3,2fachen seines Trockengewichts belastet: die tote Pflanze nimmt also bei Benetzung ungefähr das dreifache ihres Eigengewichts an Wasser in den Schuppenbelag auf.

Nach Abbruch der Wägeversuche wurde das verwendete Blattstück aufgeweicht, unter Abzug der kleinen mit Paraffin bedeckten Enden auf seine Flächenausdehnung berechnet und diese zu zweimal 336,62 mm² gefunden. Auf die ganze Pflanze berechnet nimmt ihre mit Schuppen bedeckte Fläche bei einer 5 Minuten dauernden Benetzung (erster Wägeversuch) 10 187 mm³, bei 15 Min. Benetzung (zweiter Versuch) 12 530 mm³, wie sich gleich ergeben wird, nur in ihren Schuppenbelag auf.

1) Die Differenz im Gewicht des paraffinierten Stückes an den beiden Wägungstagen wird durch in der Zwischenzeit stattgefundene geringfügige Bestoßung des (nachher auf seine Dichtigkeit geprüften und gut befundenen) Paraffinverschlusses erklärt.

F. Versuche, ob die tote Pflanze dem Schuppenbelag Wasser entzieht.

Für die spätere Verwertung dieser Wägeregebnisse ist nun von Wichtigkeit die Beantwortung der Frage, ob am toten Material innerhalb der ersten bei jenen Versuchen angesetzten Quellungsdauer von 5—15 Minuten und ferner ob während der Dauer der Wägung eine osmotische Aufnahme des Wassers durch die Aufnahmezellen eintritt.

Folgende Versuche wurden in dieser Hinsicht angestellt:

a) Ein 2 cm langes Blattstück wurde in der oben angegebenen Weise mit Paraffin an den Schnittflächen verschlossen; nach kurzer Vorbehandlung in 75% Alkohol 5 Minuten in Wasser von 20° gelegt; darauf für 5 Minuten in 10% Ferrocyankalilösung von 20° gebracht, endlich, ohne Abwaschen, in verdünnte Eisenchloridlösung übertragen und darin 15 Minuten belassen.

Wenn vom toten Material während der gegenüber dem ersten Wägeversuch doppelt so langen Dauer der Benetzung in die Aufnahmezellen Wasser aufgenommen wird, muß auch die (gleiche Imbibitionskraft besitzende) Ferrocyankalilösung eindringen, es muß also die Bildung von Berlinerblau in der oberen Aufnahmezelle an Schnitten konstatierbar sein.

Dies war nicht der Fall. Das Blattstück wurde getrocknet, in trockenem Zustand geschnitten und die Schnitte in Wasser untersucht. Berlinerblau war in den Scheibenzellen, wesentlich weniger in den Kuppelzellen vorhanden; es fehlte vollständig in den Aufnahmezellen. Damit ist bewiesen, daß die osmotische Substanz in den (toten) Aufnahmezellen, wenigstens für die erste Füllung der Trichome, nichts von dem Wasser wegnimmt.

Zugleich ergab der Versuch nebenbei noch die völlige Versicherung, daß der Paraffinabschluß der Schnittflächen vollkommen dicht ist. Es hätte zweifelhaft sein können, ob des Schuppenbelags der Blätter wegen in dem am Erstarrungspunkt befindlichen Paraffin nicht doch die Bildung kleiner Wasserwege nach den Schnittflächen hin möglich gewesen wäre. Diese hätten bei dem geschilderten Versuch sich durch Berlinerblaubildung verraten müssen; sie waren nicht vorhanden.

b) Ein in gleicher Weise durch Paraffin abgeschlossenes Blattstück wurde nach Eintauchen in Alkohol für 5 Minuten in 10% Ferrocyankaliumlösung von 20° getaucht und dann mit dem an-

haftenden Ferrocyankalium 36 Stunden lang in der feuchten Kammer bei Zimmertemperatur gehalten.

Nach dieser Zeit wurde das gelbe Blutlaugensalz in Berlinerblau verwandelt mit dem Resultat, daß der Farbstoff überall in den Scheiben- und Kuppelzellen, nirgends aber in den Aufnahmezellen gefunden wurde.

Es findet also auch in der Zeit von 36 Stunden keine osmotische Aufnahme von Wasser ins Innere der toten Pflanze statt. Die aufgewendete Versuchszeit ist lang genug, um sogar zu dem Schluß zu führen, daß die toten Aufnahmezellen überhaupt kein Wasser mehr osmotisch den oberen Trichomzellen entziehen.

Die bei den Wägungsversuchen gefundene Zunahme des Gewichts der benetzten Pflanze muß sich also auf die periphere, außerhalb der Epidermis liegende Wasserspeicherung beziehen; sie muß sich, später genauer darzustellende Resultate hier vorwegnehmend, zusammensetzen aus dem Imbibitionswasser der Trichommembranen, dem Füllwasser der Trichomlumina, dem Füllwasser des von Trichomen und Epidermis gebildeten Kapillarsystems und schließlich dem oberflächlich liegenden, nicht durch Imbibition in die Trichommembranen aufgenommenen Benetzungswasser.

IV. Die Zuleitung des Wassers zu den Trichompumpen.

A. Die Funktion des Flügels der einzelnen Schuppe.

Nachdem im vorstehenden die Mechanik der Pumptrichome von *Tillandsia* ihre Erklärung gefunden hat, sei untersucht, in welcher Weise die Pflanze das Wasser den Pumpen zuleitet; eine weitere Tätigkeit der Einzelschuppe und das Zusammenarbeiten der Schuppenbekleidung eines ganzen Blattes steht nun in Frage.

Der leicht zu wiederholende Fundamentalversuch dieses Abschnittes wird von Schimper¹⁾ wie folgt beschrieben:

„Befeuchtet man eine dicht mit Schuppen besetzte Art, etwa *Tillandsia usneoides*, *T. recurvata* oder *T. Gardneri*, so geht sofort die bisherige silbergraue Farbe der Pflanze in Reingrün über. Ein kleiner Wassertropfen, auf ein solches Blatt gelegt, verhält sich ganz ähnlich, wie auf Fließpapier; er verschwindet in einigen Sekunden und

1) Schimper, l. c., p. 70.

„hinterläßt einen dunklen Fleck. Diese Erscheinung zeigt uns, daß die Epidermis sehr benetzbar ist, sodaß die Luft zwischen den Haaren schnell verdrängt wird, eine Eigenschaft, welche sonst stark beschuppten Blättern vieler nicht epiphytischer Bromeliaceen vollständig fehlt.“

Bei der Aufsaugung des Wassers durch den Schuppenbelag handelt es sich um eine kapillare Erscheinung, welche an lebenden wie toten Blättern in gleicher Weise eintritt. So vollständig ist die Verdrängung der Luft durch das Kapillarwasser, daß Stücke aus dem Herbar genommener Blätter der typisch beschuppten, extrem atmosphärischen Arten auf Wasser geworfen nach kurzer Zeit untersinken.

Die immense Benetzungsfähigkeit der Pflanze wird durch das Fehlen der Cuticula um das Trichom herum (siehe oben, p. 174), nicht aber durch die Benetzbarkeit der in Wirklichkeit unbenetzbaren Epidermis erklärt.

Rasche Einsaugung des Wassers folgt nach den Kapillargesetzen aus der dichten Stellung der benetzbaren Membranen; hier treten die Flügel der Trichome als wichtigste Organe auf und finden ihre physiologische Erklärung.

Schimper¹⁾ hielt sie, mit Reserve ausgesprochen, für dem Verdunstungsschutz dienende Organe:

„Es erschien mir die schützende Funktion der Flügel einer experimentellen Beantwortung nicht fähig, indem ihre Entfernung kaum möglich sein dürfte. Es kann daher diese Funktion nicht als definitiv festgestellt betrachtet werden, so wahrscheinlich sie auch ist.“

Ohne Zweifel ist die Funktion der Flügel als Schutzorgan gegen Verdunstung eine sehr wichtige und wird unten genauer gewürdigt werden; noch größere Bedeutung aber haben diese Organe für die Aufnahme des Wassers.

Die Flügel der Schuppen wirken als kapillare Saugorgane, um das Wasser den Scheibenzellen zuzuführen.

Unter der Annahme, daß Trichome und Epidermis des Blattes, welche in spitzem Winkel gegeneinander geneigt sind, positive und gleiche Benetzungsfähigkeit hätten, würde der benetzende Tropfen in dem von Unterseite eines Trichoms und Oberseite der Epidermis gebildeten Winkel derart fortschreiten, daß er (vorausgesetzt die

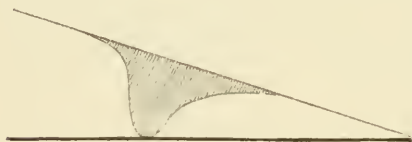
1) Schimper, l. c., p. 73.

Luft könne entweichen) schließlich in der körperlichen Ecke selbst zur Ruhe käme. Um die vollständige Aufnahme des Tropfens durch die Pumpeinrichtung des Trichoms zu ermöglichen, müßte die Adhäsion an der Oberseite der Epidermis überwunden, also eine gewisse und nicht kleine Kraft aufgewandt werden, um den Tropfen von der Epidermis loszureißen.

Nach dem oben dargestellten anatomischen Befund liegen die Verhältnisse aber anders und für die Pflanze viel günstiger.

Benetzung findet nur an den nicht kutikularisierten Zellwänden statt; das Trichom ist auch auf der Unterseite nicht kutikularisiert und deswegen benetzbar, die Außenseite der Epidermis dagegen mit Kutikula überzogen und nicht benetzbar.

Dies gegensätzliche Verhalten ist zunächst für die Verdrängung der Luft durch das Wasser von Wichtigkeit. Da das Wasser nur einseitig adhärirt und an der Schuppenmembran herabfließt, kann die Luft längs der nicht benetzbaren Epidermis entweichen; die vollkommene Füllung des Kapillarraumes wird dadurch ermöglicht.



Figur 7.

Schema zur Veranschaulichung des Verhaltens eines Wassertropfens im Winkel eines Trichoms.

Ferner ist die Einrichtung geeignet, das Wasser mit der möglichst geringen Arbeitsleistung in die Trichompumpen aufnehmen zu lassen. Unter der Annahme, daß nur ein kleinstes Tröpfchen sich im Winkel zwischen Schuppe und Epidermis befinde, wird dies

ungefähr die Gestalt haben, welche in Fig. 7 dargestellt ist. Oben sind die Menisken negativ, das Tröpfchen breitet sich ringsum weit aus und benetzt eine große Fläche, unten ist ein positiver Meniskus vorhanden, welcher im äußersten Fall die Kutikula gerade eben berührt. Eine Zerreißen des Tropfens bei der Aufnahme ist nicht nötig, deswegen auch kein Kraftverlust und kein Verlust an der Epidermis adhärierenden Wassers vorhanden.

Ein völliges Einsaugen des Wassers in den innersten Winkel der körperlichen Ecke unter dem Trichom findet nicht statt: aus der oben beschriebenen Verbreitung der Kutikula etwas über die Anwachsungsstelle des Trichoms hinaus flach becherförmig um die Basis der Scheibe herum (Fig. 8) folgt, daß der innerste Teil des Winkels (oder besser der körperlichen Ecke) oben und unten mit Kutikula bekleidet, also beiderseits nicht benetzbar ist. Vor dieser

beiderseits kutikularisierten Strecke bleibt der Tropfen liegen: es ist, wie oben gezeigt, diejenige Stelle, welche als verdünnte Membranstrecke für das Einströmen des Wassers in das Lumen der 8er Zellen in Frage kommt.

Die ganze Einrichtung, daß der Kapillartropfen unten nicht benetzt, also kein Wasser durch Ausbreitung auf der nicht aufnahmefähigen Epidermis und in den innersten räumlichen Ecken verloren geht, ist ein Ausdruck der höchsten Sparsamkeit mit Wasser. Die Einrichtung ermöglicht ferner das Entweichen der



Figur 8.

Schematische Darstellung der Kutikula-Anordnung an der Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. — Tief schwarz gezeichnet sind die kutikularisierten Membranteile.

Luft und entlastet zugleich die osmotisch aus dem Trichom das Wasser heraussaugenden Zellen, da das kapillar unter den Schuppen befindliche Wasser nicht zerrissen werden muß und deswegen bei geringer Arbeitsleistung große Wasserquantitäten gefördert werden können.

B. Die Bildung von Kapillarräumen durch die Gesamtheit der Schuppen.

Nach der Erwägung der Kapillarwirkungen, welche zwischen einer einzelnen Schuppe und der Epidermis der Pflanze statthaben, sind die von mehreren nebeneinander stehenden Trichomen und damit die von dem gesamten Schuppenkleid eines *Tillandsia*-Blattes bewirkten Verhältnisse ins Auge zu fassen.

Die Verteilung der Schuppen über die Oberfläche der extrem atmosphärischen Tillandsien ist eine sehr dichte mit allseitigem ungefähr gleichem Abstand der Einzeltrichome. Insbesondere fehlt bei diesen Arten die ausgeprägte Stellung der Schuppen in Längsreihen mit größerem Querabstand, welche bei manchen

anderen, speziell terrestrisch lebenden Bromeliaceen vorkommt. Wird in der oben (p. 178) beschriebenen Weise das Bild der Trichomverteilung auf einem größeren Epidermisstück entworfen, so ordnen sich die Glieder in (unregelmäßige) Parastichen.

Ausmessungen der Schuppen und der ihnen auf der Epidermis zur Verfügung stehenden Fläche geben Auskunft über die gegenseitige Deckung der Schuppenflügel und damit über die von diesen gebildeten Kapillarräume. — Genauer untersucht wurde in dieser Beziehung zunächst *Tillandsia streptocarpa* Bak.

Bei dieser Art sind aus später anzuführenden Gründen die Schuppenflügel einseitig stark verlängert, nach den anderen Seiten rings um das Schild herum ziemlich schmal. Aus den unregelmäßig gezackten Umrissen wurden durch viele Messungen die Mittelwerte von Schildbreite und kleinstem Durchmesser des Flügels am Schild bestimmt: ersterer beträgt $177\ \mu$, letzterer $247\ \mu$. — Auf $1\ \text{mm}^2$ kommen bei der Pflanze 53 Schuppen (siehe oben, p. 178), welche gegenseitig ungefähr gleichen Abstand haben.

Nach diesen Ziffern beträgt die Fläche des Schildes $0,0246\ \text{mm}^2$, der ganzen Schuppe $0,0479\ \text{mm}^2$; die 53 Schuppen würden, ohne Deckung ihrer Ränder, nicht $1\ \text{mm}^2$, sondern $2,544\ \text{mm}^2$ einnehmen. — Daraus folgt, daß eine sehr starke Deckung stattfindet, und zwar beträgt die gedeckte Fläche der Schuppe $0,0290\ \text{mm}^2$, die ungedeckte $0,0189\ \text{mm}^2$: Gedeckt liegen von der ganzen Schuppenfläche ungefähr $\frac{3}{5}$, ungedeckt dagegen ungefähr $\frac{2}{5}$.

Zur weiteren Verrechnung dieser Größen wurden zwei konzentrierte Kreise gezeichnet im Größenverhältnis von Schild und Schuppe. Naturgemäß gibt ein Sektor, der $\frac{2}{5}$ des ganzen Kreiswinkels groß ist, die Größe der ungedeckt bleibenden Fläche. Dabei ist außer acht gelassen, daß vom Schild nicht nur ein Sektor frei bleibt; denn unter der Voraussetzung, daß die Schuppen auf Geraden angeordnet seien, deren sich im $\text{mm}^2 = \frac{1}{53} = 7,28$ finden, ergab sich, daß die übergreifenden Flügelteile ungefähr $\frac{1}{3}$ des Schild-Durchmessers decken müssen.

Infolgedessen kommt für die Berechnung des unbedeckt bleibenden Schildteils nicht nur der $\frac{2}{5}$ des Schildes einnehmende Sektor ($= 0,0058\ \text{mm}^2$) in Betracht, sondern auch noch der Sektor, welcher begrenzt wird von Radien, die $= \frac{1}{3}$ des Schildradius sind und einen Winkel von $\frac{3}{5}$ des Kreiswinkels $= 216^\circ$ einschließen (also $\frac{2}{45}$ der Schildfläche bildet), also $= 0,0016\ \text{mm}^2$ groß ist. Die Genauigkeit erhöht sich noch, wenn man beachtet, daß einer-

seits beide der zu addierenden Größen nach unten abgerundet sind, während zugleich anderseits bei Hinzunahme des zweiten kleinen Sektors der erste größere Sektor um ein wenig verkleinert werden muß. — Die Summe der beiden Sektoren beträgt $0,0074 \text{ mm}^2$; dies ist der freibleibende, nicht gedeckte Teil des Schildes.

Die freibleibende Fläche des Flügels wird durch Subtraktion des freibleibenden Schildteils von $\frac{2}{5}$ der ganzen Schuppenfläche, somit $= 0,0115 \text{ mm}^2$ gefunden.

Wie unten auszuführen sein wird, kommt für die Verdunstung der Pflanze gegen Ende ihrer jeweiligen Austrocknung wesentlich die Abgabe aus den Deckelwänden der Scheibenzellen in Betracht; die Berechnung des frei der Luft ausgesetzten Teils der Scheibe ist deswegen nicht ohne Wichtigkeit.

Welche Bedeutung sie besitzt, mag daraus erhellen, daß aus der Rechnung ein für die Wasseraufnahme von *Tillandsia streptocarpa* Bak. bemerkenswertes morphologisches Detail seine Erklärung findet:

Vorgreifend sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß bei dieser (und einer ganzen Anzahl anderer Spezies der Gattung), wie Fig. 20, 21 zeigt, die Trichomflügel einseitig in lange, zungenförmige Flächen ausgezogen sind. Diese Zungen decken immer; sie sind im trockenen Zustand aufgerichtet und stehen, als haarartige Gebilde schon dem unbewaffneten Auge sichtbar, frei in die Luft. An ihnen schlägt sich der Tau vorzugsweise nieder. Da nach der ohne weiteres durch mikroskopische Betrachtung ihre Bestätigung findenden Rechnung jede Zunge sich über dem Schild der Nachbarschuppe aufrichtet, läuft das kondensierte Tauwasser sofort auf dies Schild herab, wird hier durch Imbibition in die Deckelwände der Scheibenzellen aufgenommen und setzt die Pumpeinrichtung in Tätigkeit.

1. Das Volum der Kapillarräume und seine Änderungen bei Benetzung und Austrocknung.

Durch die weitgehende gegenseitige Deckung der Schuppen wird ein sehr ausgebreitetes System von Kapillarräumen geschaffen. Daß ein einzelner Wassertropfen nicht nur von einem einzigen Trichom, sondern von Hunderten ausgenutzt wird, geht aus der Würdigung der Größenverhältnisse von Wassertropfen und Schuppen sowie aus der (vgl. oben p. 182 die Beschreibung des Benetzungsverlaufes) Beobachtung hervor, daß jeder eingesogene Tropfen auf

ein größeres Gebiet sich kreisförmig verteilt. Die völlige Füllung der Kapillarräume durch das Wasser erhellt aus der absoluten Farbenänderung des befeuchteten Stückes aus Weißgrau in tief Grün; nur durch Verdrängung aller Luft aus den Kapillaren kann die den weißgrauen Farbenton trockener atmosphärisch lebender Tillandsien hervorbringende totale Lichtreflexion an den Membranen der Flügel beseitigt werden. Die völlige Benetzbarkeit der Schuppen und zugleich die Unbenetzbarkeit der Epidermis ist, wie oben dargelegt, Vorbedingung für derartig vollkommene Füllung der Kapillarräume.

Hier sei darauf hingewiesen, daß die für die lebende Pflanze in Betracht kommende Summe des Volums der Kapillarräume sowohl aus dem nachher zu schildernden Verlauf der Verdunstungslinie wie auch (noch leichter) in folgender Weise berechenbar ist:

Ist das Volum des Wassertropfens, welches leicht durch Dosierung einer sehr genau graduierten Pipette abgemessen werden kann, bekannt (V) und nachher der Durchmesser der kreisförmigen, durch die Benetzung grün gewordenen Fläche, so ergibt sich das Volum der wassergefüllten Kapillaren daraus, daß das bekannte Wasservolum verwendet wurde: als Quellungswasser der Trichom-Membranen (A), zur Füllung der Trichom-Lumina beim ersten Hub (B), als Füllwasser der Kapillaren (X). Ferner ist noch den Trichomen äußerlich anhaftendes Wasser, welches ohne direkten Nutzen für die Pflanze verdunstet und nur indirekt durch Erzeugung von Verdunstungs-Kälte nützt (C), zu berücksichtigen. — Die Größen $A + B$ sind direkt durch Ausmessung von ungequollenen und gequollenen Schuppen ermittelbar (siehe oben, p. 176); C ist auf sofort anzugebendem Weg bestimmbar. Also ist $X = V - (A + B + C)$.

Dabei ist nun zu beachten, daß die zur Bestimmung von C zu machende Wägung an toten (ad hoc von der zu untersuchenden Pflanze zu trocknenden) Blättern, welche (vgl. oben, p. 182) die Gewähr bieten, daß kein Wasser osmotisch aufgenommen wird, ausgeführt werden muß.

Die zur Bestimmung von C dienende Wägung beruht auf folgender Überlegung: Wird das Blatt maximal benetzt, so muß den Trichomen äußerlich anhaftendes Wasser vorhanden sein. Dies ist nicht (durch Imbibition) fixiert; es verdunstet also rascher als das Imbibitionswasser der Membranen. Werden in raschen Intervallen Wägungen vorgenommen (was zweckmäßig in der Weise geschieht, daß der wandernde Zeiger der Wage beobachtet wird),

so muß die Abfallslinie solange steil gehen, als noch frei verdunstendes Wasser vorhanden ist; sie muß weniger steil werden in dem Moment, wo nur noch imbibiertes Wasser verdunstet. Aus der Lage der Knickung der Abfallslinie ist ohne weiteres die Menge des freien Benetzungswassers ablesbar.

Einwandsfreie Resultate, welche erlauben, die Knickungsstelle in der Abfallslinie klar zu erkennen, können nur dann erzielt werden, wenn für starke Benetzung des zu wägenden Pflanzenteils gesorgt, wenn dieser frei aufgehängt wird und endlich genügend hohe Lufttemperatur die Verdunstung des Wassers sich rasch abspielen läßt.

Da die vorhin (p. 180) dargestellten Wägungen im Wägläschen stattfanden, war bei ihnen die Knickung der Abfallslinie zwar vorhanden, aber für Berechnungen nicht genügend markiert; es wurde deshalb ein neuer Versuch unternommen.

Ein Blattstück von *Tillandsia streptocarpa* Bak. wurde gewogen, mit Paraffin beiderseits verschlossen, wieder gewogen, mit einer Drahtschlinge versehen und auch davon das Gewicht ermittelt.

Ohne vorherige Benetzung mit Alkohol wurde das Blattstück darauf 30 Minuten lang derart in Wasser von 25° gelegt, daß der Draht nicht weiter, als dies unbedingt erforderlich war, ins Wasser kam.

Die ermittelten Gewichte waren folgende:

Blattstück trocken, ohne Draht	157,91 mg,
„ „ mit „	193,79 „
„ „ „ „ und Paraffin	218,79 „
„ benetzt, „ „ „ „	590,84 „

Die Wägung des frei aufgehängten Blattstücks begann am 16. Dezbr. 1903, Vorm. 9 h 30'; Gewichtsbestimmungen wurden bis 11 h 8' alle 2 Min. gemacht mit Ausnahme der Pause von 10 h 47' bis 10 h 54'; von 11 h 8' ab wurden die Wägungen mit Intervallen von je 10 Min. ausgeführt bis 1 h 55'. — Von 2 h 53' bis 3 h 0' erfolgten nochmals vier Wägungen. — Barometerstand während des Versuchs 750,24 bei 0°; Temperatur konstant 15,8°; Luftfeuchtigkeit 7,04 g pro cm³.

Das benetzte Blattstück wog zu Anfang des Versuchs 590,84 mg. Bis zum 9 h 59' erreichten Gewicht von 548,80 mg geht die Linie, welche die graphisch dargestellten Wägungsziffern verbindet, absolut gerade; von dem um 9 h 59' erreichten Punkt ab nimmt die Ver-

dunstung wenig, aber bei der Genauigkeit der Wägungen deutlich ab. Bei 9^h 59' und Gewicht 548,80 mg liegt die gesuchte Knickung in der Linie, von da ab geht diese wieder bis 12^h 46' und 286,58 mg als vollkommene Gerade weiter. Der Winkel, welchen die sich im Knickungspunkt schneidenden Geraden bilden, beträgt unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen 3° 20'.

Nach den eben angegebenen Ziffern hat das Blattstück bei der Benetzung 372,05 mg Wasser aufgenommen; davon ist freiliegendes, weder in die Kapillaren noch in die Membranen und Lumina der Schuppen aufgenommenes Benetzungswasser 42,04 mg.

Die Methode dieser Bestimmung wurde deshalb so genau dargestellt, weil sie für die spätere Aufstellung der Wasserbilanz der lebend untersuchten *Tillandsia*-Arten von Wichtigkeit ist. — Einige weitere Angaben, die aus dem fernerem Verlauf der Verdunstungslinie abzunehmen sind, seien weiter unten gemacht.

Eine Berechnung der Summe der Kapillarovolumina nach der ersten (p. 188 skizzierten) Methode ist bei der trockenen Pflanze nicht möglich, weil infolge der stattgehabten Zersetzung und Entfärbung des Chlorophylls beim Trocknen sich die Grenzen der kapillaren Ausbreitung eines benetzenden Wasservolums nicht genau bestimmen lassen. Auch würde eine derartige Berechnung keinen zutreffenden Schluß auf die Verhältnisse des Lebens zulassen, da an totem Material die Fehlergrenzen bei den vor stattgehabter Benetzung außen übermäßig erweiterten Kapillaren viel zu groß wären.

Über die Änderungen im Volum der Kapillaren bei der Austrocknung gibt ein für das Verständnis der gesamten Verhältnisse wichtiges Experiment genügend genauen Aufschluß:

Legt man ein trockenes, dem Herbar entnommenes Blatt von *Tillandsia usneoides* L. (Arten mit größeren Blättern, also auch *T. streptocarpa* Bak. eignen sich nicht gut für den Versuch, weil die Bilder nicht übersichtlich genug sind) unter das Mikroskop und betrachtet mit schwacher Vergrößerung das Vordringen von Wasser in und an der Schuppenbedeckung (vom Wassertropfen aus schiebt sich rasch ein Wassermantel über das ganze Organ), so sieht man eine deutliche und charakteristische Lageveränderung der Schuppenflügel. Die vorher stark abstehenden Flügel senken sich und legen sich aufeinander.

Aus den Fig. 3 und 4 geht hervor, daß diese Bewegung der Flügel die mechanische Folge der Quellung der Deckelwände des Schildes ist.

Durch diese Lageveränderung der Flügel geht zwar, wie unten auszuführen sein wird, ihr für die Tau-Kondensation besonders günstiges Abstehen in der Luft verloren, aber die Kapillaren werden nach außen verkleinert, das kondensierte Wasser wird vollkommener aufgenommen und insbesondere fester gehalten.

Die zweite mikroskopische Beobachtung, welche hier angezogen werden muß, ist folgende:

Läßt man unter dem Mikroskop einen Schnitt wechselnd quellen und eintrocknen (siehe oben, p. 166), so beobachtet man, daß bei der Austrocknung die Scheibenteile der Schuppen (welche sich partiell decken, vgl. p. 186) sich fest aufeinander pressen, bei der Quellung dagegen sich von der Epidermis entfernen. Daraus geht hervor, daß die innern, nach der Epidermis des Blattes zu belegenen Kapillarräume sich bei der Benetzung des Blattes erweitern. — Die Erweiterung ist zwar relativ bedeutend, aber absolut so gering, daß die Kapillarität in diesen Räumen niemals aufgehoben wird; es findet zunächst eine Speicherung des Wassers statt. Zugleich kommt aber die Erweiterung der innern Kapillaren auch der Verschiebbarkeit des aufgenommenen Wassers zugute, d. h. der kapillaren Ausbreitung des gegebenen Wasserquantums in benachbarte, noch unbenetzte oder nicht völlig gefüllte Kapillaren, bis alles Wasser in die inneren, nach der Epidermis zu belegenen Kapillarräume aufgenommen ist.

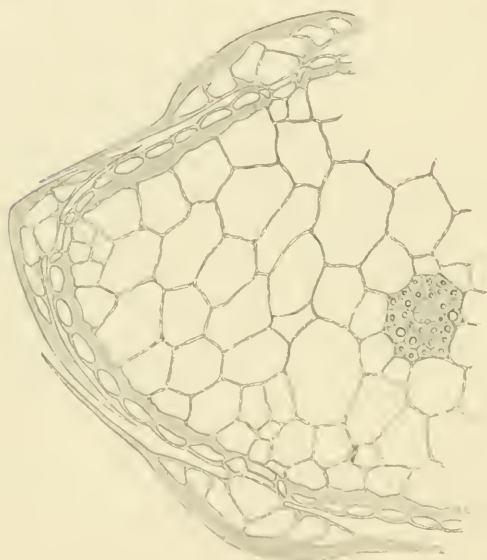
Beide durch die Quellungsbewegung der Schuppen bewirkten Änderungen in der Größe der Kapillarräume, sowohl die Verengerung der äußern (der Ausführungsräume) wie die Erweiterung der inneren (der Speicher- und Fortleitungsräume) sind zweckmäßige Anpassungen, welche die Wasseraufnahme unterstützen.

Die Austrocknungsbewegung der Schuppen dagegen schützt das in den Pflanzenleib (das Mesophyll) aufgenommene Wasser vor Verdunstung und rekt zugleich die Flügel wieder in die Luft, um bei Abkühlung derselben neue Taubildung hervorzurufen.

2. Verbindung der Kapillarräume untereinander und besondere Ausbildungen derselben.

Je weiter hin das System der Kapillarräume sich erstreckt, umso vollkommener wird das benetzende Wasser aufgesogen. Das Ideal der Ausdehnung des Kapillarnetzes wird erreicht, wenn nicht nur alle Schuppen des Blattes, sondern auch alle der ganzen Pflanze

in kapillarer Verbindung stehen. Am leichtesten ist dies bei stielrundem, insbesondere keine die Verbindung unterbrechende scharfe Blattränder aufweisendem Blatt zu erreichen. Tatsächlich sehen wir alle extrem atmosphärisch lebenden und zugleich den Tau kondensierenden *Tillandsia*-Arten nach stielrunden Blättern streben und es ist wohl kein Zufall, daß die Art, deren Blätter durchaus den Stämmchen gleichen und mit ihnen durch ununterbrochenen Schuppenbelag in völliger kapillarer Verbindung stehen, daß *Tillandsia usneoides* L. weitaus die größte geographische Verbreitung



Figur 9.

Querschnitt durch den Blattrand von *Tillandsia coarctata* Gill. mit auf der Kante stehender Anschlußschuppe.
Vergr. 280 : 1.

bei § *Anoplophytum* und § *Platystachys* treten so scharfe Blattränder auf, daß besondere Anschlußschuppen (Fig. 9) die kapillare Verbindung von Ober- und Unterseite des Blattes vermitteln müssen. Diese Trichome haben, wie die beigegegebene Figur von *Tillandsia coarctata* Gill. zeigt, eine gekielte, dachförmige Gestalt; sie liegen auch in gequollenem Zustand der Epidermis relativ dicht auf und werden einerseits von den Nachbarschuppen der Oberseite, anderseits von denen der Unterseite gedeckt.

Noch bemerkenswerter ist die durch besondere Randschuppen hergestellte Kapillarverbindung bei zwei Arten, nämlich bei *Tilland-*

besitzt. Die Zahl der Arten, welche, ohne gegenseitige Verbindung verschiedener Blätter, stielrunde Blätter oder solche mit derart gerundeten Kanten haben,

daß die normalen Schuppen die Kapillarverbindung über die ganze Blattfläche weg herstellen, ist bei den Untergattungen *Phytarrhiza* und *Diaphoranthema* übergroß.

Nur bei wenigen Arten der genannten Untergattungen (zB.

Tillandsia angulosa Griseb., *T. coarctata* Gill.), häufiger dagegen

sia variegata Cham. et Schdl. und *T. bulbosa* Hook. — Hier sind, wie dies Schimper¹⁾ für die letztgenannte Art genauer beschreibt, die Blätter dauernd derart schlauchförmig eingebogen, daß sie eine vollkommene Röhre bilden. Ein Rand deckt und liegt fest dem Rücken des andern Randes angepreßt. Hier kann nun die Kapillarverbindung des Wassers von einem Rand zum andern quer über die Mitte ohne weiteres erfolgen. Um den Weg aber abzukürzen, sind auch hier besonders ausgebildete Anschlußschuppen (Fig. 10) längs des ganzen deckenden Randes vorhanden. Dachförmige Gestalt derselben würde hier den Zweck verfehlen; deshalb sind



Figur 10.

Querschnitt durch den Blattrand von *Tillandsia variegata* Cham. et Schdl.
mit Anschlußschuppe. Vergr. 250 : 1.

die Flügel asymmetrisch nach außen gewaltig verlängert, legen sich dicht auf die normalen Schuppen des Blattrückens in der Nähe des gedeckten Blattrandes und stellen so die kapillare Verbindung her.

Eine biologisch abweichende Stellung von den übrigen atmosphärischen Bromeliaceen wird dadurch den beiden genannten Arten (und ebenso, wie es scheint, einigen Spezies der Untergattung *Pseudocatopsis*, welche merkwürdigerweise wie jene nach Herrn Ules Mitteilung je eine besondere Ameisenart in ihren Rosetten beherbergen) ermöglicht. Es sind Rosettenformen mit großen, knollenförmigen Wasserreservoirs, die aber nicht durch freien Einlauf des Regenwassers in rinnenförmigen Blattoberseiten, sondern durch kapillare Zuleitung im Schuppenbelag gefüllt werden. Von Wichtigkeit für diese Formen ist, daß das Wasser in die Kapillar-

1) Schimper, l. c., p. 75.

räume der geschlossenen Blattröhre rasch hineinkommt; der Weg wird abgekürzt durch die geschilderten Anschlußtrichome.

Wie vollkommen der gegenseitige Anschluß der Kapillaren um ein *Tillandsia*-Blatt der extrem atmosphärischen Form herum ist, zeigt die Möglichkeit, es als Heber zu benützen. Krümmt man ein frisches Blatt (sehr schön geht der Versuch zB. bei *Tillandsia streptophylla* Scheidw.), stellt es in ein Glas Wasser und sorgt dafür, daß der über den Rand des Glases überhängende Blatteil tiefer liegt als das Niveau des Wassers, so wird dies rasch abgehebert.

Eine Vergrößerung des für die erste Aufsaugespeicherung des benetzten Wassers (welches nachher durch die Trichome ins



Figur 11.

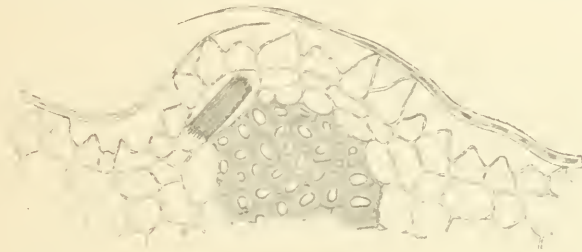
Tillandsia rhiphioides Ker. Querschnitt durch die Blattunterseite.

Vergr. 250 : 1.

Mesophyll gepumpt werden soll) wichtigen Kapillarraums, also gewissermaßen ein Reservoir, aus dem die Pumpen gespeist werden können, zugleich auch eine intensive Vermehrung der Pumpen selbst stellen mit Schuppen ausgekleidete Skulpturen der Blattoberfläche, insbesondere tiefe Längsriefen derselben, dar.

Bei nur wenigen Arten kommen sie vor; merkwürdigerweise haben zwei verschiedene Untergattungen (*Aerobia* und *Platystachys*) unabhängig die gleiche Anpassung ausgebildet (*Tillandsia rhiphioides* Ker, *T. arequitae* André, *T. pruinosa* Sw., *T. caput-medusae* Ed. Morr., *T. purpurea* R. et Pav.).

Die Abbildung dieser Anpassung (Fig. 11) schon zeigt, daß neben der Vergrößerung des kapillaren Systems und der Vermehrung der Pumptrichome durch derartige Riefen zugleich ein Verdunstungsschutz für die in den Versenkungen befindlichen Schuppen geliefert wird, eine Ausbildung, die in noch erhöhtem Maße sich bei *Tillandsia rectangulara* Bak. findet. — Auch hiervon eine Abbildung zu geben erübrigt sich, da der Blattquerschnitt dieser Art einer sehr bekannten Figur, nämlich dem Querschnitt durch das cölosperme Endosperm von *Conium maculatum* L. gut entspricht. Als tiefe, nach innen stark erweiterte Rinne ist hier die Blattoberseite der Unterseite eingesenkt; die Blattränder berühren sich in trockenem Zustand völlig, in nassem beinahe. Das von den Schuppen in der großen Höhlung gebildete Kapillarsystem kann nur vom Blattrücken



Figur 12.

Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt durch die äußersten Teile des Blattes, nahe der Blattscheide. Vergr. 280 : 1.

her gefüllt werden; enthält es aber (von Regenfällen herstammendes) Wasser, so ist dies vor jeder Verdunstung geschützt.

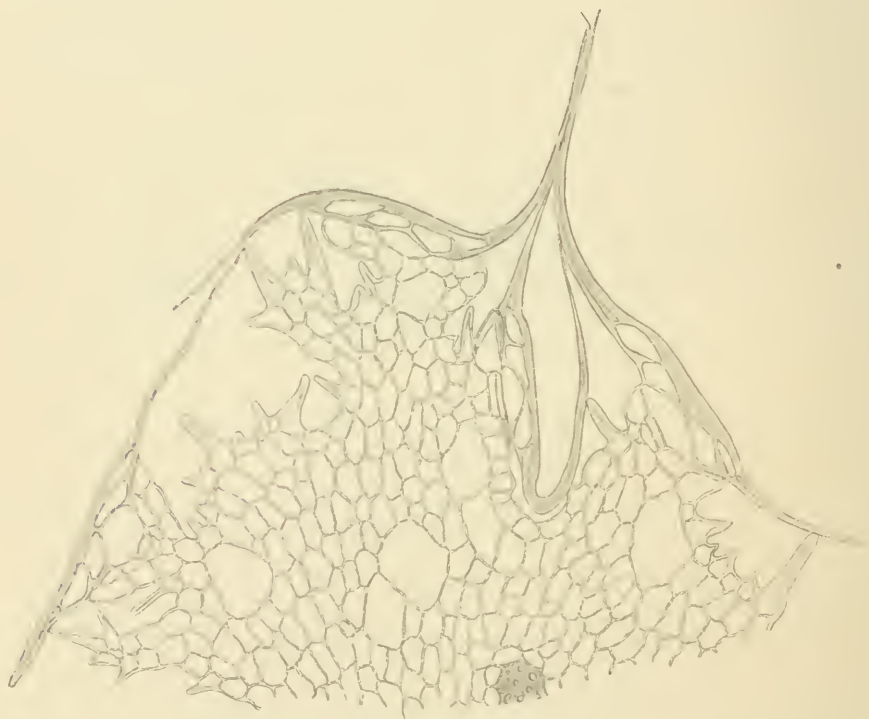
Eine auf anderem Wege erzielte Vergrößerung der Kapillarräume ist relativ selten; sie kommt nur bei der durch die Dicke ihres Schuppenbelags fast abnorm erscheinenden *Tillandsia Sprengelii* Kl. sowie bei wenigen sehr kleinen, aber in viele dicht gedrängte Stämmchen geteilten kryptogamoiden Formen vor, welche sich schon durch ihren moosartig-polsterförmigen Wuchs vor allzu großer Verdunstung schützen, nämlich bei *Tillandsia coarctata* Gill. (= *T. bryoides* Griseb.), *T. pusilla* Gill. (= *T. lichenoides* Hieron.), *T. virescens* R. et Pav. — Hier treten (Fig. 12) papillös vorgezogene Epidermiszellen auf, welche die Schuppenflügel hindern, völlig herabzusinken und stets relativ sehr große Kapillarräume zwischen sich garantieren.

Eine Verbindung beider Prinzipien der Kapillarenvergrößerung, nämlich tief eingesenkte, mit Schuppen bekleidete Buchten und

zugleich die Flügel der Schuppen von der Epidermis abhaltende Hörner, wurde bei der gleichfalls kryptogamoiden *Tillandsia loliacea* Mart. gefunden und in Fig. 13 dargestellt.

3. Die Verdunstung des Wassers in den Kapillaren und aus den Trichommembranen.

Während bisher nur das Verhalten des tropfbar flüssigen Wassers unter den Schuppen in Frage kam, ist nun nicht uninteressant, die Verdunstungsvorgänge zu verfolgen.



Figur 13.

Tillandsia loliacea Mart. Teil eines Blattquerschnittes. Vergr. 300 : 1.

Daß bei reichlicher Benetzung nicht alles Wasser sofort durch die Saugpumpen aufgenommen wird, geht daraus hervor, daß eine in Wasser getauchte lebende *Tillandsia* noch lange grün bleibt. Nur tropfbar flüssiges Wasser kann die Lichtzerstreuung an den Schuppenmembranen aufheben, nicht aber Wasserdampf. Bei dem sonnigen Standort aller extrem atmosphärischen Tillandsien ist

aber sicher, daß sehr rasch auch in den Kapillaren Verdunstung eintreten muß.

Hier sei daran erinnert, daß die gesamten Trichome und damit auch die Schuppenflügel nicht kutikularisiert sind; daß die Wassertropfen das Trichom benetzen, nicht aber die Epidermis. Solange überhaupt noch tropfbar flüssiges Wasser in den Kapillaren vorhanden ist, hängt es an den Membranen der Schuppen, müssen diese also maximal mit Wasser imbibiert sein. Aus den imbibierten, nicht gegen die Luft abgeschlossenen Membranen findet selbstverständlich Verdunstung statt, wenn die äußere Luft nicht dampfgesättigt ist. Solange die Membranen Wasser verdunsten, findet weiter Wärmebindung, also Abkühlung, statt.

Demnach wird, solange noch Wasser unter den Schuppen sich befindet, bei Temperaturerhöhung der Atmosphäre (wie sie unter der Einwirkung der Sonne jeden Tag stattfindet), wenigstens solange die Luft bewegt ist (und die extrem atmosphärischen Tillandsien wachsen, soweit ich dies übersehen kann, nur an Stellen, die dem Wind zugänglich sind, ja sie suchen zugige Standorte) ein fortgesetzter Wechsel des Aggregatzustandes des Wassers eintreten: Wasserdampf in den Kapillaren wird infolge der Wärmebindung, welche durch die auf der Außenseite der Schuppe stattfindende Verdunstung dauernd erfolgt, stets wieder flüssig, sobald ein den äußern Druck übersteigender Gasdruck in den Kapillaren vorhanden ist. Es wird demnach, solange noch flüssiges Wasser in den Kapillaren sich findet, stets Druckkonstanz außen und innen herrschen.

Daraus folgt zunächst, daß der Wasserverlust, welcher aus den Ausmündungen der Kapillaren stattfindet, nur sehr klein sein kann. Aus ihnen entweicht Wasser nur durch Diffusion in die äußere Luft; bei der bedeutenden Reibung des Gases in den Kapillaren wird der Diffusionsverlust minimal sein.

Im wesentlichen trifft deswegen die Verdunstung nur das Imbibitionswasser der Schuppenmembranen. Da dies Wasser nun nicht frei liegt, sondern zwischen die Mizellen der imbibierten Membran eingelagert ist, unterliegt der Verdunstung wesentlich nur besonders festgehaltenes Wasser, sie muß also relativ langsam verlaufen.

Dies stimmt mit den Ergebnissen des oben mitgeteilten ersten Wägungsversuchs überein: Das tote Blattstück jenes Versuchs wog am 6. Dez. 1903 Vorm. 11 h 8' = 277,54 mg; es wog am 7. Dez.

1903 Vorm. 10^h 8' = 162,94 mg, hatte demnach in 23 Stunden (bei Temperatur konstant = 10,2° und Druck 744 mm) nur 114,60 mg Wasser abgegeben und hielt noch 48,34 mg des kapillar aufgesaugten Wassers. — Dabei ist allerdings besonders hervorzuheben, daß dies Blattstück sich dauernd in dem (offenen) Wägegölchen und im abgeschlossenen Raum des Wagekastens befand. Bei völlig unbehinderter Verdunstung, wie sie durch die Bedingungen des dritten Wägeversuchs angestrebt wurde, geht die Abgabe des Wassers rascher vor sich.

Nach diesen Erwägungen ist der weitere geradlinige Verlauf der bei langdauernden Wägungen gefundenen Abfallslinie verständlich. Nach der (vgl. oben, p. 190) ersten Knickung der Linie, welche durch das Verbrauchsein des äußerlich anhaftenden Wassers ihre Erklärung findet, müßten Unregelmäßigkeiten (jedenfalls Abweichungen von der Geraden) eintreten, wenn nicht ganz automatisch der Druck in den Kapillaren dem äußern Luftdruck gleich gehalten würde.

Im Verlauf der völlig durchbearbeiteten Verdunstungslinie des dritten Wägeversuchs war rechnermäßig die Menge des in die Lumina der Scheibenzellen des Blattstücks aufgenommenen Wassers des ersten Hubes (bei einem Flächeninhalt des Blattstücks von 1369,98 mm² nach den p. 176, 177 gegebenen Ziffern berechnet = 33 mm³) um 10^h 25' verdunstet. Bei dem von diesem Zeitpunkt und 496 mg gebildeten Punkt der Linie zeigt sich keinerlei Knickung oder Krümmung des geradlinig zur Darstellung kommenden Verdunstungsverlaufes. Bei der Dauerwirkung der Pumpen muß jeder durch Verdunstung aus den Deckelwänden im Lumen der Scheibenzellen entstehende Wasserverlust solange kontinuierlich aus den Kapillaren gedeckt werden, als darin noch reichlicher tropfbar flüssiges Wasser vorhanden ist. Erst mit dem Verbrauch dieses kann eine Änderung im Verlauf der Verdunstungslinie eintreten. Diese Änderung kann aber nicht als Knickung, sondern muß als Rundung in Erscheinung treten. Sie beginnt mit minimaler Abweichung von der Geraden um 12^h 30' und 307,0 mg und geht wieder in eine Gerade über beim Punkt 2^h 43' und 239,0 mg; der letztbezeichnete Punkt ist der, bei welchem nur noch gasförmiges Wasser in den Kapillaren sich findet, das ganz langsam, unter dauernder Abkühlung, durch Diffusion entlassen wird.

So kann auch aus diesem Versuch mit großer Genauigkeit das Volum der Summe der Kapillaren des untersuchten Blatt-

stücks berechnet werden: das darin aufgenommene Wasser wiegt 284,01 mg.

Ferner ist der Versuch geeignet, das Imbibitionswasser der Schuppen zu bestimmen: sein Gewicht ist die Differenz zwischen 239,0 mg und dem Trockengewicht des Blattstücks (218,79 mg); es beträgt 20,21 mg.

Nach den oben (p. 177) gegebenen Ziffern ist rechnermäßig das Gewicht des Imbibitionswassers = 22,58 mg zu bestimmen; die frappante, weit innerhalb der Fehlergrenzen fallende Übereinstimmung dieser Zahlen ist ohne Zweifel ein günstiger Zufall, denn wenn auch die Fehlergrenzen des Wägevorsuchs minimal sind, so betragen die der Trichomausmessung doch 3% und die vorhandene Differenz zwischen rechnermäßig und durch Wägung gefundenem Imbibitionswasser dürfte das sechsfache des ermittelten Wertes haben, ohne einen Zweifel an der Richtigkeit der stattgefundenen Ermittlungen zuzulassen. So ist das Resultat dieser Berechnung ein sicherer Beweis dafür, nicht nur, daß die Unstetigkeiten in der beobachteten Verdunstungslinie richtig interpretiert sind, sondern auch für die Richtigkeit der oben ausgeführten rechnermäßigen Bestimmung des Schuppenvolums in ungequollenem und gequollenem Zustand.

Wird dieser physikalisch exakte Wägungsversuch in die Praxis des Pflanzenlebens mit der jede Nacht stattfindenden Betauung der Blätter übersetzt, so kann als sicher ausgesprochen werden, daß, ganz abgesehen von dem durch die Stomata aus dem Mesophyll kommenden Wasser, in den Kapillarräumen dauernd feuchtere Luft vorhanden ist, als außen.

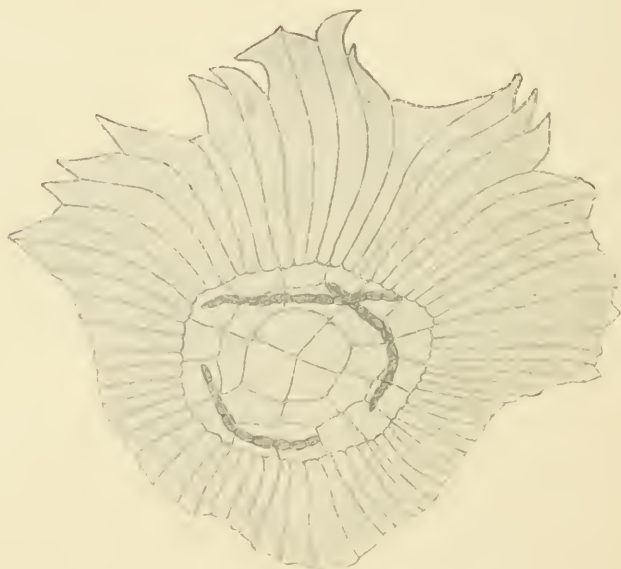
4. Verwendung der bezüglich der Kapillarräume festgestellten Ergebnisse zur Erklärung biologischer Einzelercheinungen.

a) Epiphytische Mikroflora im Schuppenbelag.

Eine bemerkenswerte Illustration der vorstehenden Ergebnisse wird durch das Leben geliefert. Nicht nur die Wasserbehälter, welche von den Blattscheiden großer Bromeliaceen (insbesondere *Vriesea*-Arten) gebildet werden, haben ihre Vegetation von *Utricularia*-Formen und ihre endemischen Crustaceen¹⁾, sondern auch

1) Vgl. Ule in Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. XVI (1898), p. 308.

unter den Trichomen, insbesondere in den Schuppenwinkeln der extrem atmosphärischen *Tillandsia*-Arten, hat sich häufig eine Mikroflora angesiedelt. Unsere Fig. 14 stellt eine (größtenteils am Rand abgebrochen gezeichnete) Schuppe von *T. ionantha* Planch. dar, welche im Innenwinkel Fäden einer chlorophyllgrünen Alge (des einen, fast geschlossen zylindrischen Chromatophors wegen vielleicht *Ulothrix* spec.) beherbergt. Unter den Schuppen von *T. usneoides* L. fand sich ein *Pleurococcus*; *T. caput-medusae* Ed. Morr. war reichlich mit einem *Chroococcus* besetzt; bei *T. dependens*



Figur 14.

Tillandsia ionantha Planch. Schuppe mit Fäden einer epiphytischen Alge im Innenwinkel. Vergr. 190 : 1.

Hieron. und *T. decomposita* Bak. begegnete (oft massenhaft) *Gloeo-capsa* spec.; *T. capitata* Bak. beherbergt eine niedliche *Calothrix*-Art usw.

Alle diese Algen gehören amphibischen, auch Austrocknung ertragenden Formenkreisen an; ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß die Arten endemische Bewohner der *Tillandsia*-Schuppen sind. Sie mögen mit angewehtem Staub an ihren merkwürdigen Standort gelangt sein; dieser aber bot den Keimen reichlich Wasser zur Vermehrung und Ausbreitung.

b) Einige pflanzengeographische Probleme.

Eines der beachtenswertesten pflanzengeographischen Probleme ist vielleicht von den Betrachtungen über die an den Schuppen der extrem atmosphärischen Tillandsien stattfindende Wärmebindung ausgehend in Angriff zu nehmen: die rätselhaft weite Verbreitung von *Tillandsia usneoides* L. und einigen nahen Verwandten, insbesondere *T. recurvata* L. und *T. polytrichioides* Ed. Morr. — Nicht nur im Habitus, welcher bei zweien dieser Arten durch den Namen vorzüglich beschrieben wird, sondern auch im Vorkommen unter den verschiedensten äußeren Bedingungen haben diese Arten etwas kryptogamenartiges. Insbesondere *T. usneoides* L., dieses typischste Charaktergewächs des wärmeren Amerika, geht von den Südstaaten Nordamerikas bis an die Grenzen Patagoniens und bis an die temperierte Region Chiles. Sie steigt auch in vertikaler Richtung hoch in den Anden an; die vertikale Verbreitung teilt sie mit *T. polytrichioides* Ed. Morr.

„Les mêmes espèces se retrouvent absolument identiques, „au sommet du Sorata, dans la »puna« de l'Argentine et „dans la forêt vierge de Rio de Janeiro“¹⁾.

Mit aller Reserve sei auf folgende Möglichkeit der Erklärung für das Ertragen der verschiedensten Klimate hingewiesen:

Das Schuppenkleid dieser extrem atmosphärischen Arten könnte als Isolator wirken, welcher verhindert, daß der Pflanzkörper die Temperaturschwankungen der Außenwelt so intensiv mitmacht, wie dies ohne die Trichome geschähe.

In heißem Klima wird bei der nächtlichen Taubildung ein größeres Wasserquantum den Kapillarräumen zugeführt werden, bei der intensiven Tagesverdunstung eine größere Wärmemenge gebunden werden, als in kühlerem Klima, wo einerseits die Tagesverdunstung, anderseits aber auch die nächtliche Betauung geringer sind. Dementsprechend wäre es nicht ausgeschlossen, daß die Innentemperatur der Pflanze (und auf die kommt es wesentlich an) eine nicht völlig parallel der Außentemperatur des Standorts verlaufende Kurve darstellte, sondern bei den kältesten wie wärmsten Standorten sich vielleicht wenig von einem Durchschnittswert entfernte.

Hinzu kommt, daß nach Verdunstung des Wassers in den Kapillaren die Schuppenbekleidung als stark wirksame Isolation gegen die Außentemperatur in Betracht zu ziehen ist.

1) Mez in DC. Monogr. Phanerog. IX (1896), p. LXXXII.

Inwieweit die poetische Schilderung Grisebachs¹⁾ von der Dattelpalme, welche durch Wasserzufuhr aus dem Boden und Verdunstung in der Laubkrone sich die Innentemperatur ermäßigt, experimentell begründet ist, weiß ich nicht. Bei den extrem atmosphärischen Tillandsien ist die Frage aber, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, der Messung zugänglich und in folgender Weise vorläufig untersucht worden:

Stahl²⁾ hat die in der tierischen Physiologie schon lange geübte Methode der Messung von Innentemperaturen mit der Thermomadel auf pflanzliche Objekte bereits angewandt.

Herr Professor Dr. Dorn hatte nicht nur die Freundlichkeit, die benutzten Thermoadeln in seinem Institut herstellen zu lassen, sondern unterzog sich auch der großen Mühe, die Versuche anzuordnen und selbst zu beobachten und zu berechnen. Ich bin ihm dafür zu besonderem Dank verpflichtet.

Untersucht wurden die Differenzen von Außentemperatur und Temperatur im Mesophyll bei unbenetzten und stark benetzten lebenden Blättern von *Tillandsia streptophylla* Scheidw., welche Herr Prof. Stahl mir aus dem Pflanzenbestand des Gartens zu Jena freundlichst mitgeteilt hat.

Auf die Versuche selbst, ihre Anordnung, die beobachteten Vorsichtsmaßregeln und ihre Beweiskraft werde ich in einer spätern Arbeit zurückkommen. Hier sei nur kurz erwähnt, daß durch die Verdunstung des Wassers in dem (bei *Tillandsia streptophylla* Scheidw. sehr dicken) Mesophyll tatsächlich eine wesentliche Temperaturerniedrigung eingetreten ist, und zwar sank die Innentemperatur nach Benetzung des Blattes mit Wasser von Zimmertemperatur bis 4,079° unter die Außentemperatur, um allmählich wieder zu steigen. Aus den Versuchen geht aber hervor, daß sehr beträchtliche Wassermengen von der Pflanze aufgenommen werden müssen, um bei warmer Atmosphäre lang anhaltende Temperaturerniedrigung zu erzielen. Ob die Verhältnisse an den verschiedenen Standorten der Pflanzen derart sind, daß sich, wenigstens für eine längere Zeit des Tages, Abkühlung durch Verdunstung und Erwärmung durch Zufuhr von außen kompensieren, läßt sich nur bei Untersuchung an Ort und Stelle klarlegen. Es scheint aber, daß die Wirkung des Schuppenbelags als Isolationsmasse diese Kompensation an Bedeutung wesentlich überragt.

1) Grisebach, *Vegetation d. Erde*, ed. 2, II (1884), p. 81, 82.

2) Stahl in *Ann. Jard. Buitenz.* XIII (1896), 2, p. 153.

Eher könnte aus der Erwägung der bei stark beschuppten Tillandsien außerhalb der Epidermis vorliegenden Kapillarverhältnisse ein anderes pflanzengeographisches Problem wohl seine Auflösung finden: das Fehlen von *Tillandsia usneoides* L. und *T. recurvata* L. in der Hyläa, während sie sowohl im Norden (Guyana) wie im Süden (Ceará usw.), wie auch im Westen (Andenländer) häufig, ja meist massenhaft vorhanden sind.

An sich schon gibt die geringe Zahl von nur vier in der Hyläa vorkommenden *Tillandsia*-Arten zu denken, wenn sie mit den Ziffern von Mexiko (63), Kolumbien (52), Argentinien (34), Guyana (17)¹⁾, Rio de Janeiro (16)²⁾ verglichen wird. Insbesondere aber ist, soweit ich jetzt übersehen kann, kein einziger Standort der ubiquistischen *Tillandsia recurvata* L. in der eigentlichen Hyläa mit Sicherheit nachgewiesen. In den beiden großen Hyläa-Sammlungen von Poeppig und Spruce fehlt die Pflanze; das sagt bei der Genauigkeit dieser Sammler, daß die Spezies, wenn sie überhaupt vorkommt, jedenfalls sehr selten ist und wohl in den Regenwäldern der Hyläa sich nicht findet.

Auch *Tillandsia usneoides* L. kommt, wie mir Herr Ule besonders mitteilte, in den Regenwäldern der eigentlichen Hyläa nicht vor; sie erscheint erst in den trockenen Wäldern des Übergangsbereiches wieder³⁾. Gelegentlich einer zoologischen Kontroverse wurde das Vorhandensein der Art im Amazonengebiet erörtert: Huber⁴⁾ schreibt als Resumé über diesen Punkt:

„Que a *Tillandsia usneoides*, taõ frequente no resto da
„America tropical, deve se considerar, até prova contraria,
„como completamente ausente do valle amazonico.“

Bei der enormen Wanderungsfähigkeit der Art als Nestmaterial der Webervögel⁵⁾ müßte sie auch in der eigentlichen Hyläa vorhanden sein, wenn sie ihre Existenzbedingungen dort fände.

In dauernd feuchter und warmer Luft kann *Tillandsia usneoides* L. nicht gedeihen; die Kapillarräume der Beschuppung würden dauernd mit Wasser erfüllt bleiben; der Wassermantel würde aus dem extrem atmosphärischen Gewächs eine Wasserpflanze machen. — Daß dies bei einer andern Art tatsächlich vorkommt, wird unten gezeigt

1) Mez in DC. Monogr. Phanerog. IX (1896), p. LXXXVII.

2) Mez in Mart. Flor. Brasil. Bromel., p. 630.

3) Ule in Engl. Jahrb. XXXIII (1903), p. 75.

4) Huber in Boletim do Museu Paraense III (1902), Sep. p. 15.

5) Vgl. Schimper, l. c., p. 31; Huber, l. c., p. 1 ff.

werden; *T. usneoides* L. scheint sich aber nicht zum Übergang zur Wasseratmung bequemen zu können.

Unrichtige Behandlung in unseren Gewächshäusern ist der Grund, warum diese Pflanze, welche nach ihrer geographischen Verbreitung offenbar sehr anspruchslos ist, in Europa stets nach kurzer Zeit eingeht. Das Hyläaklima wird in unsern Viktoriahäusern recht gut nachgeahmt. Da hinein pflegt man eine Pflanze zu hängen, welche durch Abkühlung den Tau zu kondensieren organisiert ist und welche anderseits die Nässe verdunsten lassen muß, um atmen zu können. Ohne Zweifel würde eine weniger warme Kultur an Stellen, die dem Luftzug ausgesetzt sind, der Pflanze besser behagen. Die Taubefeuchtung könnte dann leicht durch die Wasserbrause ersetzt werden.

C. Die Kondensation des Wasserdampfes an den Schuppen.

Als letzter Punkt der physikalischen Fragen, welche an totem Material erledigt werden können, sei auf die im vorstehenden bereits mehrfach gestreifte Taukondensation durch die Schuppenhaare eingegangen. Hier kann die Behandlung der Frage eine kürzere sein, denn daß der Tau im allgemeinen stets als wichtiger Wasserlieferant der Tillandsien angesehen wurde, geht aus der ganzen Literatur hervor. — Verwiesen sei nur auf die neuste Bemerkung in dieser Frage, wo Karsten und Stahl¹⁾ über mexikanische Cacteenregionen schreiben:

„Scheinbar einander ausschließende Formationen, wie die-
 „jeningen der ausgeprägten Xerophyten und der Epiphyten,
 „treten hier vereinigt auf. Die Erklärung wird einmal in
 „der außerordentlichen Genügsamkeit gerade der Tilland-
 „sien und besonders dieser bestausgerüsteten Art (*T. recur-*
 „*vata* L.), anderseits darin zu finden sein, daß bei der
 „immerhin nicht unbeträchtlichen Erhebung und dem klaren
 „Himmel dieser Cacteenregionen starke nächtliche Tau-
 „bildung eintritt, die anspruchslosen Pflanzen ihr Fort-
 „kommen ermöglicht.“

1. Unterscheidung der extrem atmosphärischen Tillandsien in Regen- und Tauformen.

Eine Unterscheidung der bei den extrem atmosphärischen Tillandsien vorhandenen Anpassungen zur Ausnutzung des Regens

1) Karsten und Schenk, Vegetationsbilder, Heft 8 (1903) ad tab. 45—47.

einerseits, des Taus andererseits wurde bisher nicht gemacht: Regen- und Taubefeuchtung wurden als für die Pflanzen gleichwertig angesehen. Dies entspricht aber den Ergebnissen der physiologisch-anatomischen Betrachtung nicht.

Nicht nur rosettenbildende Bromeliaceen, sondern auch extrem atmosphärische Tillandsien haben vielfach Regenblätter; welche Unterschiede zwischen dem Regen- und dem Taublatt dieser Formen vorhanden sind, sei an zwei Beispielen erläutert:

In Argentinien leben *Tillandsia unca* Griseb. und *T. usneoides* L. unter gleichen äußern Verhältnissen. Die erstgenannte Art, eine Bewohnerin dürrer Felsen, ist eine typische Regenform, welche das Wasser genau wie die andere mit den schuppenbesetzten Blattspreiten aufnimmt, aber doch im Bau sehr wesentlich von ihr abweicht; *T. usneoides* L. hängt an Bäumen.

Zunächst ist der ganze Bau der Pflanzen höchst verschieden. Bei *Tillandsia unca* Griseb. sind starre, wie aus Blech geschnittene Blätter zu einer festen (doch kein Reservoir an der Basis bildenden) Rosette vereinigt; *T. usneoides* L. hat den schwank-flexilen Bau, welcher bekannt genug ist¹⁾ und der Pflanze den bezeichnenden Namen „*crin végétal*“ eingebracht hat.

Versuche haben ergeben, daß *T. usneoides* L. im Regen nur sehr langsam und unvollkommen benetzt wird, weil ihre schwanken Teile von den Regentropfen zur Seite geschlagen werden. *T. unca* Griseb. dagegen wird völlig und sofort benetzt, weil die Blätter den schwersten Tropfen vollkommenen Widerstand leisten.

Die Blätter beider Arten haben das typische graue Aussehen der extrem atmosphärischen Tillandsien. Nur sind die Schuppen, welche die Färbung bewirken, sehr verschieden angeordnet.

Bei *Tillandsia unca* Griseb. bilden die Schuppen einen pflasterartig festgefügt, sehr dichten Belag; unter der Lupe sehen die Blätter feinkörnig aus. *T. usneoides* L. dagegen führt spreuartig lockere, abstehende, im trockenen Zustand kleiig aussehende Trichome. Der Wasseraufsaugung dienen beide Schuppenformen in gleicher Weise, aber bezüglich des (sekundär in Frage kommenden) Verdunstungsschutzes verhalten sie sich insofern wesentlich verschieden, als die ausführenden Kapillaren bei *T. unca* Griseb. dauernd auf das geringste Durchschnittsminimum reduziert sind. Die Hauptsache aber ist, daß an der Pflasterschicht dieser Art sicher

1) Vergl. Schimper, Pflanzengeogr. (1898), p. 350, Fig. 168, 169.

keine besonders starke Taubildung auftreten kann, während die dünnen und abstehenden Flügellamellen der Tauform jede Nacht durch Ausstrahlung sich wesentlich unter die Temperatur der umgebenden Luft abkühlen und jede Nacht ganz regelmäßig eine Taubenetzung herbeiführen müssen.

Die Regenfälle sind an den Standorten von *Tillandsia unca* Griseb. (Provinzen Córdoba und Catamarca von Zentral-Argentinien) selten und durch Dürreperioden getrennt. Ein Gewächs, welches hier wurzellos ist und vom Regen lebt, muß Wasserspeicher ausgedehnter Art, als die Kapillarräume des Trichombelages sie bieten, aufweisen. — Tatsächlich ist bei *T. unca* Griseb. eigentlich das ganze Mesophyll nur Wassergewebe und eine besonders mächtige Ansammlung typischer, sehr großer Wasserspeicherzellen zieht sich fest geschlossen von der ganzen Oberseite bis in die Blattmitte. — Bei *T. usneoides* L. dagegen sind im Mesophyll zwischen den Chlorophyllzellen nur einzelne wenige, nicht besonders vergrößerte Wasserzellen zerstreut, wie dies Schimper¹⁾ gut abbildet. Nur für einen Tag braucht die Tauform Reservewasser zu speichern; sie tut dies zwischen den Bedarfsstätten zerstreut und hat dadurch den Vorteil, bei der glühenden Tageshitze das Wasser auf dem kürzesten Wege den Chlorophyllzellen zukommen lassen zu können.

Schließlich treten die gleichen Prinzipien nochmals überaus klar bei der Betrachtung der Epidermisausbildung beider Pflanzen entgegen. *Tillandsia usneoides* L. hat große, dünnwandige Epidermiszellen, welche, wie der erste Blick auf den Schnitt lehrt, keine besondere Fähigkeit haben, die Verdunstung zu mindern; *T. unca* Griseb. zeigt eine Verdickung der Epidermiswände, welche direkt an die Gewölbezellschicht um die Samen der Leguminosen erinnert. Das Lumen der Zellen (welche, wie bei den meisten Bromeliaceen, sehr viel stärker nach innen als nach außen verdickt sind), ist nur als feiner Strich sichtbar. Ein stärkerer Epidermalschutz gegen Verdunstung ist kaum zu denken.

Nach diesem Vergleich von zwei extrem gegensätzlichen Arten, welche Regen- und Taublatt der extrem atmosphärischen Tillandsien repräsentieren, kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Formen, welche besonders merkwürdige Wasserspeicher, selbst in den Schuppenkapillaren, besitzen, Regenformen sind; dies ist tatsächlich bei den oben zitierten *T. xiphioides* Ker und *T. rectangula* Bak.

1) Schimper, Mitt. Trop. II (1888), t. III, Fig. 16.

in ausgesprochenster Weise der Fall und kann aus dem anatomischen Bau einer großen Anzahl von andern Arten (*T. vernicosa* Bak., *T. Goyazensis* Mez seien als besonders gute Beispiele noch genannt) ohne weiteres gefolgert werden. — Wenn man die Standorte der Regen- und der Tauformen miteinander vergleicht, so zeigt sich, daß jene meist Felsbewohner, diese fast ohne Ausnahme Epiphyten sind.

Schimper¹⁾ hat für diesen Punkt keine Erklärung finden können:

„Daß noch andere spezielle Anpassungen an epiphytische Lebensweise, die aufzudecken ich nicht imstande war, existieren, geht aus dem Umstande hervor, daß viele Arten, namentlich unter den Tillandsieen, auf Felsen nicht oder in abweichenden Varietäten (*Tillandsia recurvata* var. *saxicola* Hieron.) wachsen“.

Die hier zitierte Form heißt *Tillandsia propinqua* var. *saxicola* Hieron.²⁾ und gehört damit nicht zu der exquisiten Tauform *T. recurvata* L., sondern schließt sich an eine andere, einen Übergang von Tau- zu Regenblättern aufweisende Art an. Daß aber Arten mit typischen Taublättern besser in der Atmosphäre, solche mit typischen Regenblättern vorteilhafter am Boden, d. h. auf Felsen ihr Fortkommen finden, braucht nur angedeutet zu werden.

Nur Zwischenformen vermögen gleich gut sowohl epiphytisch wie auf Felsen zu wachsen; als nicht extrem angepaßte Formen pflegen sie aber der Konkurrenz der extrem angepaßten und deshalb günstiger konstruierten umso besser zu begegnen, je näher sie dem einen oder anderen Extrem kommen. Die Mittellinie haltende Zwischenformen sind meist auf relativ enges Gebiet beschränkt.

Eine extremer Taublattform sich nähernde Mittelform ist die von Schimper genauer untersuchte *Tillandsia Gardneri* Lindl., eine sehr interessante und im folgenden nochmals genauer heranzuziehende Art.

Tillandsia Gardneri Lindl. hat dichten Tauschuppenbelag und zugleich stark ausgebildetes Wassergewebe³⁾ bei ziemlich großzelliger, unverdickter Epidermis. Die Art ist eine aus Regenformen entstandene und ihnen noch nächst verwandte Tauform. Wie die mit der Natur sehr gut übereinstimmenden Figuren Schimpers

1) Schimper, l. c., p. 82.

2) Hieronymus, Jc. et descript. Argent. p. 16.

3) Vgl. die Abbildung Schimpers, l. c., t. III, Fig. 6, 7.

lehren, liegt das Wassergewebe in seiner ganz überwiegenden Menge als breite Schicht auf der Unterseite des Blattes.

Bedenkt man, daß bei der Austrocknung das Wassergewebe vorzüglich schrumpfen muß, so resultiert bei seiner Lage eine der allbekannten Norm¹⁾ sich krümmender Blätter völlig entgegengesetzte Austrocknungsbewegung des ganzen Blattes: trocken ist dasselbe flach, wassergefüllt dagegen rinnenförmig gebogen, ja selbst eingerollt.

Die Erscheinung ist an Herbarexemplaren sehr schön zu sehen. Während bei den meisten, insbesondere den terrestrischen Bromeliaceen die gepreßten Blätter derart eingerollt sind, daß beim Aufkochen oft schmal erscheinende Blätter zu unvorhergesehener Breite sich entfalten, bestehen die Rosetten der *Tillandsia Gardneri* Lindl. aus Blättern, von denen man glauben möchte, jedes einzelne sei mit größter Sorgfalt auseinander gelegt und geglättet.

So stark ist diese charakteristische Anordnung des Wassergewebes sonst bei Tauformen nicht immer ausgebildet; *Tillandsia Schenkii* Wittm. sei als zweites, fast ebenso schönes Beispiel erwähnt. Aber wo immer Wassergewebe in Taublättern in größerem Umfang vorhanden ist, liegt es auf der Unterseite des Blattes.

Bei zwei sich physiognomisch so nahestehenden Arten, daß sie in den Gärten vielfach verwechselt werden, ist der Unterschied zwischen Taublatt mit Wassergewebe auf der Unterseite und Regenblatt mit solchem auf der Oberseite sehr typisch ausgeprägt. *Tillandsia streptophylla* Scheidw. aus Mexiko und *T. Duratii* Vis. [= *T. circinatis* Griseb.²⁾] aus den Laplata-Staaten leben beide auf Bäumen und halten sich bei ihrer fast völligen Wurzellosigkeit mit den spiralig eingerollten Blattenden fest. *T. Duratii* Vis. ist eine Regenform mit anliegenden Schuppen, stark nach innen verdickter Außenwand der Epidermis, versenkten Spaltöffnungen und unter der Blattoberseite liegendem Wassergewebe; *T. streptophylla* Scheidw. entspricht anatomisch in den hier in Betracht kommenden Punkten der *T. Gardneri* Lindl. Im Herbar sind ihre Blätter flach, die der *T. Duratii* Vis. dagegen längs eingerollt-gefurcht; letztere breitet bei Benetzung die Blätter aus, um recht reichlich Regenwasser zu bekommen, erstere rollt sie bei Benetzung ein.

Die Taublätter der Tillandsien breiten sich, soweit sie nicht stielrund sind, beim Austrocknen aus; sie sind beiderseits stets

1) Vgl. zB. Tschirch in Jahrb. f. wiss. Botan. XIII (1882), p. 544 ff.

2) Abbildung zB. bei Schimper, l. c., t. V.

gleichmäßig mit Tauschuppen überdeckt und machen durch die Ebung die Oberseite, welche am nassen Blatt vor der Luft mehr geschützt ist, gebrauchsfertig.

Hier sei auf folgenden weiteren Vorteil, den diese Austrocknungs- und Naßlage der Blätter mit sich bringt, hingewiesen:

Die Spaltöffnungen aller Bromeliaceen liegen stets auf der Blattunterseite und niemals auf der Oberseite. Dies könnte wohl bei Blättern, welche denen der oben zitierten *Tillandsia variegata* Ch. et Schdl. und *T. bulbosa* Hook. gleichen, bei denen also die Stomata von dem verdunstenden Rücken weg in die absolut windgeschützte Blattröhre hinein verlegt werden könnten, als un Zweckmäßig erscheinen. Aber dann würde der an sich schon sehr geminderte Gasaustausch durch die Spaltöffnungen gänzlich unterbunden, die Pflanze würde zur Wasserpflanze trotz ihrem luftigen Standort, wenn die Stomata nicht dort lägen, wo wenigstens während eines Teiles des Tages das tropfbar flüssige Wasser verdunstet.

Deshalb ermöglicht die Einrollung der Blätter bei den bezeichneten Tauformen den Gasaustausch der Pflanze; sie hält zugleich das Kapillarwasser auf der konkaven Oberseite fester.

2. Übergang der kleinsten Formen zur Lebensweise von Kryptogamen.

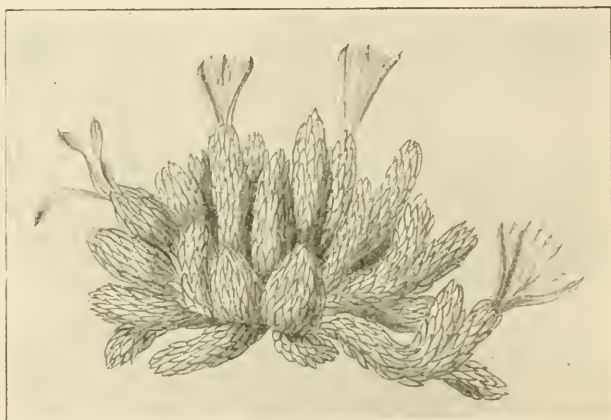
Besonders hervorgehoben sei, daß die Ausbildung des beschriebenen, den Blattquerschnitt ändernden Mechanismus für alle größeren, infolge der Maße ihrer Gewebe stärker atmenden Tauformen eine unbedingte Notwendigkeit ist; daß nur die kleinen Spezies mit geringem Gasaustauschbedürfnis dies durch Lösung der Gase im Kapillarwasser, also durch das Wasser hindurch, befriedigen können.

Diese Erklärung läßt sich durch Beobachtungen stützen, welche leicht bei *Tillandsia coarctata* Gill. zu machen sind.

Schon bei der ersten für diese Arbeit gemachten vorbereitenden Durchmusterung aller zur Verfügung stehender Arten war es mir aufgefallen, daß bei *Tillandsia coarctata* Gill. keine Spaltöffnungen zu finden waren. Genaue Nachprüfungen haben dies Ergebnis bestätigt. Bei *T. coarctata* Gill. sind die Blätter sehr klein, dabei die Schuppen sehr dicht gestellt und zugleich sehr fest aufgewachsen. Die oben (p. 178) bei *T. streptocarpa* Bak. bewährte Methode, die Epidermis durch Abschaben der Schuppen zu entblößen, geht hier

nicht so leicht. Es wurde deswegen zu dem Mittel gegriffen, einige Blätter in toto in Paraffin einzubetten und sie mit dem Mikrotom in lückenlose Serien (zunächst von 10 μ , nachher von der für die vorliegende Frage genügend dünnen Stärke von 50 μ) zu zerlegen. An den Blättern des mir von Herrn Prof. Kurz (No. 8637) gesandten Materials konnte überhaupt nicht eine einzige Spaltöffnung gefunden werden. Sollten an anderem Material solche auffindbar sein, so sind sie jedenfalls sehr selten.

Tillandsia coarctata Gill., welche (um ihren kryptogamoiden Habitus darzustellen) hier in Fig. 15 abgebildet wird, bewohnt von



Figur 15. *Tillandsia coarctata* Gill. Habitus. 1 : 1.

allen Bromeliaceen wohl die trockensten Standorte („pito de la piedra“); sie ist zugleich ihren wesentlichsten physiologischen Eigenschaften nach eine typische Wasserpflanze.

Ihr Gasaustausch geht nicht in gewöhnlicher Weise durch Spaltöffnungen, sondern in Wasser gelöst durch die Membranen.

Unerwarteterweise konnten auch an Fruchtsiel und Kapsel, welch letztere vollkommen kahl ist, keine Stomata gefunden werden. Bei der Kapsel ist die Untersuchung deswegen sehr leicht, weil die ganze Epidermis eines Kapselfaches sich als farbloses Häutchen abziehen läßt. — An diesem glaube ich zerstreute, ganz außerordentlich kleine Poren in der Außenwand gesehen zu haben und halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese dem Gasaustritt dienen.

Nur mit größter Reserve könnten diese Fragen hier erörtert werden, wenn die Blattscheiden und Stämmchen von *Tillandsia coarctata* Gill. nicht den Beweis dafür lieferten, daß hier sicher der Gasaustausch in Wasser gelöst stattfindet.

Die dünnen Stämmchen der Art sind (Fig. 16) vollkommen kahl und ringsum aufs dichteste von den fest aneinander geschlossenen Blattscheiden in mehrfacher Lage eingewickelt. Auch die Blattscheiden sind kahl; sie sind so dünn, insbesondere nach den Rändern zu in so lange einzellagige Flügel ausgezogen, daß ihr Querschnitt ohne weiteres an den eines Moosblattes erinnert. — Wird mit Sudanglyzerin die Kutikularisierung von Blattscheiden und Stammepidermis untersucht, so zeigen Querschnitte deutlich, daß sie unterbrochen ist; und zwar (Fig. 17) treten häufige, verdickte und geschichtete Membranstellen auf, über welchen die Kutikula fehlt. Besonders instruktiv ist auch das Flächenbild, welches in der Nähe der drei Nerven und besonders über denselben mit Sudanglyzerin tief gefärbte, lange Kutikularlinien und zwischen denselben farblose Linien nicht kutikularisierter Membran zeigt.

Die Verdickungen sind den Deckeln der Trichome analog; die Bedeutung der Stellen als Wasserdurchlaßforten kann nicht bezweifelt werden.

So ist nicht nur der Habitus der *Tillandsia coarctata* Gill., sondern auch ihr ganzes biologisches Verhalten dem der Moose identisch. Auch diese Kryptogamen sind biologisch Wasserpflanzen, deren Leben abhängig ist von der äußeren, kapillaren Wasserströmung¹⁾ und dementsprechend von der Aufnahme und Abgabe der Gase in gelöstem Zustand.



Figur 16.
Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt
durch den Rand eines Stämmchens mit
zwei anliegenden Blattscheiden.
Vergr. 250 : 1.

1) Oltmanns, Über die Wasserbewegung in der Moospflanze. Dissert. Straßburg 1884.

Aber noch weiter geht die Übereinstimmung. Obwohl ohne Zweifel den „plantae vasculares“ zuzurechnen, hat *Tillandsia coarctata* Gill. (und wie sie auch

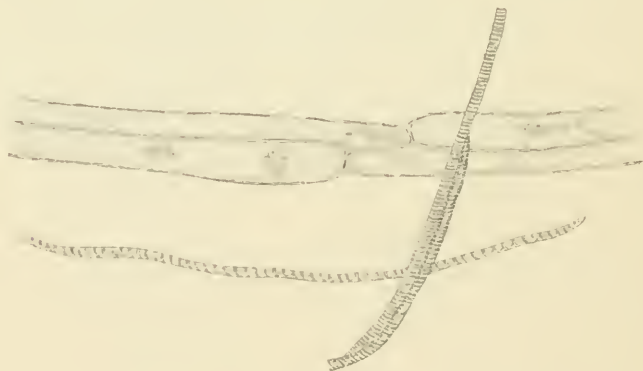


Figur 17.

Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt durch eine Wasserdurchlaßstelle an der Blattseide. Bei $\times$ Grenzen der als schwarze Striche gezeichneten Kutikula. Vergr. 820 : 1.

T. pusilla Gill., *T. usneoides* L. und wohl noch andere kryptogamoide Arten) keine Gefäße. Auf die Reduktion der Gefäßbündel derjenigen Arten, bei welchen das Wasser kapillar im Schuppenbelag strömt und auf dem nächsten Weg jeder Parenchymzelle von außen zugeführt wird, hat bereits Schimper¹⁾ hingewiesen. Untersuchungen an

mazeriertem Material haben ergeben, daß bei den drei genannten Arten überhaupt nur Tracheiden in dem sehr reduzierten Holzteil der Gefäßbündel vorhanden sind (Fig. 18).



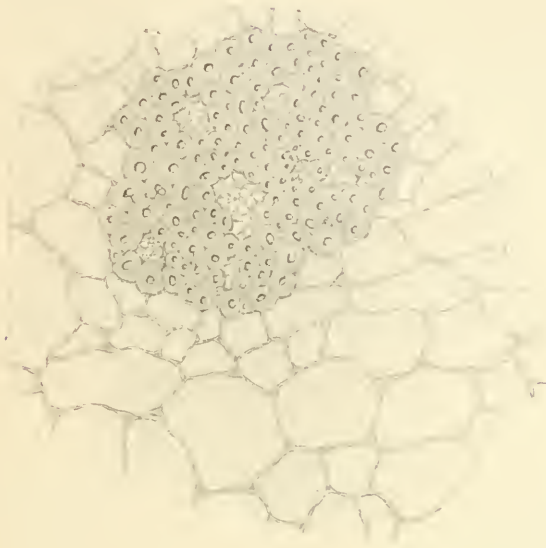
Figur 18.

Tillandsia usneoides L. Die leitenden Elemente aus dem Zentralstrang. Mazeriertes Präparat. Vergr. 120 : 1.

Der Zentralstrang von *Tillandsia usneoides* L. bietet zwar noch ein recht kompliziertes Querschnittsbild gegenüber Schnitten zB. von *T. coarctata* Gill., weil die mächtige Entwicklung des mechanischen Gewebes der hängenden Spezies etwas sehr Auf-

1) Schimper, l. c., p. 79.

fallendes hat. Aber trotzdem ist, wie Fig. 19 zeigt, die äußerste, kryptogamoide Reduktion der in das Sklerenchym eingebetteten Gefäßbündel unverkennbar.

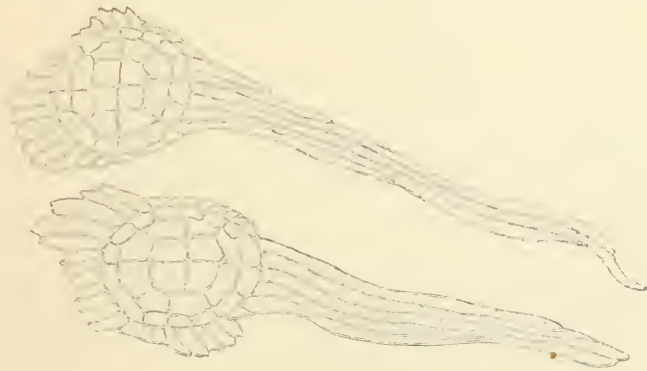


Figur 19.

Tillandsia usneoides L. Zentralstrang mit 7 reduzierten Gefäßbündeln.
Vergr. 70 : 1.

3. Ausbildung besonderer Formen von Tauschuppen und Verhältnis derselben zur Wasserversorgung der Arten.

Wo immer Tauschuppen vorhanden sind, weisen sie in trockenem Zustand eine lockere, in die Luft gereckte Lagerung der deckenden



Figur 20.

Tillandsia Schenkii Wittm. Schuppen. Vergr. 135 : 1.

Flügelteile auf, welche mindestens ein spreuiges Aussehen der Blätter bewirkt.

Als besonders gut für die Taukondensation angepaßt sind diejenigen Schuppen zu bezeichnen, welche einseitig stark verlängert sind. Die vorgestreckte Zunge dient dann als besonders wirksamer Kondensationsapparat. Im einfacheren Fall (zB. *Tillandsia streptocarpa* Bak., *T. Schenkii* Wittm., Fig. 20) ist die Zunge glattrandig; größere Flächenausbreitung und noch intensivere Wärmeabgabe wird durch Teilung des Randes der Zunge (zB. *T. myosurus* Griseb., Fig. 21) erreicht.

Stark entwickelte Tauzungen der Schuppen gewähren den Blättern ein besonderes, langhaariges Aussehen; am besten entwickelt ist diese Einrichtung bei *Tillandsia tectorum* Ed. Morr., wo



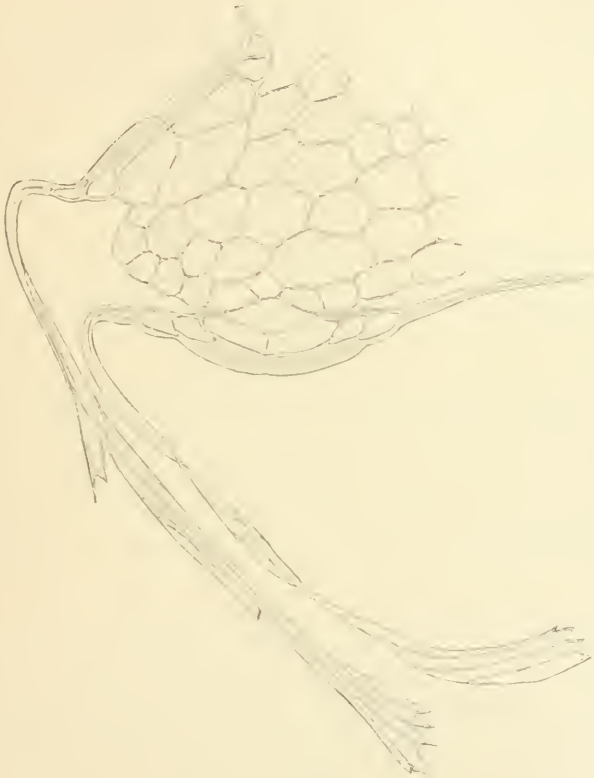
Figur 21.

Tillandsia myosurus Griseb. Schuppe. Vergr. 135 : 1.

die Tauzungen an Länge den Durchmesser des trockenen Blattes übertreffen, des nassen erreichen. — Auf die wichtige Regel, daß jede Tauzunge sich über der Scheibe der Nachbarschuppe aufrichtet und das kondensierte Wasser behufs Auslösung des Pumpmechanismus direkt auf die Deckelwände ablaufen läßt, wurde oben hingewiesen.

Noch eine andere besonders vorteilhafte Anordnung der Tauschuppen ist denkbar: bei flachen Blättern als breiter Saum längs des dünnen, an sich schon relativ stark wärmeausstrahlenden Blattrandes. Diese Ausbildung ist bei *Tillandsia Gardneri* Lindl. und *T. Regnelli* Mez in schönster Weise entwickelt. An der Abbildung

der letztgenannten Art¹⁾ heben sich außerhalb des Blattrandes mit ihm parallel verlaufende Säume deutlich ab: sie werden von den ganz abnorm großen Randschuppen gebildet. — Auch bei *Tillandsia straminea* Presl (Fig. 22) liegen die gleichen Verhältnisse vor, obgleich diese Spezies nicht näher mit den beiden vorgenannten verwandt ist: ein Zeichen dafür, daß derartige Ausbildungen mehrfach und vor ziemlich kurzer Zeit von den Arten erworben wurden.



Figur 22.

Tillandsia straminea Presl. Querschnitt durch den Blattrand.
Vergr. 250 : 1.

Nicht uninteressant ist ein Vergleich zwischen den beiden hauptsächlich differenzierten Abweichungen in der Beschuppung der Tauformen. Bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. ist jede Schuppe in die lange Taulunge ausgezogen, bei *T. Gardneri* Lindl. besteht nur eine relativ geringfügige Asymmetrie der Einzelschuppe auf

1) Mez in Mart. Flor. Brasil. Bromel., t. 110,

den Blattflächen, welche für die nächstverwandte *T. Regnellii* Mez anderwärts¹⁾ dargestellt ist. Ein bedeutendes Mehr der Tausaufnahme muß deswegen bei jener Art vorhanden sein. Dafür hat die letztgenannte viel größere Schuppen, wenn sie auch lockerer stehen. Messung und Rechnung haben ergeben:

Tillandsia Gardneri Lindl. hat Schuppen von durchschnittlichem Durchmesser von 445 μ , durchschnittlicher Schilddbreite von 150 μ ; dabei Zahl der Schuppen pro mm² = 17.

Tillandsia streptocarpa Bak. weist (siehe oben, p. 186) für die gleichen Größen die Ziffern 247 μ , 177 μ und 53 auf.

Die Verrechnung der letztgegebenen Zahlen ist oben (p. 186) erfolgt; sie hat ergeben, daß bei *T. streptocarpa* Bak. der größere Teil des Schildes jeder Schuppe freiliegt, also ungehindert verdunstet.

Werden die für *T. Gardneri* Lindl. gefundenen Ziffern in gleicher Weise verrechnet, so zeigt sich, daß hier die Schilder der Schuppen vollständig von den Flügeln der Nebenschuppen gedeckt werden.

Das heißt: *Tillandsia streptocarpa* Bak. nimmt Nachts mit den Tausungen der Schuppen zwar mehr Wasser auf, verdunstet aber auch während des Tages mehr; *T. Gardneri* Lindl. dagegen verdunstet wesentlich weniger, braucht aber dafür nicht entfernt soviel aufzunehmen. Beide Einrichtungen erhalten in vollkommener Weise das Gleichgewicht von Aufnahme und Ausgabe.

4. Verhältnis der Größe der Pflanzen zur Art ihrer Wasserversorgung.

Bei Betrachtung der extrem atmosphärischen Tillandsien drängt sich die Frage auf, ob die kleine Statur aller mit den Blattspreiten allein das atmosphärische Wasser aufnehmenden Tillandsien in erkennbarem Zusammenhang steht mit der Art ihrer Wasserversorgung. — Es ist auffallend, daß keine Art, deren Blattspreiten mit Tau- oder Regenschuppen dicht besetzt sind und welche zugleich keine Wasserreservoirs im Grund der Blattrosette hat, über 0,35 m hoch wird, während der Größe derjenigen Arten, welche das atmosphärische Wasser (den Regen) in von den Scheiden der Blätter gebildeten Reservoirs aufsammeln und es daraus entnehmen, fast keine Grenze gezogen ist. An die riesigen, mehrere Meter

1) Mez, l. c., t. 110, Fig. Lep.

hohen Gestalten der *Tillandsia grandis* Ch. et Schdl. aus Mexiko, der *T. ingens* Mez aus Jamaika, der *Vriesea regina* Ant., *Vr. imperialis* Ed. Morr., *Vr. vasta* Mez aus Rio de Janeiro sei hier erinnert.

Es scheint wirklich, als ob die Wasseraufnahme durch die Schuppen der Blattspreite nicht genügt, um große Gewebmassen mit Wasser zu versorgen. Mögen die Einrichtungen noch so raffiniert sein: nach relativ kurzer Zeit muß die Wirkung der Trichompumpen auf den Blattspreiten sistieren, wenn nämlich nur noch Wasserdampf und nicht mehr tropfbar flüssiges Wasser in den Kapillaren vorhanden ist. Die Wasserbehälter dagegen, welche eine eigene Phanerogamenflora und endemische Crustaceen hervor gebracht haben, sind für die Pflanze fast unerschöpflich; aus ihnen können die Trichompumpen, ohne jemals zu kollabieren, dauernd Wasser entnehmen. Auch einfacher können die Pumpen hier sein: es erklärt sich, warum bei den meisten *Vriesea*-Arten¹⁾ die äußern Scheibenzellen (welche, wie oben bemerkt, auch bei *Tillandsia triglochinoïdes* Presl fehlen; hierauf wird in einer späteren Arbeit einzugehen sein) nicht vorhanden zu sein brauchen. Auch eine einfacher konstruierte Pumpe liefert hier genug Wasser, denn sie hat lange Zeit zur Arbeit.

Die sicherste, jede Nacht stattfindende (wenn auch vielleicht quantitativ nicht große) Benetzung erfolgt durch Aufnahme des Taus; wirklich große Quantitäten Wassers werden nur durch den Regen geliefert. Um den Regen völlig zweckmäßig auszunützen, muß eine gewisse Größe der Blätter vorhanden sein, insbesondere sind atmosphärische Bromeliaceen bedeutender Statur nicht denkbar, wenn nicht rinnenförmige Blätter das Regenwasser zum Reservoir der Blattrosette leiten. — So wird es verständlich, daß zweckmäßigerweise kleine Statur der Pflanzen und Tauaufnahme, größere Statur und Speicherung des Regenwassers sich gegenseitig bedingen.

Wie ein Paradigma, das die Natur für diese Erklärung liefert, tritt hier die Heterophyllie einiger Arten, welche Morren²⁾ zuerst gefunden hat und welche ich³⁾ wie folgt beschrieb, ein:

„Mr. Morren a décrit un cas d'hétérophyllie dans le déve-

„loppement du même individu pour le *Tillandsia virginalis*

„Ed. Morr. Je puis ajouter que le même phénomène

1) Vgl. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanat.* ed. 2 (1896), p. 208, Fig. 81.

2) Morren in Belg. Hortie. 1873, p. 138.

3) Mez in DC. *Monogr. phanerog.* IX (1896), p. XVII.

„s'observe aussi chez le *T. grandis* Ch. et Schdl. et il se
 „trouvera probablement chez les espèces affines. Pendant
 „longtemps (souvent pendant un laps de un à deux ans),
 „les plantules aussi que les jeunes repousses produisent
 „des feuilles étroites [soll sagen: nicht rinnenförmig], à in-
 „dument écailleux dense et grisâtre contrastant singulière-
 „ment avec les feuilles larges, glabres, luisantes et d'un
 „vert saturé des plantes adultes.“

Die Erklärung dieser Erscheinung ist ohne Zweifel folgende:
 Der Sämling lebt als Taupflanze, weil er noch nicht groß genug
 ist, um das Regenwasser befriedigend auszunutzen; er ist schwach
 und zieht die jede Nacht sicher eintretende Taubenetzung zum
 Leben heran. Der großen Pflanze mit ihren meterlangen Blättern
 und mehrere Liter fassenden Reservoirs ist die Ausnutzung des
 Regens vorteilhafter; sie wirft die Tauschuppen ab.

Übrigens haben nicht wenige mittelgroße Formen der aller-
 dürrsten Standorte beide Wasserquellen für ihr Leben beibehalten;
 ich nenne *Tillandsia dasyliriifolia* Bak., *T. aloifolia* Hook., *T. utricu-*
lata Sw., *T. Balbisiana* Schult. fil. usw.

Nicht übergangen sei hier die Bemerkung, daß die kleine
 Statur der extrem atmosphärischen Formen neben der Wasserfrage
 auch mit bedingt sein kann durch die Menge der zur Verfügung
 stehenden mineralischen Nährstoffe. Während die Rosettenformen
 in ihren Reservoirs reichlich durch Laubfall angesammelten oder
 durch Ameisen¹⁾ beigeschleppten Detritus ausnutzen können, kommen
 für die extrem atmosphärischen Arten wesentlich nur die Mineral-
 bestandteile in Frage, welche als Staub angeweht werden. Diese
 Nahrungsquelle ist nicht ergiebig und dürfte ebensowenig wie das
 Tauwasser zum Unterhalt voluminöser Pflanzengestalten genügen.

Aus den Betrachtungen über die Tauformen wird auch die bei
 Schimper²⁾ vermerkte Tatsache erklärlich, daß diese kleinsten
 Arten „des sonst bei den Rosetten epiphytischer Bromeliaceen
 sehr starken negativen Geotropismus entbehren“. Die Wirkung
 der Schwerkraft kann Pflanzen, wenn sie nur genügend angeheftet
 sind, gleichgültig sein, wenn ihre Blätter beiderseits funktionell
 gleichwertig, insbesondere gleichmäßig für die Wasseraufnahme ein-
 gerichtet sind und wenn Zisternen, die das Regenwasser speichern,

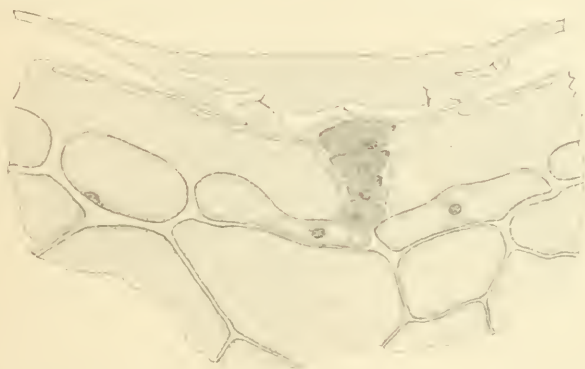
1) Ule in Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. XVIII (1900), p. 123, 126.

2) Schimper, l. c., p. 75.

fehlen. Derartige Spezies werden in ihrer Lage wesentlich durch den Lichteinfall sowie (bei Lichtüberfülle, wie sie in den amerikanischen Quartieren aller extrem atmosphärischen Tillandsien herrscht) durch das gegenseitige Drängen der Exemplare beeinflußt werden.

V. Die Aufnahme des Wassers in den Körper der Pflanzen.

Mit der Aufsaugung des Wassers durch die Kapillaren, seiner Hinleitung zu den Pumphahren und seiner Aufnahme in die Zellen der Trichomscheibe ist es noch nicht im Körper der Pflanze; es muß den Trichomen nun entzogen werden. Dies bewirken, nach dem übereinstimmenden Urteil aller, die sich mit der Frage ge-



Figur 23.

Tillandsia pulchella Hook. Querschnitt durch eine Schuppe mit Aufnahmezellen.
Vergr. 410 : 1.

nauer beschäftigt haben [Schimper¹⁾, Haberlandt²⁾], insbesondere nach den Plasmolysiersversuchen Schimpers die plasmaführende Kuppelzelle, an welche sich die mit ebenso dichtem oder noch dichterem Plasmainhalt erfüllten Aufnahmezellen nach unten ansetzen. Dies ist von mir bei jedem geschnittenen Exemplar bestätigt worden. Zellkerne pflegen zwar an Herbarmaterial nicht mehr erkennbar zu sein, aber der dunkle, oft tief braune Inhalt der bezeichneten Zellen, welcher aufs stärkste mit dem farblosen Inhalt der übrigen Zellen kontrastiert, ist stets auffallend.

Daß diese Zellen lebendigen Inhalt haben, ist an jedem frischen Exemplar aus der Anwesenheit großer Zellkerne, die auch

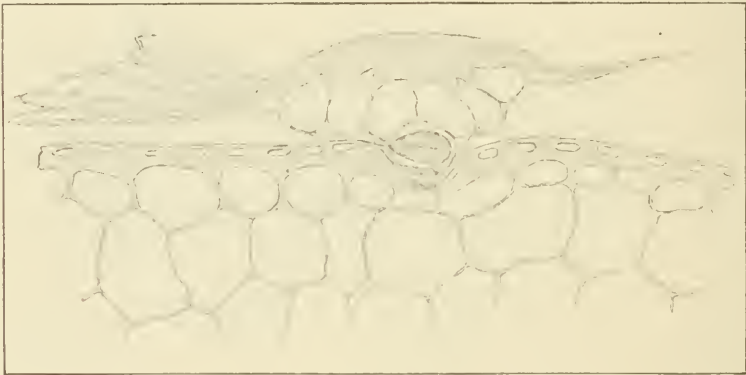
1) Schimper, l. c., p. 69.

2) Haberlandt, l. c., p. 209.

von Schimper und besonders Haberlandt abgebildet werden, mit Sicherheit zu erkennen. Unsere Fig. 23 zeigt in Vergrößerung 410 : 1 die Verteilung des lebenden Eiweiß in den Zellen unter dem Trichom von *Tillandsia pulchella* Hook. aus dem Garten zu Halle. Fixiert wurde das in sehr kleine Stücke geschnittene Material mit Pikrinsäure (konz. alkoh.), gefärbt mit Säurefuchsin.

A. Die osmotisch wirksame Substanz in den Aufnahmezellen.

Als osmotisch wirkende Verbindung wurde zunächst bei *Tillandsia meridionalis* Bak. (*T. pulchella* Hook. eignet sich wegen der Dicke der Zellwände wenig zur Untersuchung, gibt aber das



Figur 24.

Tillandsia meridionalis Bak. Querschnitt durch eine vollständige Schuppe. In Kuppel- und Aufnahmezellen sind Zuckersphärite. Vergr. 250 : 1.

gleiche Resultat), dann bei einer größeren Zahl von anderen in dieser Hinsicht geprüften Arten ein Fehlingsche Lösung energisch reduzierender Zucker gefunden.

Es ist empfehlenswert, die trockenem, aus dem Herbar kommenden Blätter nicht zu dünn zu schneiden; die Schnitte in Fehlingscher Lösung auf dem Objektträger zu erwärmen, bis Dampfbildung eintritt und dann in dunklem Feld zu betrachten. Die roten Kupferoxydulkörnchen sind dann unverkennbar.

Der Zucker kann in so reicher Menge in den osmotisch wirkenden Zellen vorhanden sein, daß er sich manchmal (zB. bei *Tillandsia meridionalis* Bak., Fig. 24) an trockenem Material in Sphäriten abgelagert vorfindet.

Die einzige chemische Analyse einer zu dem hier behandelten Formenkreis gehörigen Pflanze findet sich bei Peckolt¹⁾ und betrifft *Tillandsia usneoides* L. — Im frischen Zustand enthält diese Art 2% Zucker; werden aber aus den Ziffern jener Analyse Wasser (56,5%) und Asche (1,5%) als anorganische Bestandteile ausgeschaltet, so beträgt die Menge des Zuckers 20,75% der gesamten organischen Substanz.

Anderwärts, insbesondere im Mesophyll, war bei der Einwirkung der Fehlingschen Lösung an toten und lebenden Pflanzen nirgends Zucker zu finden, sodaß die Vermutung viel für sich hat, daß diese ganze Zuckermenge als osmotisch wirkender Körper nur in den Trichomzellen sich findet, welche die Überleitung des Wassers aus den Scheibenzellen ins Mesophyll zu bewirken haben. Die Bromeliaceen lagern ihre Kohlehydrate in Form von Stärke, welche leicht an jedem frischen, gut genährten Blatt nachweisbar ist. In Blättern, die aus dem Herbar genommen werden, pflegt Stärke zu fehlen. Dies erklärt sich aber aus der großen Lebensfähigkeit der Pflanzen: da das Wasser überaus festgehalten wird, kann die gewöhnliche Methode, die Pflanzen zwischen Fließpapier zu pressen, erst dann Erfolg haben, wenn die Exemplare nach Verbrauch aller Reservematerialien vor Hunger gestorben sind. Dann erst entlassen die Blätter ihr Wasser.

Höchst auffallend ist dabei das gegensätzliche Verhalten der Stärke im Mesophyll und des Zuckers in den lebenden Trichomzellen. Zucker fand sich hier bei jedem darauf untersuchten trockenen Exemplar von *Tillandsia*. Er wurde nicht als letzte Hungernahrung verbraucht.

Dies mag wohl seine Erklärung dahin finden, daß der Zucker der Kuppel- und Aufnahmezellen überhaupt nur als osmotisch wirkende Substanz, also gewissermaßen als Maschinenteil der Pumpen, in Betracht kommt, daß seine Anwesenheit in den lebenden Zellen des Trichoms gerade in höchster Dürrenot am nötigsten ist, um die erste kommende Benetzung ausnützen zu können.

B. Die Struktur der Membranen der Aufnahmezellen.

Noch beachtenswerter als der Inhalt der lebenden Trichomzellen (der Kuppel- und Aufnahmezellen) ist die Struktur ihrer Membranen. Über sie schreibt Schimper²⁾:

1) G. et Th. Peckolt, Historia das plantas medicin. e utcis do Brázil I (1888), p. 194.

2) Schimper, l. c., p. 71.

„Während die das Haar umgebenden Zellen der Epidermis
 „und subepidermalen Schichten häufig sehr stark verdickt
 „und stets kutinreich sind, sind sämtliche Zellwände, die
 „das Wasser, um in die tieferen Gewebe zu gelangen, zu
 „passieren hat, ganz kutinfrei und in ihrer ganzen Aus-
 „dehnung entweder sehr dünn, oder die unterste Zellwand
 „des Haargebildes ist wohl etwas verdickt, aber sehr stark
 „getüpfelt, während die umgebenden Zellwände weit dicker
 „und weit weniger getüpfelt sind.“

Hier irrt Schimper, wie Haberlandt¹⁾ bereits gezeigt hat:

„Die wasserabsorbierenden Trichome sind, von wenigen
 „Ausnahmen abgesehen, auch an jenen Stellen, durch welche
 „das Wasser eintritt, mit einer in Schwefelsäure unlöslichen
 „Kutikula versehen. Ob die bedeutende Permeabilität
 „derselben für Wasser auf einem abweichenden chemischen
 „Verhalten beruht, oder auf besonderen Struktureigentüm-
 „lichkeiten — etwa dem Vorhandensein von äußerst feinen
 „Poren, welche sich der mikroskopischen Wahrnehmung
 „entziehen —, diese Frage läßt sich derzeit nicht beant-
 „worten.“

Die Untersuchung dieses Punktes wurde wesentlich an *Tillandsia pulchella* Hook., von der lebendes Material zur Verfügung stand, ausgeführt.

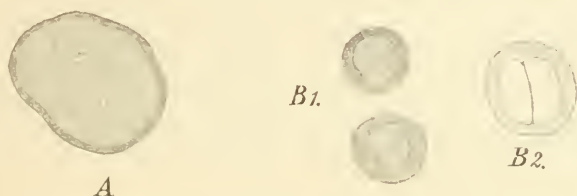
Mit Sudanglyzerin gefärbte Schnitte zeigen, daß alle Querwände des ganzen Trichoms (also die Wand von der Kuppelzelle zur ersten, von dieser zur zweiten Aufnahmezelle und von dieser zur Basalzelle der Schuppe) aufs deutlichste kutinisiert sind. Oben (p. 174) wurde bereits hervorgehoben, daß auch der Trichter, welcher die Aufnahmezellen umfaßt, kutikularisiert ist. So nehmen alle Membranen, welche dem Stiel des Trichoms angehören, die orangerote Sudanfärbung prächtig an.

Die gleiche Erscheinung wurde bei allen daraufhin geprüften *Tillandsia*-Arten gefunden; für *Tillandsia usneoides* L. ist sie oben in Fig. 8 dargestellt (hier ist nur eine Aufnahmezelle vorhanden). Auch bei *Vriesea* (untersucht wurde *Vr. splendens* Lem.) sind die Verhältnisse die gleichen.

Eine besondere Permeabilität der kutinisierten Membranen, wie sie zur Erklärung herangezogen werden könnte, braucht nicht gefordert zu werden, da Poren vorhanden sind.

1) Haberlandt, l. c., p. 209.

Die Untersuchung von Flächenschnitten hat folgendes ergeben: Die kutinisierte Trennungswand von Kuppel- und oberster Aufnahmezelle weist um das Zentrum herum einen Kranz von nicht kutinisierten, durch die gewöhnliche Membransubstanz (Zellulose + Pektin) gebildeten Durchlaßstellen auf (Fig. 25 A); in jeder weiter nach unten belegenen Scheidewand der Aufnahmezellen ist eine quer verlaufende sehr schmale Linie, welche gleichfalls nicht kutinisiert ist (Fig. 25 B). — Sowohl Poren wie Linien erscheinen bei Sudanfärbung hell auf gelbem Grund. Über ihre Anwesenheit und ihre Bildung aus nichtkutinisierter Membran kann kein Zweifel sein; bei Anwendung der oben (p. 172) beschriebenen Chlorzink-



Figur 25.

Tillandsia pulchella Hook. Querwände der Schuppen, von der Fläche gesehen.

A Unterwand der Kuppelzelle; B Querwände der Aufnahmezellen. Vergr. 820 : 1.

A, B₁ mit Sudanglyzerin, B₂ mit Chlorzinkjod gefärbt.

Jod-Behandlung der entpektinisierten Membranen erscheinen sie dunkel (violett) auf hellem Grund. Sie stellen die Kommunikation mit dem Mesophyll für die Plasmakörper wie auch (in entgegengesetzter Richtung) für das Wasser her.

Mit dieser Beobachtung ist die gesamte Funktion der Trichompumpen erklärt. Insbesondere beweist sie, daß der osmotisch relativ schwach wirkende Zucker genügt, um die osmotische Arbeit zu verrichten. Den Aufnahmezellen kann das Wasser durch die angrenzenden Mesophyllzellen leicht entnommen werden.

C. Die Ausnützbarkeit des Benetzungswassers.

Zum Schluß ist nur noch von Interesse, was aus dem Wasser wird, welches zur Imbibition der Trichommembranen und zur ersten Füllung der vorher luftleeren Scheibenzell-Lumina notwendig ist.

Es wäre hier sehr verlockend, irgend eine Druckwirkung der vom Trichom gebildeten Saugpumpe zu konstruieren, welche auch noch dies erste Füllwasser (das Wasser des ersten Hubes, wie es

oben genannt wurde) der Pflanze zugute kommen ließe. Aber dazu ist keine Möglichkeit vorhanden.

Eine so kräftige Saugwirkung der lebenden Zellen des Trichoms, welche nötig wäre dann, wenn kein Kapillarwasser mehr zur Verfügung steht, die Spannung des Trichomdeckels zu überwinden, das Wasser der Scheibenzellumina einzusaugen und die Trichomdeckel auf die Unterseite der Scheibenzellwände anzusaugen, eine derart bedeutende osmotische Kraft der Aufnahmezellen ist bei ihrem Zuckerinhalt nicht denkbar.

Das Füllwasser der vorher luftleeren Scheibenzellumina, also das Wasser des ersten Hubes und selbstverständlich ebenso das zur Quellung der Schuppenmembranen nötige Wasser ist nur Betriebswasser der Maschine; es geht der Pflanze verloren und wird auf der Außenseite der nicht kutinisierten Membranen des Trichoms verdunstet; diese Verdunstung schließt die Lumina der Scheibenzellen allmählich bis zum vollkommenen Verschwinden in lufttrockenem Zustand.

Deshalb kann nur die bei Benetzung in die Kapillarräume, welche von den Schuppen und der Epidermis der Pflanze gebildet werden, aufgenommene Wassermenge (oben als Kapillarwasser bezeichnet) von der Pflanze aufgenommen werden: die Summe des Kapillarwassers ist die (im Leben nicht völlig erreichbare) Maximalgrenze des bei jeder Benetzung der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassers.

Werden die Ziffern des dritten Wägeversuchs (p. 189) kombiniert mit denen der Messungen (p. 186) verwendet, um für einen konkreten Fall die Größe der für *Tillandsia streptocarpa* Bak. bei einmaliger Benetzung zur Verfügung stehenden Wassermenge auszurechnen, so findet sich, daß das als Untersuchungsobjekt verwendete Exemplar Schwacke No. 10 010 aufnimmt:

Wasser total	9590,86 mm ³ ,
Davon verwertbares Kapillarwasser	<u>7326,46 mm³,</u>
Betriebswasser der Pumpentrichome	2264,40 mm ³ .

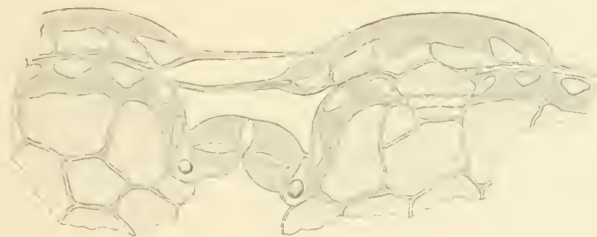
Die Menge des Betriebswassers bleibt aber während der ganzen, stundenlang anhaltenden Tauresorption konstant, vermehrt sich weder noch vermindert sich: wenn sie schon um weit mehr als das Doppelte kleiner ist als das bei der ersten Benetzung der Pflanze zur Verfügung stehende Kapillarwasser, so kommt sie praktisch gar nicht mehr in Betracht gegen die Wassermenge, welche während der

nächtlichen Taubenetzung allmählich in die Kapillaren aufgenommen und durch die osmotisch wirkenden Zellen dem Körper der Pflanze zugeführt wird.

VI. Die Abgabe des Wassers durch die Spaltöffnungen.

Für die Wiederausgabe des aufgenommenen Wassers kommen wesentlich die Spaltöffnungen in Betracht; eine Ableitung des Wassers in den Trichomwänden und Verdunstung bereits ins Mesophyll aufgenommenen Wassers durch die Trichomdeckel ist angesichts der Leitungsunfähigkeit der Membranen für Wasser nicht zu befürchten.

Ein sehr genauer Parallelismus zwischen dünnwandigen Epidermiszellen und im Niveau liegenden Spaltöffnungen einerseits, verdickter Epidermis und versenkten Schließzellen anderseits ist zu



Figur 26.

Tillandsia variegata Cham. et Schdl. Spaltöffnung im Schutz der Schuppenflügel.
Vergr. 280 : 1.

beobachten und lehrt, daß die oben (p. 204) gemachten Angaben über die Unterschiede von Regen- und Taublättern der extrem atmosphärischen Tillandsien noch weiter ausgesponnen werden könnten. Wie sehr versenkte Stomata gerade unter dem Schuppenbelag der Bromeliaceen im Verdunstungsschutz liegen, zeigt die von *Tillandsia variegata* Ch. et Schdl. abgenommene Fig. 26. — Nicht nur für das Kapillarwasser, sondern ebenso auch für den aus den Spaltöffnungen entweichenden Wasserdampf kommt das dauernde Spiel von Abkühlung an den Trichommembranen infolge der Verdunstung, Übergehen in den flüssigen Aggregatzustand und Wiederaufnahme durch die Trichompumpen in Frage: auch von dem aus den Stomata kommenden Verdunstungswasser kann nur ein kleiner Teil entweichen, nämlich was aus der Ausmündung der

Flügelkapillaren diffundiert und was als Imbibitionswasser die Schuppenmembranen trinkt und von ihnen aus verdunstet. Daß dies nicht viel ist, zeigten die folgenden Wasserbilanzen.

VII. Wasserbilanzen von zwei lebend untersuchten Arten.

Die folgenden Versuche hatten den Zweck, eine Anwendung der dargestellten Resultate auf zwei konkrete Fälle, eine Regenform (*Tillandsia pulchella* Hook.) und eine Tauform (*T. recurvata* L.) zu geben.

Tillandsia pulchella Hook. (Regenform).

Die verwendete Pflanze stammt aus dem botanischen Garten zu Halle.

Nach Feststellung des Flächeninhalts ihrer gesamten ausgebildeten Blätter (unter Vernachlässigung der kleinen, noch embryonalen Blättchen der Mittelknospe, welche durch gelbliche Farbe ausgezeichnet waren) von 20922 mm² und des Gewichts von 0,708 mg pro mm² wurde die Pflanze am 10. Jan. 1904 in meinem Arbeitsraum trocken gelegt. In dem Raum ist ein Dauerbrandofen vorhanden; die durchschnittliche Temperatur betrug 19,3°. — Unter den gegebenen Bedingungen fand eine starke Austrocknung der Pflanze statt.

Dieselbe zeigte als Resultat ein allmähliches Einschrumpfen und schließliches Vertrocknen der äußeren Rosettenblätter, während die inneren frisch blieben. — In der Natur funktionieren also die äußeren Rosettenblätter vieler extrem atmosphärischer Tillandsien in ähnlicher Weise als Wasserspeicher für die inneren Blätter, wie dies speziell für Epiphyten von Schimper¹⁾ für *Peperomia* und *Codonanthe Devosiana* Lem. beschrieben wird.

Die Austrocknung wurde genau 4 Wochen = 336 Stunden vorgenommen; nach Verlauf dieser Zeit waren 14155 mm² der Blattfläche vertrocknet und abgestorben, 6767 mm² am Leben und größtenteils scheinbar voll saftig.

Die Wägung ergab aber, daß diese 6767 mm² nicht 4791,04 mg, sondern nur noch 4655,69 mg wogen. Es war also pro mm² auch an diesen noch vollsaftig erscheinenden Blättern 0,02 mg Gewichtsverlust entstanden.

1) Schimper, l. c., p. 37.

Der Verlust der vollkommen abgestorbenen, lufttrocken gewordenen 14155 mm² betrug 8668,52 mg (Wägung: 941 mm² der frischen Blätter = 666,60 mg; 1863 mm² der trockenen Blätter = 178,83 mg); der Verlust der (6767 mm²) angewelkten Fläche betrug 135,35 mg. — Die Pflanze hat also in 4 Wochen (28 Tagen) verloren 8803,87 mg.

Behufs Feststellung der Wasserabsorption durch die Schuppen wurde eines der noch voll lebenden Blätter (Flächeninhalt 540 mm²) gewogen (= 371,93 mg), in der oben (p. 179) angegebenen Weise mit Paraffin verschlossen und drei Stunden in Wasser von 15° C. gelegt.

Danach ergab sich eine Gewichtsvermehrung von 62,14 mg.

Das erwähnte trockene (tote) Blatt von 1863 mm² Fläche hatte bei 10 Minuten Benetzung = 103,75 mg in den Schuppenbelag aufgenommen; nach dieser Wägung sind bei dem 540 mm² messenden lebendigen Blatt zur Füllung der Kapillarräume, zur Imbibition der Schuppenmembranen und als Wasser des ersten Hubes notwendig 30,07 mg.

Die Aufnahme ins Innere des Blattes auf osmotischem Wege (Leistung der Durchlaßzellen) betrug demnach innerhalb 3 Stunden = 32,07 mg.

Nach Ausmessung und Berechnung ungequollener und maximal imbibierter Schuppen von *Tillandsia pulchella* Hook. (Imbibitionswasser einer Schuppe = 0,000082 mg; Wasser des ersten Hubes = 0,000024 mg) und Zählung von 40 Schuppen pro mm² beträgt die Summe von Imbibitionswasser + Hubwasser pro mm² = 0,00424 mg; unter Vernachlässigung des äußerlich benetzenden Wassers beträgt das Kapillarwasser pro mm² = 0,051 mg.

Bei einer osmotischen Aufnahme von 32,07 mg pro 540 mm² in drei Stunden ins Innere des Blattes würde die ganze Pflanze (20922 mm²) binnen drei Stunden aufzunehmen befähigt sein 1243,53 mg.

Die ganze Pflanze hat in vier Wochen verloren 8801,42 mg, also pro Stunde 13,09 mg.

An diesem Verlust ist außer der Wasser-Abgabe natürlich auch der durch Atmung sich ergebende Gewichtsverlust beteiligt. Versuche, welche Herr Prof. Dr. Vorländer nach meinen Angaben freundlichst machte, und welche sich auf 4 Blätter von 2,17 g Gewicht bezogen (mehr konnte nicht geopfert werden, um die Pflanze nicht zu gefährden), haben bei 23-stündigem Überleiten von

im ganzen 10,2 Liter CO_2 -freier Luft eine nur so geringe Produktion von Kohlensäure ergeben, daß das Gewicht derselben innerhalb der Fehlergrenzen des analytischen Versuchs lag. Der Atmungsverlust wurde dementsprechend vernachlässigt; immerhin ist er vorhanden und verkleinert die Ziffer der Wasserabgabe.

Nach den gefundenen Zahlen genügt die Aufnahme innerhalb drei Stunden, um ohne sichtbares Welken der Pflanze Wasser für 95 Stunden = 4 Tage zuzuführen.

Dies dürfte den natürlichen Verhältnissen wohl entsprechen.

Tillandsia recurvata L. (Tauforn).

Das untersuchte Exemplar von *Tillandsia recurvata* L. wurde mir von Herrn Prof. Stahl aus Jena gütigst übersandt; es hatte vier verschieden große Blätter, deren Totaloberfläche zu 355,27 mm² bestimmt wurde.

Erhalten habe ich das Exemplar in frischem und vollsaftigem Zustand am 18. Dezember 1903; es wurde unter den gleichen Bedingungen wie die *Tillandsia pulchella* Hook. des vorigen Versuchs ohne Wasser gehalten.

Bemerkenswert war dabei, daß am 18. Februar 1904, also nach zwei Monaten, die Pflanze zwar in allen Teilen geschrumpft, aber noch lebendig war; ein Abtrocknen der unteren Blätter und eine Verwendung des Wassers derselben für die oberen hatte also innerhalb des angegebenen Zeitraums nicht merklich stattgefunden.

Da eine Wägung zu Beginn des Versuchs versäumt worden war, wurde das Gewicht der Pflanze in vollsaftigem Zustande in der Weise festgestellt, daß sie (nach Beendigung der übrigen Wägungen) fast sieben Stunden lang in Wasser von 15° C. gelegt wurde. Nach dieser Zeit sah sie ebenso gut und prall gefüllt aus, wie mir die Exemplare der Spezies in Warmhäusern bekannt sind, und wog 150,28 mg. — Wenn mit der Einsetzung dieser Ziffer als Anfangsgewicht ein Fehler gemacht wird, so kann er nur minimal sein.

In zwei Monaten (62 Tagen) hat die Pflanze eingeblüht 46,06 mg Wasser, also pro Tag = 0,743 mg — eine Bestätigung der oben gemachten Ausführungen über den minimalen Wasserverlust der extrem epiphytischen Bromeliaceen.

Die experimentelle Ermittlung der Wasseraufnahme wurde durch 205 Minuten lange Benetzung in Wasser von 15° C. und darauf folgende Wägung vorgenommen: am 19. Februar 1904 wog

die Pflanze vor der Benetzung 104,22 mg, nach derselben 146,59 mg. Die Bruttozunahme hatte in 205 Minuten = 42,37 mg betragen.

Um die Menge des in die Gewebe osmotisch aufgenommenen Wassers zu bestimmen, wurde ein trockenes und totes Blatt von 276,78 mm² Oberfläche 10 Minuten lang benetzt und dann gewogen; sein Gewicht stieg von 30,48 mg auf 58,06 mg. Daraus war zu berechnen die Wasseraufnahme in den Schuppenbelag = 27,58 mg oder pro mm² = 0,0996 mg.

Diese äußerliche Wasseraufnahme verteilt sich in folgender Weise:

Durch Ausmessung und Zählung der Schuppen (deren 52,71 auf 1 mm² der Oberfläche kommen) ergab sich die Größe des Imbibitionswassers pro mm² = 0,0562 mg, des Hubwassers pro mm² = 0,0087 mg. Durch Kombination dieser durch Messung gewonnenen Größen mit den Resultaten der Wägungen ergibt sich die Menge des Kapillarwassers pro mm² zu 0,0347 mg. Somit sind anzusetzen:

als Imbibitionswasser der Schuppenmembranen	15,5528 mg,
als Wasser des ersten Hubes	2,4130 mg,
als Kapillarwasser	9,6142 mg,
	Sa. 27,5800 mg.

Nach dieser Rechnung nimmt die Fläche der lebenden Pflanze (355,27 mm²) 35,172 mg des Benetzungswassers in ihren Schuppenbelag auf; die Differenz von Bruttozunahme bei Benetzung und äußerlich festgehaltenem Wasser (42,37—35,17 mg) ergibt die Aufnahme in die Gewebe: dieselbe betrug bei 205 Minuten langer Benetzung = 7,20 mg.

In zwei Monaten hatte die Pflanze 46,06 mg, also pro Stunde 0,031 mg verloren; somit reicht die in 205 Minuten aufgenommene Wassermenge von 7,20 mg, um die Pflanze 38 Stunden, also weit über den nächsten Taufall hinaus, vollsaftig zu erhalten.

Zum Schluß meiner Arbeit ist es mir ein besonderes Bedürfnis, Herrn Dr. Wallstabe, welcher die Wägungen ausführte, und meinem Schüler Herrn Dr. Anton K. Schindler, welcher alle Messungen und Rechnungen kontrollierte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Mez Carl

Artikel/Article: [Physiologische Bromeliaceen- Studien. 157-229](#)