

Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen.

Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten.

Von
W. Ruhland.

Mit 20 Textfiguren.

Einleitung.

Zu den allerbekanntesten pflanzlichen Drüsenorganen gehören fraglos die seit ihren ersten Entdeckern häufig als „Mettenius-Drüsen“¹⁾ oder „Licopoli-Drüsen“²⁾ bezeichneten Gebilde in den Epidermen der Plumbaginaceen-Blätter. Während sie in anatomischer Hinsicht auffallend häufig untersucht wurden, allerdings, wie wir bald sehen werden, unter ständiger Verkennung ihres wahren Baues, flossen die physiologischen Nachrichten über sie viel spärlicher. Die wenigen ihnen gewidmeten Notizen widersprechen sich fast in jeder Beziehung aufs schroffste.

Während Volkens³⁾ in ihnen nur passive Filtrationshydathoden sah, mußte man nach einer kleinen Mitteilung von Schtscherbak⁴⁾ im Gegenteil den Eindruck gewinnen, daß sie höchst leistungsfähige, aktiv tätige Drüsen seien, die vielleicht sogar hochkonzentrierte Salzlösungen oder unter Umständen gar festes Salz auszuschcheiden vermöchten. Im Gegensatz dazu schien Fitting⁵⁾, der einige der

1) „*Filices horti botanici Lipsiensis*“ (1856, S. 10).

2) „*Sulla formazione di alcune organi nella Statice monopetala destinati all' escrezione di sostanza minerale*“. (Annali dell' Academia degli aspiranti naturalisti di Napoli, 1866, S. 1.)

3) „Die Kalkdrüsen der Plumbaginaceen“. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., II, 1884, S. 334.)

4) „Über die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice Gmelini*“. Vorläufige Mitteilung. (Ebenda, XXVIII, 1910, S. 30.)

5) „Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen“. (Zeitschr. f. Bot., III, 1911, S. 209.)

Arten in der Wüste studiert hatte, nicht geneigt, ihnen in bezug auf die Salzausscheidung eine wesentliche Nutzleistung für die Pflanze zuzugestehen, sondern in jener eine mehr zufällige Begleiterscheinung einer gewöhnlichen Hydathodentätigkeit zu erblicken. Fügt man nun noch hinzu, daß im übrigen die gesamte einschlägige reiche Literatur nahezu ausschließlich von „Kalkdrüsen“ spricht, trotzdem es sich fast überall um typische Halophyten handelt, so wird das Bild der Verwirrung ein vollständiges.

Den eigentlichen Anstoß zu unseren Untersuchungen gab die schon erwähnte kleine Mitteilung von Schtscherbak. Der Verfasser beschreibt hier in aller Kürze, wie selbst abgeschnittene Blätter und sogar Bruchstücke derselben, welche auf Lösungen verschiedener Salze schwimmen, sich sogleich unter den Augen des Beobachters mit Hilfe ihrer eigentümlichen Epidermisdrüsen von diesen Salzen zu befreien beginnen. Eine ausführlichere Arbeit ist dieser kleinen, von Rothert angeregten Mitteilung nicht gefolgt.

Da mich die Pflanze im Zusammenhange mit einigen von mir früher studierten Fragen lebhaft interessierte, so suchte ich sie mir zu eigenen Untersuchungen zu verschaffen. Sie kommt vom Banat ostwärts auf dem Balkan, im pontischen Gebiet bis Armenien und zum Ural und wohl auch noch weiter östlich vor, an Salzstellen, besonders auch in der Nähe des Meeres. Von Boissier¹⁾ werden mehrere Formen unterschieden, von denen ich nicht wissen konnte, ob sie sich physiologisch gleich verhalten, so daß ich, um sicher zu gehen, mich nach Odessa wandte, wo Schtscherbak seine Untersuchungen begonnen hatte. Herr Kollege Porodko hatte die Liebenswürdigkeit, mir auf meine Bitte im Herbst 1913 nicht nur Samen der Pflanze, sondern auch lebende Rhizomstücke zu senden, wofür ich ihm hier nochmals meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

Die Rhizome sowohl wie namentlich die Sämlinge entwickelten sich unter den verschiedensten Kulturbedingungen im hiesigen botanischen Garten ausgezeichnet und zeigten die Salzexkretionen wie in ihrer Heimat, so daß ich an geeignetem Material zu keiner Zeit meiner Studien Mangel hatte.

Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen zeigte es sich aber, daß die Drüsen der anderen Arten der Familie und selbst z. B. diejenigen der bei uns so verbreiteten *Armeria vulgaris* sich

1) Flora orientalis, Band IV, 1879, S. 859.

prinzipiell offenbar ganz gleich verhalten. Nichtsdestoweniger blieb ich in der Hauptsache bei der *Statice Gmelini*, so daß alle Mitteilungen, wo nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, sich auf diese Art beziehen.

I. Der anatomische Bau der Drüsen.

Wie aus dem Literaturverzeichnis in Soler eders Systematischer Anatomie der Dikotylen¹⁾ hervorgeht, ist die Anatomie der Plumbaginaceen und ihrer eigentümlichen Epidermisdrüsen, welche meist die besondere Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich lenkten, so häufig, ja fast bis zum Überdruß studiert worden, daß die Voranschickung eines anatomischen Kapitels zunächst sehr überflüssig scheinen möchte.

Auch ich glaubte zunächst, mir anatomische Untersuchungen ersparen zu können, und war um so überraschter, als ich später merkte, daß in der Tat der Typus von Drüsen, wie er nicht nur bei *Statice Gmelini*, sondern auch bei fast allen anderen Arten der Familie vorkommt, bisher in allen Fällen vollkommen falsch beschrieben worden ist.

Die Veranlassung, weshalb ich überhaupt den Bau der Drüsen näher zu studieren begann, war die befremdliche Beschreibung und Abbildung derselben bei Solereder, der alle Spezialuntersuchungen der anderen Autoren benutzen konnte. Nach Soler eders Beschreibung und Abbildung würde z. B. ganz unverständlich sein, wie die Drüsenzellen dauernd mit lebendem Plasma erfüllt sein könnten, da die Wände, welche sie von dem Nachbargewebe trennen, als verkorkt bezeichnet werden. Auch die Zeichnung der sog. „Nebenzellen“ war in bezug auf Zahl und Form so offensichtlich falsch, daß eine genaue Nachuntersuchung erforderlich war. Diese wurde an lebendem Material sowie an Blattstücken durchgeführt, welche in Chromessigsäure fixiert, mit dem Mikrotom geschnitten und nach dem Flemmingschen Verfahren gefärbt waren. Die Beschreibung sei so kurz wie möglich gehalten.

Blickt man auf die Außenfläche der Ober- oder Unterepidermis herab, so sieht man unter dem Mikroskop zunächst vor allem vier quadrantenartig oder kreuzweise aneinander grenzende, zentrale

1) S. 561 f.

Zellen (Fig. 1), denen, wie die weitere Untersuchung ergab, die eigentliche Sekretionstätigkeit zufällt. Wir können sie deshalb als „Sekretionszellen“ (*s*) bezeichnen. Jede ist nach außen von einer schmalen, häufig etwas halbmondförmigen Zelle umgeben, die somit einen geschlossenen Kranz um jene bilden. Es sind die „Nebenzellen“ (*n*) der Autoren. Darauf sieht man bei Oberflächen- oder besser ein wenig tieferer Einstellung weiter nach außen hin einen schmalen Zwischenraum (*zw'*) und dann eine im Gegensatz zu den bisher betrachteten derbere Membran (*g*) folgen (in Fig. 1 und 4 schwarz gehalten), an die weiter nach außen wiederum ein sehr schmaler Zwischenraum (*zw''*) und darauf die

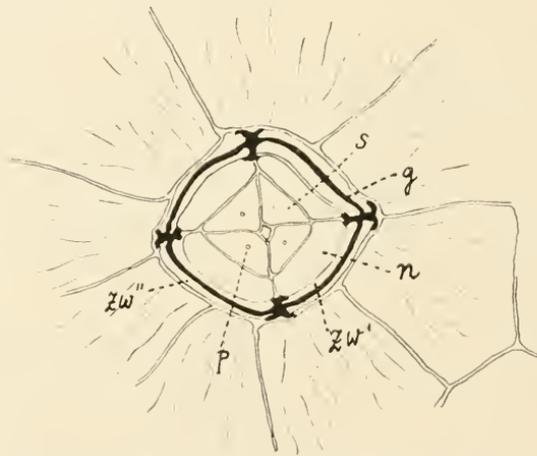


Fig. 1. Drüse aus der oberen Epidermis, Flächenansicht von außen.
Erklärung im Text. Vergr. 654.

Wände der benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen anstoßen. Schon diese Verhältnisse, die für das Verständnis des Drüsenbaues wichtig sind, sind bisher immer unrichtig wiedergegeben worden.

Betrachten wir nun einen dünnen Mikrotom-Querschnitt, so sehen wir (Fig. 2) zunächst, daß die ganze Drüse nicht oder nur sehr schwach über das Niveau der übrigen Epidermiszellen (*Ep*) hervorragt. In der Mitte des ganzen Gebildes sind zwei der Sekretionszellen zu sehen (*s*). Ist der Schnitt, wie in Fig. 2 median in bezug auf die Drüse, so sieht man seitlich an jede der Sekretionszellen (*s*) noch vier Zellen von sehr eigentümlicher Form und Anordnung grenzen. Zunächst folgen die schon in der Auf-

sicht (Fig. 1) hervortretenden vier Zellen (*N*), von denen im medianen Querschnitt natürlich wieder nur zwei zu sehen sind. Sie reichen nicht bis zum Grunde der Drüse und erscheinen von den

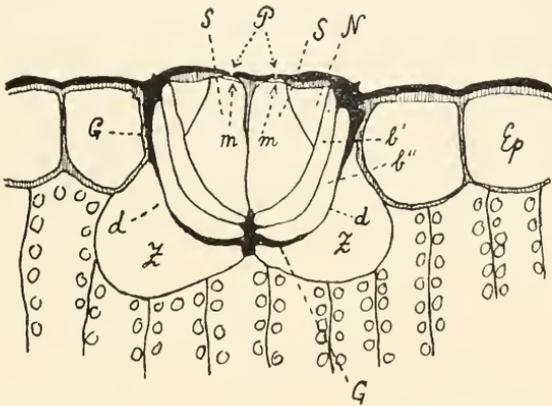


Fig. 2. Querschnitt durch die Oberseite des Blattes, der eine Drüse im medianen Längsschnitt zeigt. Erklärung im Text. Vergr. 593.

Sekretionszellen seitlich-auswärts gleichsam abgeschnitten. Ich nenne sie, wie erwähnt, in Übereinstimmung mit den früheren Autoren „Nebenzellen“.

An sie schließen sich auf dem Blattquerschnitt nach außen, die beiden genannten Zellgruppen seitlich und nach dem Grunde der Drüse zu umfassend, rechts und links je zwei sehr schmale Zellen, die ich als äußere (*b''*) und innere (*b'*) „Becherzellen“ bezeichne. In der Aufsicht ist von ihnen gewöhnlich nichts deutlich zu erkennen. Ein Flächenchnitt dagegen, der die Drüse ungefähr in der Mitte durchschneidet, läßt diese Verhältnisse klar erkennen. Fig. 3 stellt einen derartigen Schnitt ungefähr durch das untere Drittel der Drüse dar, so daß hier die Nebenzellen fehlen.

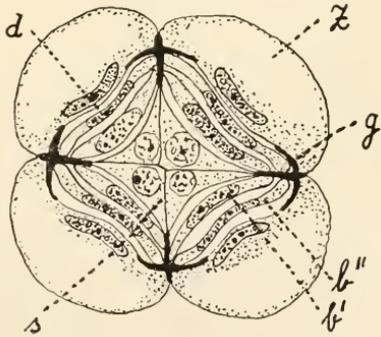


Fig. 3. Querschnitt durch den unteren Teil einer Drüse. Zellinhalt fixiert und gefärbt. Erklärung im Text. Vergr. 710.

Man sieht hier auch, daß im ganzen $4 + 4$ Becherzellen (*b'* und *b''*) vorhanden sind, die in ihrer Anordnung ganz den Nebenzellen folgen.

Während die bisher erwähnten Zellen voneinander durch sehr zarte Wände abgegrenzt sind, folgen nun nach außen dicke, kutinisierte Wände (in Fig. 9 namentlich angedeutet und mit *g* bezeichnet). Sie schließen die eigentliche Drüse nach außen ab. An sie grenzen vier, wie die Drüsenzellen chlorophyllfreie Zellen, die ich als „Sammelzellen“ (*z*) bezeichne, und deren Form aus Fig. 3 (*z*) oder Fig. 4 (punktiert angedeutet) zu entnehmen ist. Gleichzeitig erkennt man aus diesen Figuren, daß die Anordnung wiederum der der Neben- und Becherzellen entspricht.

Aus den genannten Figuren folgt ferner, daß auf dem Blattquerschnitt die Form der Sammelzellen je nach der Richtung

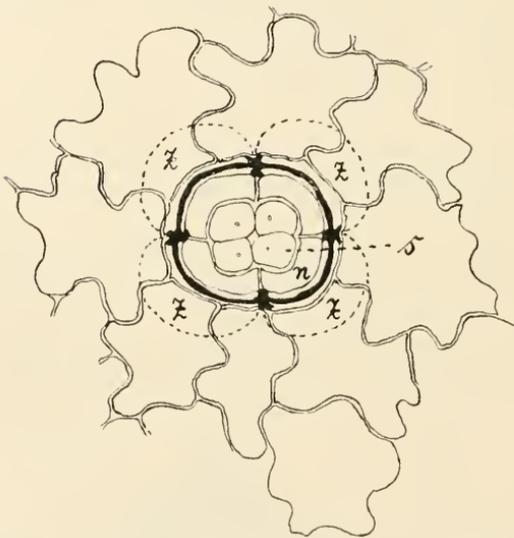


Fig. 4. Drüse der Blattunterseite von außen gesehen.

Erklärung im Text. Vergr. 510.

der Querschnittsebene wechselnd erscheinen muß. So stellen sie sich in Fig. 9 sehr schmal, in Fig. 2, 8 und 10 dagegen breit ausladend dar. Sie sehen in Fig. 8 etwa ampullenförmig aus und schieben sich mit ihrem schmalen oberen Ende bis an die Blattoberfläche, um sich unter der Epidermis sogleich zu verbreitern und schließlich am Drüsengrunde diesen wieder mit schmalen Enden zu umfassen. Man erkennt so, daß die außerhalb der dicken Membran zwischen Drüse und Epidermiszellen gelegenen schmalen Zwischenräume in den Fig. 1 (*zw''*) und 4 den Außenenden der Sammelzellen entsprechen, während an dem entsprechenden schmalen Innenraum (Fig. 1 *zw'*) die in der Aufsicht nicht deutlich erkennbaren Becherzellen zu denken sind. Durch Vergleichung von Serienschnitten parallel zur Blattoberfläche ergibt sich, daß an die Sammelzellen (*z*) mindestens 75 andere Blattzellen (*bl*) angeschlossen sind (Fig. 5).

Somit besteht also die ganze halbkugelige Drüse aus 16 Zellen, nämlich 4 Sekretions-, 4 Neben-, 4 äußeren und 4 inneren Becher-

Somit besteht also die ganze halbkugelige Drüse aus 16 Zellen, nämlich 4 Sekretions-, 4 Neben-, 4 äußeren und 4 inneren Becher-

zellen. Nicht mehr zur eigentlichen Drüse gehören, aber doch in enger Beziehung zu ihr stehen dann noch die 4 Sammelzellen.

Von besonderem Interesse und sehr eigentümlich ist nun die Art und Weise der Kutinisierung. Wäre die Kutinisierung der den 16zelligigen Drüsenkomplex nach außen umfassenden Membran, der „Grenzkappe“, wie ich sie nennen will, eine gleichmäßig ununterbrochene, so könnte natürlich kein Stoffverkehr mit dem übrigen Blattgewebe durch Vermittelung der außen angrenzenden Sammelzellen stattfinden. In der Tat sind denn auch bei genauerer Untersuchung nichtkutinisierete „Durchlaßstellen“, *d* in Fig. 2 und 8, nachzuweisen. Ich benutzte zur genaueren Untersuchung

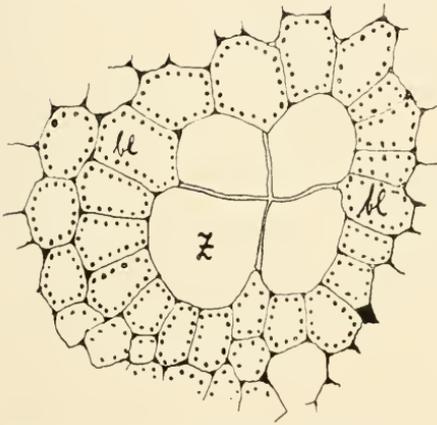


Fig. 5. Schnitt durch die unterste Basis der Drüse parallel zur Blattfläche. Vergr. 460.

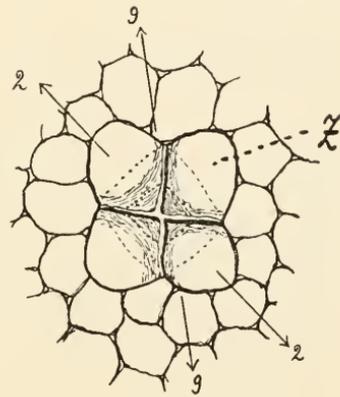


Fig. 6. Drüse der Blattoberseite, von innen gesehen. Die Lage der Sekret- und Nebenzellen ist punktiert. Die Schnittebenen der Fig. 2 u. 9 sind durch Pfeile angedeutet. Vergr. 395.

dieser Verhältnisse die schon von A. Meyer, Kroemer und anderen empfohlenen Lösungen von Sudan, Dimethylamidoazobenzol usw. in Alkohol-Glyzerin. Die Lösungen, besonders die von Sudan, wurden gewöhnlich heiß angewendet und die Schnitte nach etwa $\frac{1}{4}$ stündiger Einwirkung in der Lösung selbst untersucht. Auf diese Weise ergibt sich bezüglich der Kutinisierung der halbkugelig gewölbten Grenzkappe der Drüse folgendes: Betrachtet man einen Flächenschnitt von der Innenseite, so sieht man eine besonders dunkel gefärbte Kreuzfigur (Fig. 6), deren Arme in den gemeinsamen Ebenen der Längswände der Drüse liegen. Die den Kreuzarmen benachbarten Teile der Membran sind wesentlich schwächer gefärbt, die übrigen Teile derselben ungefärbt.

Die hieraus zu ziehenden Schlüsse über die Kutinisierung werden durch Behandlung mit Schwefelsäure bestätigt. Hierbei ergeben sich zunächst Figuren, wie in Fig. 7a dargestellt. Man sieht wieder besonders markant die dünnen Kreuzarme, die von zarteren, hier wie in Fig. 6 gestrichelt angedeuteten Kutinpartien so umgeben sind, daß ein breiteres Kreuz zustande kommt. Die vier

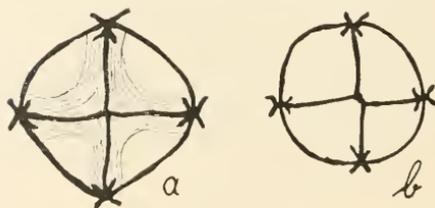


Fig. 7. Grenzkappe der Drüse, von innen gesehen, nach Behandlung mit konz. Schwefelsäure. Vergr. 500.

gleichlangen Kreuzarme werden an der Peripherie von einem auch an den gefärbten Präparaten scharf sichtbaren dünnen Kreis miteinander verbunden, von welchem später noch die Rede sein wird. Läßt man die Schwefelsäure mehrere Tage eventuell unter zeitweiliger Anwendung von Hitze einwirken, so kommen Figuren, wie in Fig. 7b dargestellt, zustande. Es ist nur das schmale zentrale Kreuz und die Kreisperipherie übrig geblieben, also die stärker kutinisierten Teile. Die Form der ganzen Grenzkappe entspricht übrigens seltener einer regelmäßigen Halbkugel, als vielmehr einer vierseitigen Pyramide mit schwach nach außen gewölbten Seitenflächen.

Aus dieser Darstellung geht hervor, daß wir auch bezüglich der Kutinisierung auf dem Blattquerschnitt (also dem Längsschnitt durch die Drüse) verschiedene

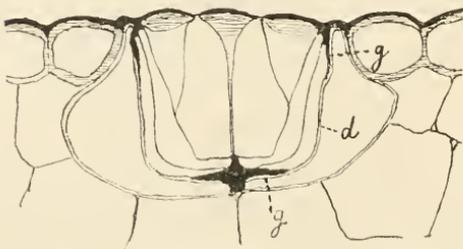


Fig. 8. Erklärung im Text. Vergr. 600.

Bilder je nach der Richtung der Schnittebene antreffen werden. Man vergleiche hierzu die Fig. 8 u. 9. In Fig. 8 beschränkt sich die Kutinisierung (*g*) auf die basalen und die ganz nach außen gelegenen Teile der Grenzkappe. Man sieht also hier die breiten Durchlaßstellen (*d*). Auf solchen Schnitten sind die Sammelzellen in ihrer größten Ausdehnung getroffen. Im Gegensatz dazu sehen wir in Fig. 9 die Kappe in ihrer ganzen Länge kutinisiert und haben gleichzeitig die Sammelzellen (*z*) als äußerst schmale Streifen vor uns. Geht gar der Schnitt durch die gemeinsamen Kanten derselben, so werden wir von diesen Zellen über-

haupt nichts sehen. Die Längsschnitte durch die Drüsen ergeben ferner, daß die kutinisierten Teile unserer Kappe sich direkt in die Kutikula der Epidermis fortsetzen. Der auf den Flächenschnitten, sei es bei Betrachtung von innen (Fig. 7), sei es von außen (Fig. 1 u. 4), sichtbare Kutinkreis kommt also durch die äußersten Teile der zur Blattfläche senkrechten Partien der Grenzkappe zustande. Schließlich sei nochmals auf Fig. 3 verwiesen, wo ein Flächenschnitt dargestellt ist, der die Drüse ungefähr im unteren Drittel getroffen hat. Man sieht, wie die Kutinisierung hier fast ganz auf die Kanten (*g*) der Drüse beschränkt ist, welche die breiten Durchlaßstellen (*d*) zwischen sich freilassen.

Außerdem läßt aber diese Figur noch erkennen, daß die Kutinisierung an gewissen Stellen auch auf andere Membranen der Drüse übergreift. Von den erwähnten kutinisierten Kanten (*g*) aus gehen nämlich leistenartige (also auf dem Querschnitt zapfenartig erscheinende) Fortsätze von derselben Beschaffenheit bis zu den Kanten der Sekretionszellen einwärts, und die Becherzellen erscheinen seitlich an diese Leisten angeschlossen. Außerdem finden wir aber noch, wie

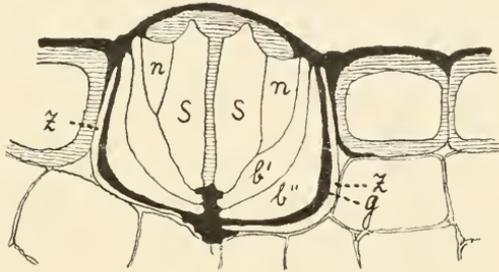


Fig. 9. Erklärung im Text. Vergr. 640.

die Betrachtung der medianen Längsschnitte durch die Drüsen (= Blattquerschnitte) lehrt (vgl. Fig. 2, 8, 9), daß sich ein zapfenartiger Vorsprung der kutinisierten Membranmasse einmal zwischen die Becherzellen am Grunde der Drüse und bis zur Basis der Sekretionszellen schiebt, und dann in entgegengesetzter Richtung als kürzerer Vorsprung die Sammelzellen an der gemeinsamen kleinen Grenzfläche voneinander trennt.

Geht man nun auf den Drüsenlängsschnitten zur Betrachtung der Außenfläche der Drüse über, so bemerkt man, daß die dortige Membran bedeutend verdickt ist. In der Umgebung der oberen Enden der Becherzellen bis zur oberen Außenkante der Nebenzellen — und mit dieser abschneidend — ist sie in ihrer ganzen Dicke kutinisiert. An der eigentlichen Außenfläche der Drüse ist diese mit einer Kutikula überzogen, welche sich nicht weiter von derjenigen der übrigen Epidermiszellen unterscheidet.

Die Art, wie die Kutinkappe der Drüse mit den anstoßenden Epidermiszellen verknüpft ist, ist am besten auf Oberflächenschnitten bei Betrachtung von der Außenseite her zu sehen. Wie Fig. 1 und 4 zeigen, gehen von den vier Kanten kleine Fortsätze aus, die sich mit fast zweispaltigen oder klauenartigen Enden an die Epidermiswände anschließen. Diese zweispaltigen Enden sind namentlich an Schwefelsäurepräparaten gut zu sehen (Fig. 7a u. b). Auch die Fortsätze nach den Nebenzellen hin erscheinen dann an ihren Enden etwas zweispaltig.

Die ganze Drüse erscheint somit gleichsam in dem benachbarten Gewebe wie verankert, und gleichzeitig wird durch die erwähnten Vorsprünge der Kutinschicht nach innen der Zusammenhalt der Drüsenzellen untereinander verstärkt. Auf die Festigkeit solcher kutinisierten Epidermiszellen ist z. B. von Damm¹⁾ hingewiesen worden. Andererseits erscheint jedoch die Dehnbarkeit und Elastizität von Korkzellen gering²⁾, so daß wir doch vielleicht ihre Bedeutung im vorliegenden Falle in erster Linie in der Regulierung der Wasserbahn bei der Aufnahme und Abgabe zu sehen haben.

Unter diesem Gesichtspunkt erscheint die weitgehende Abschließung der Drüse vom umgebenden Gewebe besonders einleuchtend. Nur die erwähnten Durchlaßstellen bleiben uncutinisiert. Und durch sie kommunizieren lediglich die vier Sammelzellen mit der Drüse.

Wie steht es nun mit den Ausführungswegen? Wie bezüglich des übrigen Baues der Drüse sind auch in dieser Beziehung die bisherigen Literaturangaben sämtlich unrichtig. Bei Solereder ist dieser Punkt überhaupt ganz vernachlässigt. Auf ganz besonders dünnen und glücklich geführten Mikrotomschnitten, die mit Sudanglyzerin möglichst tief gefärbt sind (Fig. 2, 8, 10), sieht man, daß über den etwas papillenförmig sich nach außen vorstülpenden Sekretionszellen die Kutikula punktförmig (*p*) unterbrochen ist. Demgemäß sieht man auch an Flächenschnitten, deren Zellinhalt durch kurze Behandlung mit Javellescher Lauge entfernt worden ist, nach Färbung mit Sudanglyzerin usw. über jeder der vier Sekretions-

1) „Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen“. (Beihefte z. Bot. Zentralbl., XI, 1902, S. 219.)

2) S. Schwendener, „Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen“. (Abhandl. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1882.)

zellen je einen äußerst winzigen Porus von kleinerem Durchmesser als 1μ (Fig. 1, 4). Wie in der erwähnten Fig. 10 dargestellt ist, grenzt aber das Plasma an diesen Stellen nicht etwa unmittelbar an die Außenwelt. In diesem Falle müßte ja auch das Plasma infolge des osmotischen Druckes seiner Vakuolen durch die Öffnung teilweise herausgepreßt werden. In der Tat sieht man denn auch bei genauerer Betrachtung, daß unterhalb des Porus eine kleine Membrankappe (Fig. 2*m*) ausgebildet ist, welche die Zelle nach außen abschließt. Die in Fig. 9 u. 10 durch horizontale Strichelung

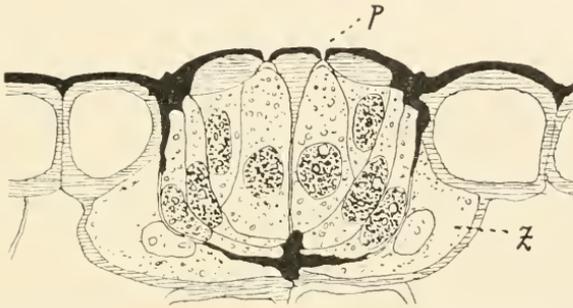


Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch eine Drüse, Zellinhalt fixiert und gefärbt.
Vergr. 550.

bezeichneten Membranen sind als mehr oder weniger unveränderte Zellulosewände zu denken.

Bezüglich der erwähnten dünnwandigen, kleinen Kappen unter den Kutikularporen der Sekretionszellen war ich zunächst im Zweifel, ob es sich hier nicht vielleicht um eine Schleimsubstanz, ähnlich etwa dem sog. „Kallusbelag“ der Siebplatten handeln könne, wofür eine etwas stärkere Lichtbrechung als in den übrigen Wandteilen sprechen konnte. Die Kappen färbten sich jedoch nur wenig mit Korallin-Soda und wurden auch mit Chlorzinkjod-Lösung nicht rotbraun, allerdings auch nicht deutlich bläulich. Es dürfte sich wohl um etwas veränderte Zellulose handeln, an der auffällig ist, daß durch Dimethylamidoazobenzol-Glyzerin meist eine ganz schwach gelbliche Färbung erzielt wird. In manchen Fällen war übrigens unterhalb der beschriebenen Kappe (*k*) noch die Andeutung einer neuen Kappenlamelle sichtbar (vgl. Fig. 11, rechts). In Javellescher Lauge veränderte sich die Kappe nicht augenfällig.

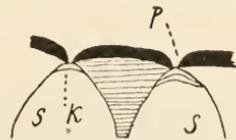


Fig. 11. Äußerster Teil eines Längsschnittes durch die Drüse.

p = Poren, *k* = Porenkappe, *s* = Sekretionszellen. Vergr. 1000.

Was die Korkstoffe im einzelnen anbetrifft, so finden wir an der Außenfläche der Drüse eine reine Kutinlamelle, wie auch sonst bei einer kutikularisierten Epidermis. Sie verschwindet bei genügend langer Behandlung mit Javellescher Lauge oder mit Kalilauge, ohne einen Rest zu hinterlassen. Die übrigen (inneren) Teile der Membran lassen dagegen bei einer derartigen Behandlung eine Kohlehydratgrundlage deutlich zurück, sie wären also nach der Kroemerschen Terminologie¹⁾ als „kutisierte Lamellen“ zu bezeichnen, denen kutisierende Stoffe molekular eingelagert sind. Daß es sich hier nicht etwa um Holzlamellen handelte, die manche ähnliche Färbung geben, konnte u. a. durch Behandlung mit Javellescher Lauge (nach Artur Meyers Vorschrift hergestellt) erkannt werden, gegen welche Suberine bekanntlich sehr widerstandsfähig sind; übrigens unterscheidet sich schon die nur schwach rötliche Färbung verholzter Lamellen meist deutlich genug von der mehr oder weniger rotbraunen, welche durch Korkstoffe hervorgerufen wird. Auch neben der Kutisierung ist keine Verholzung nachzuweisen, wie das sonst gelegentlich vorkommt. Ob neben den kutisierten Lamellen auch vielleicht z. T. noch Suberinlamellen nach der Kroemerschen Bezeichnung hier oder da an unserem Objekt vorkommen, wage ich nicht sicher zu entscheiden. Bemerkte habe ich von ihnen nichts.

Damit wäre in den Hauptzügen wohl das Wichtigste über den Bau der Drüsen von *Statice Gmelini* gesagt. Die übrigen *Statice*-Arten, welche mir zufällig lebend zur Verfügung standen (*St. latifolia*, *incana* u. a.), unterschieden sich im Bau ihrer Drüsen nicht merklich von *St. Gmelini*. Auch eine größere Zahl von *Armeria*-Arten, darunter *A. vulgaris*, von der weiter unten noch die Rede sein wird, hatte ganz denselben Drüsenbau bis auf geringfügige Abweichungen in der Stärke der kutisierten Grenzkappe und dergl.

Historisches. Nur ganz kurze Bemerkungen seien noch zugefügt über die wesentlichsten Punkte, in denen meine Darstellung von der früherer Autoren aus jüngerer Zeit abweicht. Noch Maury (1886)²⁾ läßt die, wie wir sahen, aus (wenn wir die vier Zuleitungszellen nicht mitrechnen) 16 Zellen bestehenden Drüsen aus nur vierein zusammen-

1) „Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermen-Wurzel“. (Bibl. botan. 59, 1903.)

2) „Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées“. (Ann. sci. nat., VII. sér., IV, 1886, S. 1.)

gesetzt sein, wie dies schon von Mettenius¹⁾ behauptet war. Alle neueren Autoren, wie Vuillemin²⁾ und Solereder (a. a. O.), geben ihnen im ganzen deren acht. Dabei sind nur die Nebenzellen von der Fläche gesehen worden, und diese dann auf Blattquerschnitten meist mit den Becherzellen verwechselt worden, teils durch unrichtige Kombination, teils weil die trennenden Wände einerseits zwischen Neben- und Becherzellen und andererseits zwischen äußeren und inneren Becherzellen wegen ihrer Zartheit ganz übersehen wurden. Das ist auch bei de Bary³⁾ der Fall. Wie unzutreffend Solereder, der alle früheren Autoren benutzen konnte, u. a. auch die ziemlich fehlerhafte Arbeit von Wilson⁴⁾, die kutisierte Membran beschreibt, so daß ganz unverständlich wäre, wie die Drüsenzellen am Leben bleiben, geschweige denn funktionieren könnten, wurde schon oben erwähnt. Vuillemin hat dagegen das Verdienst, schon auf die punktförmigen Durchbrechungen der Kutikula über den Sekretionszellen aufmerksam gemacht zu haben. Er läßt es dahingestellt, ob, wie bei zahlreichen tierischen Drüsen, die Plasmahaut hier direkt an die Außenwelt grenzt oder ob „une mince cloison insensible au chloro-iodure de zinc“ an diesen Stellen ausgebildet ist. Gesehen hat er von einer solchen nichts, was bei dem damaligen Stande der Mikrotechnik gewiß sehr entschuldbar ist. Solereder ist dieser wichtige Punkt der Darstellung Vuillemins ganz entgangen.

Wenden wir uns nun noch in aller Kürze dem lebenden Inhalt der Drüsenzellen zu. Wie so häufig in solchen, auch bei tierischen Objekten, fällt vor allem der reiche Plasmahalt auf (Fig. 10). Das gilt von allen die Drüse zusammensetzenden Zellen. insbesondere aber von den Sekretionszellen. Vakuolen sind dort zunächst nur schwer nachzuweisen, bei der Intravitalfärbung mit Neutralrot in der von mir angegebenen Weise⁵⁾ sieht man indessen mehrere meist sehr kleine, ungefähr kugelige Zellsaftbläschen, welche den Farbstoff rasch speichern. Die übrigen Zellen der Drüse haben etwas größere Vakuolen, und zwar meist eine jede mehrere derselben, welche sich gegen Neutralrot ebenso verhalten. Mit diesem Farbstoff ist auch festzustellen, daß die Saffreaktion der Drüsenzellen annähernd neutral, jedenfalls aber nicht sauer ist, wie meist in den übrigen Zellen des Blattes.

Weiter ist der lebende Inhalt der Drüsenzellen, wie ebenfalls auch sonst in solchen Zellen bei anderen Objekten häufig, durch den Besitz besonders großer Kerne ausgezeichnet. Sie sind reich

1) „Filices horti botanici Lipsiensis“. (1856, S. 10.)

2) „Recherches sur quelques glandes épidermiques“. (Ann. sci. nat., VII. sér., V, 1887, S. 152.)

3) „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“. (Leipzig 1877, S. 113.)

4) „The mucilage and other glands of the Plumbaginaceae“. (Annals of Botany, IV, S. 231.)

5) „Zur Kenntnis des Kohlenhydratstoffwechsels von *Beta vulgaris*“. (Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 236.)

an Chromatin und zeigen einen kleinen Nucleolus oder mehrere derselben. Bei dieser Gelegenheit sei nur kurz daran erinnert, welche Bedeutung für die sekretorische Funktion der Drüsen von mancher Seite gerade den so gebauten Zellkernen zugeschrieben wird. Man vergleiche hierzu die Fig. 10. Die körperliche Form der Kerne erkennt man übrigens erst nach Hinzuziehung auch von Querschnitten durch die Drüse (parallel zur Blattfläche), wie Fig. 3 einen darstellt. Die Form ist, wie man sieht, meist mehr oder weniger die einer großen flachen Scheibe. Sie pflegen sämtlich auf dem direkten Wege zu liegen, welchen die aus den Sammelzellen die Durchtrittsstellen passierenden Stoffe nehmen. Es ist auch auffällig, daß die ebenfalls ziemlich großen Kerne der Sammelzellen den Durchtrittsstellen gewöhnlich angeschmiegt liegen. Alle diese Verhältnisse machen den erwähnten Gedanken an eine unmittelbare Beteiligung der Kerne beim Stoff- oder Wassertransport in die Drüse hinein und bei der Sekretion aus ihr zunächst wohl begreiflich, doch sind die Zusammenhänge offenbar komplizierter und indirekt.

Da mich die Entwicklungsgeschichte der Drüsen weniger interessierte, so habe ich mich nicht weiter um sie bemüht. De Bary (a. a. O.) beschreibt ihre Entstehung aus Epidermiszellen. Da er jedoch den Bau nicht richtig erkannt hat und, wie wir sahen, auch immer fälschlich nur von acht Drüsenzellen spricht, so wäre auch seine entwicklungsgeschichtliche Darstellung noch zu vervollständigen und zu verbessern.

Physiologisch von Interesse ist bezüglich der Entwicklung jedoch, daß die Drüsen schon außerordentlich frühzeitig auf dem Blatte auftreten. Schon wenn dieses z. B. bei *Statice Gmelini* nur wenige Millimeter lang ist und noch zum größten Teil aus fast ganz undifferenzierten Zellen besteht, treten in der noch überaus kleinzelligen Epidermis einzelne fertige Drüsen hervor, welche, dem übrigen Gewebe weit vorausseilend, an Zahl rasch zunehmen. Der Sinn dieser Erscheinung liegt offenbar darin, daß die Drüsen alsbald nach Erscheinen des Blattes möglichst frühzeitig in Funktion treten müssen.

Beobachtet man solche ganz jungen Blätter näher, so sieht man, daß vom Grunde her vor und während der Entfaltung ein klebriger Schleim sezerniert wird, der den dort befindlichen Schleimdrüsen seine Entstehung verdankt. In späteren Stadien ist von einer Schleimausscheidung bei der von mir studierten Art und wohl

auch bei den meisten anderen nichts mehr wahrzunehmen. Schon vor der Entfaltung, die in außerordentlicher Jugend stattfindet, sieht man auch eine Salzsekretion, und zwar zunächst meist eine wesentlich stärkere auf der ursprünglich eingerollten Oberseite. Doch eilen wir hiermit bereits dem physiologischen und biologischen Teil unserer Darstellung voraus.

Nur über die Verteilung der Drüsen sei noch ein Wort verstatet. Sie finden sich bei unserer Art ziemlich gleichmäßig über die ganze Blattfläche (Fig. 12) verstreut, und sowohl auf der Ober- wie Unterseite des Blattes, wie es auch sonst bei den Arten der



Fig. 12.
Querschnitt durch das
Blatt, je eine Drüse an
der Ober- und Unter-
seite. Vergr. 220.

Familie der Fall ist. Über die Häufigkeit der Drüsen, verglichen mit der der Spaltöffnungen, gibt folgende Tabelle Auskunft:

Blatt	Drüsen pro qcm auf der		Spaltöffnungen pro qcm auf der	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Nr. 1: 7,5 cm lang, 3,8 „ breit	721	644	8890	5413
Nr. 2: 11 „ lang, 6,8 „ breit	740	689	6687	3580

(Messung mit dem Zeichenapparat.)

Der Durchmesser einer Drüse beträgt in der Flächenansicht, die Sammelzellen nicht mitgerechnet, durchschnittlich etwa 43—46 μ .

II. Physiologischer und biologischer Teil.

A. Die Tätigkeit der Drüsen.

In dem, was über den anatomischen Bau der Drüse ermittelt und im vorigen Abschnitt mitgeteilt wurde, treten schon einige Züge augenfällig hervor, die für die Leistung der Drüse von Bedeutung sein müssen. Die große Zartheit der Membranen, welche gerade die Ursache gewesen ist, daß der eigentümliche Bau dieser Gebilde solange völlig verkannt werden konnte, soll offenbar eine möglichst hohe Durchlässigkeit gewährleisten. Andererseits würden die Drüsen, inmitten der derben Epidermis und dem übrigen Blattgewebe, in das sie in so großer Zahl eingeschaltet sind, loci minoris resistentiae darstellen, und so wird dem die derbe, die Drüse umgebende Grenzkappe Rechnung tragen sollen, und zwar nicht nur den festen Zusammenhalt der Drüse mit dem Nachbargewebe, sondern auch den der einzelnen zarten Zellen, untereinander also den Schutz der Drüse als solcher gewährleisten. Vielleicht trägt auch der in der tätigen Drüse ständig wirksame hydrodynamische Druck zum Festigungsbedürfnis bei. Auch die Kutisierung dieser Membran ist offensichtlich bedeutungsvoll. Beträfe sie die gesamte Oberfläche derselben, wie die früheren Darstellungen wollten, so wäre infolge des unterbundenen Wasser- und Stoffverkehrs mit dem übrigen Blattgewebe nicht möglich, daß die Drüsenzellen während der gesamten Lebensdauer des Blattes lebend blieben und ihre Tätigkeit aufrecht erhielten, wie dies tatsächlich der Fall ist. In Wahrheit findet sich aber, wie gezeigt wurde, an einem ziemlich begrenzten Flächenstück je eine unkutisierte Durchlaßstelle vor jeder Sammelzelle. Damit ist der Weg, den die auszuscheidenden Stoffe nehmen, vorgezeichnet, und das ganze Gebilde zeigt somit auch in dieser Beziehung den Kompromiß zwischen dem Festigungs- und Durchlässigkeitsprinzip. Interessant gerade in dieser Hinsicht ist die Art, wie die Drüsen außer Funktion gesetzt werden (vgl. weiter unten).

Bedeutungsvoll für den Weg, den die auszuscheidenden Stoffe nehmen, ist auch wohl der Umstand, daß die kutisierte Grenzkappe an den Sammelzellen bis zur äußeren Kutikula durchgreift, daß also ein unmittelbarer Stoffverkehr zwischen Epidermis und Drüse unmöglich gemacht ist. Dadurch ist offenbar einem seitlichen Ausweichen des Exkretstromes in die Epidermis hinein möglichst vor-

gebeugt, von wo aus eine direkte Abgabe des Salzes ja nicht mehr möglich wäre und eine indirekte durch Vermittelung der Drüse infolge der ziemlich dicken Seitenwände der Epidermis vielleicht nur langsam und schwer erfolgte. So wird der Strom, wenn er die Durchlaßstellen passiert hat, direkt auf die Sekretionszellen zugeleitet.

Von der Bedeutung der Kutikularporen über den letzteren wäre zu sagen, daß ohne sie eine wässerige Ausscheidung nicht stattfinden könnte. Derartige Gebilde dürften auch noch anderwärts unter ähnlichen Verhältnissen auffindbar sein. Die winzigen Membrankappen unterhalb der Poren bewirken, daß nur flüssiges Sekret die Drüse verlassen kann, was nach den Angaben Schtscherbaks und anderen Beobachtungen, die meist in trockener Luft angestellt wurden, durchaus nicht selbstverständlich war.

a) Die Wassersekretion.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Ausscheidungstätigkeit der Drüsen selbst zu betrachten, so empfiehlt es sich, die Wassersekretion voranzustellen, und die Frage der mit dem Wasser in Lösung nach außen beförderten Stoffe vorläufig außer acht zu lassen. Daß die Sekretionen stets nur flüssiger Natur sind und sein können, wurde ja oben schon betont.

Von vornherein möchte ich aber bemerken, daß es keineswegs in meiner Absicht liegt, das Problem der Wassersekretion in aller Breite hier zu behandeln, sondern es sollen nur einige wesentliche und für unser Versuchsobjekt charakteristische Züge an der Hand meiner Versuche hier besprochen werden.

Wasser wird von *Statice Gmelini* sowohl als auch von allen übrigen daraufhin untersuchten Angehörigen der Familie durch Drüsentätigkeit stets ausgeschieden, wenn es in ausreichender Menge zur Verfügung steht, und zwar auch dann, wenn der Zustand vollster Turgeszenz nicht im strengen Sinne besteht, also immer wenn nicht gerade ausgesprochener Wassermangel herrscht. Hierbei fällt zunächst in die Augen, daß es sich um eine sekretorische Eigentätigkeit der Drüse handelt.

Volkens (a. a. O.) hat in einer eigens den Drüsen der Familie gewidmeten Mitteilung die gegenteilige Auffassung vertreten, daß eine passive Druckfiltration wie bei den meisten Epithemhydathoden vorliege. Daß die Sekretion gerade in den Drüsen eintrete, sei

„lediglich eine Folge der außerordentlichen Dünnhheit und geringen Widerstandsfähigkeit, welche die Außenmembran der Drüsenzellen auszeichnet“. Ausdrücklich wird dies für alle Plumbaginaceen behauptet und als Beweis angeführt, daß an abgeschnittenen Sprossen und Blättern die Sekretion niemals eintrete, also der Wurzeldruck erst die nötige Kraft liefere.

Meine Erfahrungen stehen im schroffen Widerspruch zu diesen Angaben. Man kann die Sekretion, wie auch schon Schtscherbak hervorgehoben hat, sehr schön an abgeschnittenen Blättern sehen, ja nicht nur an solchen, sondern auch an den kleinsten Blattbruchstücken, die man auf Wasser schwimmen läßt. Eine Sekretion von anscheinend unverminderter Ergiebigkeit findet sogar noch an Oberflächenschnitten des Blattes statt, die nur die Epidermis samt Drüsen, aber nichts vom Mesenchym mehr enthalten. Gerade solche Stücke zeigen aufs schärfste, daß es sich lediglich um eine aktive Pressung der Drüsenzellen handelt, und damit stehen auch alle anderen weiter unten mitzuteilenden Erfahrungen im Einklang. Der Wurzeldruck oder auch irgendwelche Druckkräfte im Blatt, etwa im Mesenchym, also außerhalb der Drüsen erzeugte, sind nicht beteiligt.

Die Energie der Wasserausscheidung schwankt ziemlich stark und hängt auch von verschiedenen äußeren Faktoren ab. Bei 20° C fand ich an Blattstücken, die auf Wasser schwammen, eine stündliche Ausscheidung von durchschnittlich 0,861 mg auf den Quadratcentimeter Oberfläche, wie mit einer graduierten Kapillarpipette gemessen wurde. In anderen Fällen war die Abscheidung etwas stärker oder ziemlich viel schwächer, z. B. = 0,287 mg, ohne daß äußere Bedingungen als Ursache dafür gefunden werden konnten. Dieses erhebliche Schwanken war auch der Grund, daß ein genaueres quantitatives Studium der Wirkung äußerer Faktoren auf die Wassersekretion an diesem Objekt untunlich war.

Nur soviel konnte sicher festgestellt werden, daß 1. die Ausscheidungsenergie mit der Temperatur zunahm, 2. anästhesierende und einige giftige Stoffe gewöhnlich die Sekretion etwas verstärken. Zu letzteren gehören z. B. Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Äthylen, Mesitylen usw. Es dürfte sich hier um eine Wirkung der genannten Stoffe handeln, wie sie neuerdings von Grafe und Richter¹⁾

1) „Über den Einfluß der Narkotika auf die chemische Zusammensetzung von Pflanzen I“. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, CXX, 1911, S. 1187.)

studiert wurde; das Hervorpressen von Wasser würde danach auf das besondere Hervortreten hydrolytischer Spaltungen unter Wirkung jener Stoffe und ein dadurch bedingtes Steigen der Turgordrucke zurückzuführen sein, wie es von Johannsen¹⁾ zuerst beim Fliedertreiben mit Äther angenommen wurde. Bei geringen Konzentrationen dürften übrigens die eigentlichen Narkotika entgegengesetzt wirken. So ist z. B. bei einem allmählich auf nicht mehr als 0,15 g pro 100 ccm Luft gesteigerten Gehalt an Chloroform oder Äther eine starke Verringerung oder sogar ein völliges Ausbleiben der Ausscheidung zu bemerken. Diese Versuche erinnern also an die Wielers, welcher ein Aufhören des Blutens nach entsprechender Behandlung feststellte, sowie an die Lepeschkins²⁾ mit *Pilobolus*, der an diesem Objekt die Abhängigkeit der Ausscheidungsenergie von äußeren Faktoren zahlenmäßig bestimmen konnte.

Wie schon oben bemerkt, hängt die Wasserausscheidungsenergie deutlich von der Wasserversorgung ab. Blattstücke, die man auf starken Lösungen nicht aufnehmbarer Stoffe schwimmen läßt, sezernieren nicht mehr. So ist die Sekretion von nicht besonders salzhaltigen Blättern auf einer 8proz. Rohrzuckerlösung bereits etwas schwächer als auf reinem Wasser, auf 14proz. Lösungen schon ziemlich schwach und hört auf etwa 16--18proz. Lösungen im allgemeinen ganz auf. Der osmotische Druck der meisten Blattzellen lag dabei erheblich höher, in diesem Falle waren erst 1,25 GM (pro Liter) Rohrzuckerlösungen als Grenzkonzentration anzusehen. Stark salzhaltige Pflanzen vermögen aber auch in 20- und mehrprozentigen Zuckerlösungen noch ausgiebig zu sezernieren. Verwendet man aufnehmbare Stoffe, so liegt die Sache, wie weiter unten zu zeigen, anders. Auch wenn ganze Pflanzen mit ihrem Wurzelsystem in nicht oder nur langsam aufnehmbare Lösungen gebracht werden, hört sogleich die Sekretion auf. Hochgradige Lufttrockenheit kann indessen nur dann ebenso wirken, wenn infolge der durch sie bedingten Verdunstung die Turgeszenz stark herabgemindert ist. Auch hierüber weiter unten Genaueres.

Wenn wir nach dieser ziemlich summarischen Betrachtung nunmehr für unseren Fall zu einer kurzen Streifung des alten Problems

1) „Das Ätherverfahren beim Frühtreiben“. (Jena, II. Aufl., 1906.)

2) „Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung aus Pflanzen“. (Beihefte z. Bot. Zentralbl., I. Abt., XIX, 1906, S. 409.)

gelangen, wodurch die einseitige Wasserauspressung zustande kommt, so will ich gleich betonen, daß auch ich entscheidende Beobachtungen nicht mitteilen kann, um so weniger als für mich das Verhalten der Salze die Hauptsache war. Daß das Wasser nicht durch osmotische Saugung von löslichen Substanzen, die sich außen auf der Epidermis befinden, austritt, erhellt daraus, daß man ein Blatt oder Blattstück, so oft man will, aufs sorgfältigste mit destilliertem Wasser und Pinsel außen reinigen kann; stets erfolgt, genügende Wasserversorgung vorausgesetzt, sogleich wieder Sekretion von Wasser, wie in dampfgesättigter Atmosphäre am bequemsten festzustellen.

Auf den ersten Blick könnte die bekannte Hypothese Godlewskis, die ja sonst meist abgelehnt wurde, für unseren Fall plausibel erscheinen. Diese Hypothese nimmt bekanntlich regelmäßige Schwankungen des osmotischen Druckes in den Sekretionszellen an und demgemäß ein ruckweises Zusammenziehen und Wiederausdehnung des Protoplasten. Bei jeder Kontraktion der elastisch gespannten Zellhaut soll der Wasseraustritt erfolgen.

Die eine wesentliche Schwierigkeit der Hypothese, die Einseitigkeit des Wasseraustrittes, wäre man hier versucht auf Rechnung der Kutikularporen zu schieben, die dann die Orte geringsten Widerstandes gegen den Filtrationsdruck darstellen würden. Dann wäre auch für die Zwischenschaltung der „Grenzkappe“ und der beiden Lagen von Becherzellen und der Nebenzellen zwischen Sammel- und Sekretionszellen die Erklärungsmöglichkeit gegeben, daß sie an den übrigen Stellen dem Wasser einen Widerstand entgegenzusetzen hätten, speziell an den nicht kutisierten Stellen der Grenzmembran. Dazu wären natürlich nicht die sehr zarten Zellwände, sondern die fast die gesamten Zellen ausfüllenden Protoplasten geeignet; der bedeutende Filtrationswiderstand des Plasmas gegen Wasser tritt ja bei jeder Deplasmolyse zutage¹⁾.

Indessen ist gerade hier sehr leicht der Nachweis zu erbringen, daß die Godlewskische Hypothese nicht in Frage kommen kann. Vermehrt man zunächst den Widerstand gegen den Wasseraustritt durch die Poren dadurch, daß man z. B. die Blattoberfläche ganz oder zum Teil mit Vaseline überstreicht, so tritt das Wasser jetzt

1) Vgl. z. B. H. Lundegårdh, „Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen“. (Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., XLVII, 1911.)

nicht etwa in das Blattgewebe über, was an einer Injektion der Intercellularen kenntlich wäre, sondern selbst ziemlich dicke aufgetragene Vaseline-schichten, ebenso Decken von Wachs und Wachsgemischen werden durch den Druck, mit dem das Wasser austritt, mit Leichtigkeit emporgehoben. Wie bedeutend dieser Sekretionsdruck ist, zeigen auch Versuche, bei welchen man ihn den hydrostatischen Druck einer darüber stehenden Wassersäule überwinden läßt. Man befestigt hierbei die Blattstücke am Boden eines Zylindergefäßes, das darauf mit Wasser überschichtet wird. Ich verwandte Drucke bis zu 0,1 Atmosphäre, trotzdem bleibt wieder die Injektion mit Wasser aus, es wird vielmehr lebhaft weiter sezerniert, wie die fortdauernde ausgiebige Entsalzung derartiger Blätter in solchen Kochsalzlösungen beweist, die gleiche Konzentration wie die zu Versuchsbeginn in den Blattzellen befindliche Natriumchloridlösung haben (näheres vgl. Abschnitt III B a).

Ich habe denselben Versuch auch mit Quecksilber und noch höheren Drucken mit gleichem Ergebnis durchgeführt. Es wurden Blattstücke, deren Innenkonzentration an Natriumchlorid 0,98 % betrug, auf einer mit einer gleichen Lösung getränkten Fließpapierschicht mit Glasstäben festgedrückt erhalten und darüber Quecksilber bis zur Höhe von 22 cm geschichtet. Nach 14 Stunden war die NaCl-Konzentration in den Blattstücken durch Sekretion auf 0,52 % gesunken. Injektion der Intracellularen war nirgends erfolgt.

Zudem müßten ja auch bei der Wiederausdehnung der sezernierenden Zellen und dem dadurch bedingten Nachschub von Wasser dieselben Reibungswiderstände wie bei der Exkretion überwunden werden. Man könnte zunächst vielleicht annehmen, daß die dabei zu fordernde Wiederaufsaugung des Sekretionswassers vermieden wäre durch eine eventuell inzwischen erfolgte Verdunstung. Daß eine solche Aufsaugung aber auch bei ausbleibender Verdunstung nicht erfolgt, lehren u. a. alle Versuche mit Blattstücken in dampfgesättigter Luft, wobei eine kontinuierliche Vermehrung des Sekretionswassers entgegen dem Druck des bereits sezernierten erfolgt, vielfach bis die Stücke untersinken.

Überhaupt tritt, wo man etwa einmal bei Versuchen mit Blattstücken, die mit Fett bestrichen sind und auf Wasser oder Lösungen schwimmen, eine Injektion der Intracellularräume beobachtet, diese stets vom Schnittrande her ein, steht also mit der Verteilung und Tätigkeit der Drüsen in keinerlei Zusammenhang, sondern ist

wie bei untergetauchten Luft-Blättern beliebiger Arten eine Folge der Luftverdrängung und mangelnden Luftzufuhr.

Nur an Blättern, die ich im Spätherbst und Winter untersuchte, und bei Verwendung dicker Vaselineschichten, sah ich mitunter Infiltrationen, die zum Teil möglicherweise von den Drüsen ausgegangen sein mochten, sehr viel wahrscheinlicher aber durch die Spaltöffnungen erfolgt waren. Solche Blätter haben, wie noch näher zu besprechen, eine geringere Sekretionskraft, die überhaupt irgendwie von dem Gehalt der Drüsen und Blätter an irgendwelchen osmotisch wirksamen organischen Stoffen abhängen muß. (Denkbar wäre natürlich eine solche Infiltration der Intercellularen auch bei einem lediglich nach außen gerichteten Sekretionsdruck der ausscheidenden Zellen, indem die Sekretionsflüssigkeit von deren Kuppen auf dem Wege durch die dicken Außenwände der Nebenzellen rückwärts in das Mesophyll gelangen könnte. Doch bleibt, wie gesagt, nur unter den bezeichneten besonderen Umständen eine derartige schwache Möglichkeit offen.)

Unter normalen Verhältnissen ergibt sich also aus unseren Versuchen, daß der Wasseraustritt aus den Poren durch eine ansehnliche, einseitig wirkende Druckkraft hervorgerufen wird, die in der Drüse selbst erzeugt wird. Und daß sie kontinuierlich wirkt, kann man in günstigen Fällen schon durch direkte Beobachtung der Tropfenvergrößerung unter dem Mikroskop in einer kleinen feuchten Kammer feststellen, deren Deckglas mit Glyzerin bestrichen wurde. Es empfiehlt sich dann zur besseren Beobachtung der Tropfenvergrößerung die Blattoberfläche mit einer ganz dünnen Fettschicht zu überziehen, welche die Ausbreitung der Tropfen nach ihrer Auspressung verhindert. Auch Lebermooselateren, die zu hygroskopischen Bewegungen befähigt sind und an einem Ende mit Hilfe eines kleinen Kanadabalsamtropfens nahe der Epidermis befestigt wurden, habe ich zu Hilfe genommen. Nichts deutet auf eine intermittierende Sekretion.

Pfeffer ¹⁾ hat zur Erklärung der einseitigen Wasserauspressung, die bekanntlich ja auch für die Wasserversorgung der Gefäße durch das Wurzelparenchym in Frage kommt, zwei Hypothesen aufgestellt, von denen die erste eine ungleiche Verteilung der osmotisch wirksamen Stoffe im Plasma verlangt, wodurch an der Zellseite mit geringerer Konzentration mit einem der osmotischen Potential-

1) „Osmotische Untersuchungen“. (Leipzig 1877, S. 223 ff.)

differenz entsprechenden Druck kontinuierlich Wasser abgegeben werden müßte. Eine zweite Vorstellung verlangt eine ungleiche Permeabilität des Plasmas für gelöste Stoffe, die an der Stelle der Sekretion geringer sein müßte.

Lepeschkin (a. a. O.) hat beide Vorstellungen eingehend erörtert. Die auf S. 422 der angeführten Arbeit gegen die erste Hypothese beigebrachten Argumente wird man freilich nicht für stichhaltig erklären können. Das sekretorische Verhalten der Versuchspflanzen während der Narkose in Hinsicht auf die Hypothese Wielers¹⁾, nach welcher die Atmung das Hilfsmittel wäre, durch welches das Plasma stets für die Unterhaltung der Ungleichheit der Stoffverteilung Sorge trüge, beweist nichts, da es je nach den angewandten Mengen entgegengesetzt sein kann, und die in Betracht kommenden Zusammenhänge ganz undurchsichtig sind. Auch der Hinweis darauf, daß die Hauptmenge der osmotisch wirksamen Stoffe bei Lepeschkins Hauptversuchsobjekt — *Pilobolus* — anorganischer Natur sind, und daß die Konzentration des Zellsaftes mit zunehmendem Alter geringer werden soll, kann, wie wohl nicht näher ausgeführt zu werden braucht, im fraglichen Sinne gar nichts beweisen.

Wir brauchen hier auch nicht auf die interessante mathematische Behandlung einzugehen, mit der Lepeschkin²⁾ die Folgen aus der Anwendung der zweiten Hypothese auf ein- und mehrzellige Pflanzen gezogen hat, eine Behandlung, auf die er den negativen Schluß gründet, daß ihren Resultaten die beobachteten Tatsachen und Versuchsergebnisse nirgends widersprechen.

Wesentlich wichtiger, da die entsprechende mathematische Durchführung für die erste Hypothese fehlt, erscheint mir der von Lepeschkin gelieferte Nachweis, daß *Pilobolus*, wenn man den Pilz nur mit der oberen Seite, an welcher die Sekretion stattfindet, in Zuckerlösungen usw. tauchen läßt, bedeutend geringere Druckhöhen und damit auch ein viel geringeres Zellvolumen ergab, als wenn die normal Wasser aufsaugenden unteren Teile mit dem Substrat in unmittelbarer Berührung standen. Sofern sich nicht etwa, z. B. infolge abweichender chemischer Beschaffenheit der Membran, die oberen Teile der Sporangienträger von *Pilobolus* als weniger durchlässig für Wasser erweisen sollten (eine dort vor-

1) Cohns Beiträge, VI, 1893, S. 164 ff.

2) A. a. O. und Zeitschrift für physikalische Chemie, XLVIII, 1905, S. 596.

handene Fettschicht hat Lepeschkin jedesmal entfernt), sehe auch ich nicht, wie man die Versuche Lepeschkins anders deuten könnte.

Ebensowenig wie der genannte Autor bei Untersuchung der Verhältnisse bei *Phaseolus multiflorus* imstande gewesen ist, einen zu dem eben erwähnten analogen und gleichwertigen Versuch durchzuführen, ist mir dies bei *Statice* geglückt.

Man könnte zunächst denken, und ich selber war der Meinung, daß dies gerade bei unserem Objekt möglich sein müßte. Denn, wenn man intakte Blätter auf der Oberfläche von Wasser schwimmen läßt oder wenn man besser statt dessen Blattstücke nimmt, deren Schnittränder man mit Vaseline oder dergl. für Wasser undurchlässig gemacht hat, so müßte wegen der Dicke der Kutikula dadurch die Wasseraufnahme ganz oder fast ganz auf die Drüsen beschränkt werden, genauer auf die unter den Kutikularporen liegenden Kuppen der Sekretionszellen, wo ja die mutmaßlichen Stellen größerer Plasmapermeabilität zu suchen sein würden. Der Durchmesser eines jeden Porus beträgt etwa $0,75 \mu$, also der Flächeninhalt $= 0,141 \mu^2 \cdot \pi$, jede Drüse hat vier Poren, zusammen also $= 0,564 \mu^2 \pi$. Auf den Quadratcentimeter Epidermis kommen etwa 720 Drüsen, deren Pori zusammen also eine Fläche von $406,1 \mu^2 \pi$ Größe darstellen. Setzt man diesen Wert $= r^2 \pi$, so ist $r = \sqrt{406,1} \mu = 20,152 \mu$.

Wenn man also an Blattstücken, die mit der einen (oberen) Epidermis, nachdem sie etwa mit Vaseline verschmiert ist, und nach Anbringung je eines kleinen Einstiches in ihr von je 40μ Durchmesser pro 1 qcm Fläche auf Wasser schwimmen läßt, so würden derartige Stücke durch Vermittelung der Mesophyllzellen, also normal permeabler und dementsprechend zur Erzeugung höherer Turgordrucke befähigter Zellen Wasser aufsaugen können. Es müßte sich dann eine entsprechende Verschiedenheit in der Aufnahmefähigkeit für Wasser bei beiderlei Stücken, d. h. den nur durch die Poren und den nur durch die Einstiche aufnehmenden zeigen, da sie zwar mit derselben Querschnittsfläche, aber ungleich dazu befähigten Zellen arbeiten. In der Tat zeigen nun die der ersten Art entsprechend präparierten Stücke niemals auf der gegenüberliegenden Seite Sekretion, die der letzten dagegen wenigstens manchmal unter sonst gleichen Bedingungen. Ich wage aber nicht, Schlüsse im Sinne dieser Erörterungen aus solchen Versuchen zu ziehen. Immerhin zeigte sich auch bei Gelegenheit der weiter

unten zu besprechenden Absalzungsversuche, daß die Sekretionszellen der Drüsen zur Wasseraufnahme von außen nicht oder wenigstens nicht bis zur Erreichung eines für die Sekretion unerläßlichen Mindestmaßes der Turgeszenz befähigt sind, sondern daß sie vielmehr bei unverschlossenen Schnitträndern auch im untergetauchten Zustande sogleich lebhaft Wasser bzw. Lösung nach außen abgeben. Dieses Verhalten spricht demnach wohl mehr im Sinne des zweiten Pfefferschen Schemas, scheint mir aber, wie gesagt, zur Entscheidung unserer Frage noch nicht ausreichend.

Was nun den schon oben erwähnten und von Lepeschkin zur Stützung seiner Auffassung herangezogenen Umstand anbelangt, daß bei länger andauernden Sekretionsversuchen die Konzentration der Sekrete allmählich sinkt, so war dies auch bei unserem Objekt der Fall. Aber wie die weiter unten besprochenen Absalzungsversuche ohne jeden Zweifel beweisen, ist das die selbstverständliche Folge der Drüsentätigkeit, durch die eben nach und nach alle permeierfähigen Salze ausgestoßen werden, so daß dies in reinem Wasser ganz natürlich zu einer raschen Verarmung des Sekretes an festen Stoffen führen muß.

Ich will als Beispiel hier einen derartigen Versuch anführen. Die Blattstücke schwammen mit der Oberseite nach unten auf destilliertem Wasser in flachen bedeckten Schalen, dessen Temperatur zwischen 19,5° und 21° C schwankte. Das Sekret wurde in graduierten Kapillaren aufgefangen.

Dauer der Sekretion in Tagen	Datum	Sekretmenge pro Tag	Konzentrationen der ausgeschiedenen Flüssigkeit
5	10.—14. Juli	1,253 g	0,47 %
5	15.—19. "	1,611 "	0,42 "
5	20.—24. "	1,061 "	0,29 "
5	25.—29. "	0,988 "	0,21 "
3	30. Juli bis 1. Aug.	0,763 "	0,19 "
2	2.—3. Aug.	0,610 "	0,17 "
6	4.—9. "	0,455 "	0,17 "
3	10.—12. "	0,311 "	0,14 "

Es ist also ein kontinuierliches Fallen der Konzentrationen und der ausgeschiedenen Flüssigkeitsmengen zu beobachten.

Während nun bei *Phaseolus* die meisten der sezernierenden Haare nach Schluß des Versuches nach dem genannten Verfasser

abgestorben waren, was dieser mit der Verarmung der Zellen an anorganischen Stoffen in ursächlichen Zusammenhang bringt, blieben die Drüsen selbst bei der langen Dauer unseres Versuches alle am Leben. Überhaupt trifft man nur sehr vereinzelt auf tote und außer Funktion gesetzte Drüsen. In welcher Weise dies letztere erfolgt und unter welchen Bedingungen, wird an späterer Stelle besprochen werden.

Daß anorganische Stoffe in den Drüsenzellen für die Mechanik und Energie der Ausscheidung eine besondere Rolle spielen, wie Lepeschkin das für seine Objekte angibt, ist bei *Stalice* wegen der ungemein hohen Permeabilität (vgl. weiter unten) der Sekretionszellen für Salze schon von vornherein wenig wahrscheinlich. Blätter selbst mit hohem Salzgehalt im Innern zeigen denn auch keine auffällige Steigerung ihrer Sekretion auf Wasser. Vielmehr dürften, wie schon angedeutet, hier vor allem oder ausschließlich organische Verbindungen in Frage kommen. Das möchte ich daraus als wahrscheinlich folgern, daß die Abnahme der Ausscheidungsenergie und die Verarmung des Sekretes an festen Stoffen an solchen längere Zeit auf destilliertem Wasser sezernierenden Blättern besonders in die Augen springt, die im Dunkeln oder wenigstens unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen stehen. In der folgenden Tabelle ist unter a ein Versuch im Dunkelschrank, unter b ein gleichzeitig mit demselben Material in der Mitte des Laboratoriums und unter c ein ebenso an einem nicht besonnten Fenster ausgeführter Versuch bezeichnet.

Nr.	Versuch	Menge des in den ersten 24 Stunden sezernierten Wassers	Konzentration desselben	Nach 14 Tagen in 24 Stunden sezernierte Flüssigkeit	Konzentration derselben
a	I	1,735 g	0,45 %	0,582 g	0,19 %
	II	0,914 n	0,39 n	0,387 n	0,23 n
b	I	1,322 g	0,41 %	0,841 g	0,28 %
	II	1,418 n	0,48 n	0,803 n	0,29 n
c	I	0,877 g	0,36 %	0,589 g	0,29 %
	II	1,523 n	0,40 n	1,202 n	0,33 n

Also die Abnahme betrug in den Versuchen a 65,7 % bzw. 58,2 % der anfänglichen Sekretmenge. Bei b waren die Zahlen 36,4 % bzw. 43,4 % und bei c 32,8 % bzw. 21,1 %. Setzt man

die anfängliche Sekretkonzentration = 100, so betragen sie bei Versuchsschluß bei a = 42,2 bzw. 59,0; bei b = 68,4 bzw. 60,4; bei c = 80,6 bzw. 82,5.

Ferner spricht für eine wesentliche Rolle der organischen Stoffe bei der Sekretion der Umstand, daß Blätter von sonst gesunden und kräftig wachsenden Zimmerpflanzen im Winter unter gleichen Feuchtigkeitsverhältnissen stets ganz auffallend langsamer und um ein mehrfaches spärlicher sezernieren. Auffällig und mir nicht ganz erklärlich ist der in viel höherem Maße hemmende Einfluß der Konzentration der Außenlösung auf die Sekretion. Eine nur 3proz. Dextroselösung z. B., die auf Sommerblätter kaum merklichen Einfluß hat, kann die Sekretion der Winterblätter auf den 6. bis 7. Teil gegenüber der in reinem Wasser herabdrücken. Dabei sind die osmotischen Drucke im Blatt fast genau dieselben wie im Sommer, und zwar überaus hoch (Abschnitt III B a). Es ist also zuzugeben, daß die Zusammenhänge viel komplizierter sein können. Auch darf nicht verschwiegen werden, daß es mir häufig nicht gelingen wollte, die Ausscheidungsenergie durch vorherige Ernährung der Blattstücke mit Hilfe von Zuckerlösungen wesentlich zu erhöhen, obwohl diese, wie die reichliche Speicherung von Stärke zeigte, aufgenommen wurden. Übrigens fehlen im Sekret organische Stoffe nie ganz.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Wassersekretion von Belang vermag ich nicht zu liefern. Das Objekt ist dafür aus mehreren Gründen ungeeignet. Insbesondere ist es mir auch nicht möglich, etwas Sicheres über die osmotischen Druckverhältnisse in den Drüsenzellen auszusagen. Die Sekretionszellen sah ich auch in stärksten Zuckerlösungen nie deutlich plasmolysiert, nachdem ich mich anfangs öfter hatte täuschen lassen; dagegen lassen sich die Nebenzellen mit Zucker und den meisten Salzen deutlich plasmolysieren, wenngleich auch hier eine auch nur annähernd genaue Druckbestimmung nicht möglich war.

b) Die Salzausscheidung.

Lag es nicht in meiner Absicht und, wie ich glauben möchte, auch vorläufig an unserem Objekt nicht im Bereich der Möglichkeit, etwas Sicheres über die Mechanik der Wasserabgabe festzustellen, so war es um so mehr ein Hauptzweck meiner Untersuchungen, näheres über die Salzsekretion zu ermitteln, über welche

wir bisher noch für keine Pflanze Zuverlässiges wissen. Das ist eine um so bedauerlichere Lücke unserer Kenntnisse, als hier nicht nur rein physiologische, sondern auch wichtige biologisch-ökologische Probleme in Frage kommen.

Betrachten wir zunächst einmal das Sekret, wie es von gewöhnlichen Freilandpflanzen, d. h. solchen, die in gewöhnlichem Gartenland ohne besondere Salzzufuhr wuchsen, abgegeben wird, so unterscheidet es sich nicht weiter von den Sekreten, deren Zusammensetzung von anderen Pflanzen bekannt geworden ist. So gibt z. B. Lepeschkin in seiner Arbeit an, daß die Konzentration der von *Phaseolus* ausgeschiedenen Flüssigkeit 0,4 %, bei *Abutilon* 0,5 %, bei *Nicotiana* 0,1 %, bei *Polypodium* 0,2 %, bei *Camelina* 0,5 % und ebensoviel bei *Lathyrus* betrage. Die festen Stoffe bestehen indessen nach dem genannten Autor hier wesentlich aus verschiedenen anorganischen Verbindungen, organische wurden nur bei *Lathyrus odoratus*, *Vicia sativa* und *Polypodium aureum* gefunden. An ihnen ist aber das Sekret der untersuchten *Statice*-Arten reich, es enthält davon etwa 25—40 % des festen Rückstandes. Diese und die übrigen wichtigeren Tatsachen wurden schon oben besprochen und gewürdigt. Nachgetragen sei nur noch, daß das Sekret stets deutlich alkalisch reagiert. Es rötet nicht nur Phenolphthaleinlösung, sondern bläut auch deutlich rotes Lackmuspapier. Ganz regelmäßig unter den Sekretstoffen kommt Kalziumkarbonat vor, das sich dann häufig an den Außenseiten der Drüsen in der Natur vorfindet, und ihnen meist, z. B. bei Solereder, den sehr unpassenden Namen „Kalkdrüsen“ eingetragen hat. In Wahrheit tritt es nur deshalb so in Erscheinung, weil die übrigen leichter löslichen Sekretstoffe durch Regen weggewaschen werden. Von den Verhältnissen bei unserer einheimischen, nicht halophilen *Armeria vulgaris* wird später die Rede sein (Abschnitt III B b).

Bei Zufuhr von Natriumchlorid und auf salzhaltigen Standorten ist nun das Sekret aller von mir daraufhin untersuchten *Statice*-Arten reich an diesem Salz. An gut mit Wasser versorgten Pflanzen oder auch einzeln in Lösungen stehenden Blättern sieht man häufig die Salzmassen aus den Drüsen an die freie Luft direkt hervortreten, und allmählich zu mehr oder weniger langen Salzfasern emporwachsen, so daß man schon durch das Augenmaß bei *St. Gmelini* einen imponierenden Eindruck von der Ausscheidungsenergie erhält. In feuchter Atmosphäre zeigen sich dagegen nur tropfbar flüssige Ausscheidungen.

Schtscherbak hat in seiner schon erwähnten kleinen Mitteilung diesen Eindruck geschildert und gezeigt, daß auch alle möglichen anderen Salze in den Drüsen zur Abscheidung gelangen, wenn man Blätter in die betreffenden Lösungen stellt. Ich habe keine systematische Prüfung vorgenommen, welche Salze sezerniert werden und welche etwa nicht. Bei einer kursorischen Durchmusterung ergab sich, daß alle geprüften Kalium- und Natriumsalze mit anorganischen Säuren, außer den Ferro- und Ferricyaniden, auch die sekundären und primären Phosphate ausgeschieden werden. Ebenso werden Kalzium-, Baryum-, Strontium- und Magnesiumsalze sezerniert. Ammoniaksalze wirken, wie schon Schtscherbak feststellte, in höheren Konzentrationen ziemlich schädlich, werden aber auch ausgeschieden, kurz wohl alle Stoffe, für die das Plasma des Blattgewebes irgendwie permeabel ist. Von organischen Verbindungen, deren Abscheidung er beobachtete, gibt derselbe Verfasser Mannit, Asparagin, Harnstoff und Inulin an. Bezüglich des letztgenannten Stoffes liegt indessen zweifellos ein Irrtum vor. Ich habe an anderer Stelle¹⁾ gezeigt, daß Inulin wegen seiner hochkolloiden Natur überhaupt nicht durch lebende Protoplasten diosmiert und also als solcher gar nicht wanderungsfähig ist. In der Tat wird er denn auch von den Plumbagineendrüsen niemals ausgeschieden. Dies gilt auch im allgemeinen von den Zuckerarten. Bei Versuchen mit organischen Salzen macht sich meist deren von der neutralen zu stark abweichende Reaktion schädigend bemerkbar.

Angesichts dieser hohen Fähigkeit der Salzausscheidung schien mir, wenn irgendwo, so an diesem Objekt die Prüfung der wichtigen Frage dankenswert, ob auch bei der pflanzlichen Salzsekretion aktive osmotische Arbeit geleistet wird.

Für die Drüsentätigkeit des tierischen Körpers ist man bekanntlich längst zu dem Ergebnis gekommen, daß „die osmotische Arbeit ein generelles und hervorstechendes Merkmal²⁾ derselben darstellt“. Das leuchtet z. B. am menschlichen Harn, sofern er sich gegen Blutserum als hypertonisch erweist, ohne weiteres ein. Aber auch für die anderen tierischen Drüsen, deren Sekret im

1) Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle.“ (Jahrb. f. wiss. Bot., LIV, 1914, S. 391.)

2) R. Höber, „Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe“ (3. Aufl., Leipzig 1911, S. 536).

Verhältnis zum Serum iso- oder gar nur hypotonisch ist, folgt schon aus der quantitativen Zusammensetzung desselben an löslichen Blutbestandteilen, daß auch bei der Herstellung der blutiso- und hypotonischen Sekrete „an jedem einzelnen Bestandteil des Blutes eine bestimmte osmotische Arbeit vollzogen wird“.

Zur Entscheidung unserer Frage ist es natürlich nötig, das Sekret möglichst in gewissen Intervallen auf seine Zusammensetzung hin zu untersuchen, und es in dieser Richtung mit der dargebotenen Lösung einerseits und dem Gehalt der Blattzellen an dem fraglichen Salz andererseits zu vergleichen.

Dabei treten nun der anscheinend einfachen Lösung unseres Problems verschiedene recht erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Die eine besteht in der Notwendigkeit, sich jedesmal möglichst auf ein einziges Blatt zu beschränken; denn je größer das Versuchsobjekt gewählt wird, desto größer wird die Fehlerquelle, die sich aus der stets etwas ungleichen Konzentration des fraglichen Salzes in der Pflanze ergeben würde. Es steht deshalb immer nur außerordentlich wenig Sekret zur Verfügung, dessen Menge infolge der relativen Langsamkeit der Ausscheidung noch geringer wird und dadurch, daß es sich oft als notwendig erweist, dasselbe Blatt in möglichst kurzen Zwischenräumen wiederholt zu untersuchen.

Infolgedessen würde übrigens die zur Untersuchung vorhandene Sekretmenge selbst dann noch überaus gering sein, wenn man unter Vernachlässigung der oben genannten Fehlerquelle jedesmal eine ganze Pflanze in den Versuch einbeziehen wollte. Diese Schwierigkeit, die sich bei der Untersuchung aller derartigen pflanzlichen Sekrete geltend macht, mag es wohl in erster Linie verschuldet haben, daß unser Problem bisher ungelöst blieb, während die Tierphysiologie sich so häufig und erfolgreich damit beschäftigt hat.

So ist denn also z. B., wenn man, wie ich es meist tat, mit Chloriden arbeitet, eine einfache Vergleichung von Blatt und Sekret auf den Chloridgehalt nicht durchführbar. Vielmehr führte mich ein anderer Weg zum Ziel. Ich untersuchte das Blatt auf Chloride und verglich dann lediglich den osmotischen Wert dieser Lösung mit demjenigen des Sekrets, nachdem ich mich durch einige Vorversuche davon überzeugt hatte, welchen Anteil bei derartigen Versuchen die übrigen Stoffe an der Zusammensetzung des Sekrets nehmen.

Analytische Methoden: Die auf ihren Gehalt an Chloriden zu untersuchenden Pflanzenteile wurden zunächst im Toluolschränken

bei 104—105° C getrocknet, das Trockengewicht bestimmt, darauf die Substanz pulverisiert, nochmals nachgetrocknet und dann im Platintiegel vorsichtig verkohlt, bis alle auffällig riechenden Gase ruhig entwichen sind. Die Kohle, mit dem Platinspatel zerdrückt und mehrfach mit kochendem Wasser ausgezogen, gibt eine farblose Lösung, nach deren Abfiltrieren das Filter samt dem Rückstande zu veraschen ist. Die Asche enthielt regelmäßig nur so geringe Chloridspuren, daß meist nur die Ausziehung der Kohle durchgeführt wurde. Ein aliquoter Teil der abgemessenen neutralen Lösung wurde dann mit n/20 Silbernitratlösung und Kaliumchromat als Indikator titriert. Es ist dies bekanntlich eine der genauesten maßanalytischen Methoden der Chemie, so daß nach irgend einer anderen, noch umständlicheren, etwa der gewichtsanalytischen, kein sachliches Bedürfnis vorlag. Die gefundene Chloridmenge wurde dann in Chlornatrium umgerechnet und meist in Prozenten des gefundenen Wassergehaltes ausgedrückt. Falls Sekret in größerer Menge zur Verfügung stand, konnte dies direkt titriert werden. Alle Rechnungen wurden mit einem Präzisionsrechenstab durchgeführt.

Für die Beurteilung und Messung der Sekretkonzentration erwies sich nun von unschätzbarem Wert und als unentbehrlich die leider noch so wenig bekannte Bangersche Methode, bei der nur ganz geringe Sekretmengen gebraucht werden¹⁾. Diese schöne Methode beruht auf der Erscheinung der molekularen Dampfdruckerniedrigung der Lösungen. Bezüglich der Einzelheiten sei auf die angeführte Arbeit Bangers verwiesen und hier nur soviel bemerkt, daß das Sekret in Kapillaren aufgefangen und, durch Luftblasen unterbrochen, abwechselnd mit Lösungen von bekanntem molarem Gehalt in Nachbarschaft gebracht wird (Fig. 13). Ver-

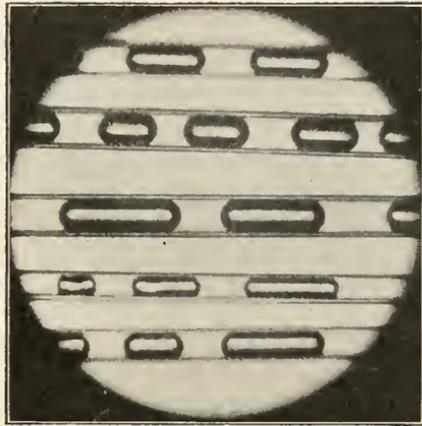


Fig. 13.
Kapillaren zur Dampfdruckvergleichung.
Vergr. 9.

1) Transact. Chem. Soc., LXXXV, 1906, S. 287.

schließt man dann die Kapillaren luft- und wasserdicht und bringt sie in Wasser zur Bewahrung einer möglichst gleichmäßigen Temperatur, so bewegt sich der Dampf von Orten größerer zu solchen geringerer Tension, was mikrometrisch verfolgt werden muß. Es ist so möglich, indem man verschiedene Vergleichslösungen der Reihe nach verwendet, die gesuchte molare Konzentration selbst für nicht dissoziierende Stoffe bequem bis zu einer Genauigkeit von 0,01 GM pro Liter festzustellen. Barger empfiehlt seine Methode zur Ermittlung von unbekanntem Molekulargewichten löslicher Stoffe; daß sie auch für unseren Zweck die besten Dienste leistet, wird das Folgende ergeben.

Da bei Versuchen mit ganzen Blättern, die etwa mit dem unteren Ende in die Salzlösung tauchen, wie erwähnt, die Gefahr einer ungleichen Konzentration des Gewebssaftes eine zu große Rolle spielt, so brachte ich meist $\frac{1}{2}$ bis 1 qcm große Blattstücke in größerer Menge mit der morphologischen Oberseite nach unten auf die Lösungen, wobei nun durch die Schuitränder eine ausgiebige Salzaufnahme stattfinden konnte. Geschieht dies in einer flachen Schale, die mit einem eingefetteten Deckel verschlossen ist, so ist somit auch eine viel gleichmäßiger feuchte Atmosphäre hergestellt, in welcher die Sekretion stattfinden kann, als dies bei Versuchen mit ganzen Blättern der Fall sein könnte.

Daß die Salze, welche nunmehr im Sekret der Drüsen der Blattunterseite auftreten, nicht etwa ganz oder auch nur teilweise durch allmähliche Diffusion im Imbibitionswasser der Blattmembranen aus der Außenlösung in das Sekret, etwa von den Schnitträndern aus, hineingelangt sein können, ergibt sich schon aus dem Bau der Drüsen. Wie z. B. die Fig. 2, 3 und 10 erkennen lassen, stoßen die Membranen der Sammelzellen (z) überall auf kutisierte Stellen der Grenzkappe der Drüse (g), berühren also nirgends die unkutisierten Durchlaßstellen. Auch von den benachbarten Epidermiszellen ist die Drüse, wie oben beschrieben wurde und die Figuren zeigen, durch eine derbe kutisierte Lamelle geschieden.

Daß diese kutisierten Schichten in der Tat im angezeigten Sinne wirken, lehrt folgender einfacher Versuch: Verwendet man als Versuchsflüssigkeit Ferrocyankaliumlösungen (etwa $\frac{1}{2}$ proz., aber auch 1proz. und wohl auch noch stärkere Lösungen werden tadellos ohne sichtlichen Schaden ertragen, wie die unverminderte Sekretion zeigt), so fehlt im Sekret, das bei Darbietungen dieser Lösungen entsteht, im Gegensatz zu anderen Salzen das Ferro-

cyankalium völlig, wie mit Hilfe von Ferrichlorid nachzuweisen ist. Die Zellen sind für dieses Salz tatsächlich impermeabel, und es vermag, wie das dauernde Ausbleiben der Berlinerblau-Reaktion beweist, auch nicht auf dem Wege durch das Imbibitionswasser der Membranen in das Sekret zu gelangen. Schnitte durch derartige Blattstücke, die man in Ferrisalzlösungen legt, zeigen unter dem Mikroskop, daß der blaue Niederschlag in den Membranen vor den Drüsen Halt macht, obwohl die Diffusion durch die Leitbündel noch erleichtert wird. Dagegen ändert sich die Sache sofort, wenn man mit toten Blattstücken arbeitet. In diesen vermag das Blutlaugensalz rasch durch Vermittelung der Zellumina, Durchlaßstellen und Drüsenporen bis nach außen vorzudringen. Wir dürfen also mit Sicherheit schließen, daß alles Salz, das wir im Sekret vorfinden, auch wirklich auf die sekretorische Tätigkeit der Drüsen zurückzuführen ist.

Es wurde nun schon oben die Bedeutung der Feuchtigkeitsverhältnisse der Atmosphäre berührt, in welche hinein die Sekretion erfolgt. Es ist klar, daß hiervon die gefundene Konzentration des Sekrets mehr oder weniger abhängen muß, und zwar um so mehr, je langsamer jene erfolgt. Daß z. B. unter einer größeren Glasglocke eine Konzentrierung des Sekretes durch Abgabe von Wasserdampf an die Luft stattfinden könnte, leuchtet ja unmittelbar ein. Andererseits könnte aber auch unter Umständen eine Verdünnung desselben erfolgen, wenn die Sekretion in einem kleinen abgeschlossenen Raum stattfindet, welcher mit Wasserdampf von der normalen Tension erfüllt ist, allgemeiner, wenn bei Sättigung der Atmosphäre der Dampfdruck der Lösung, auf welcher die Blattstücke sezernieren, niedriger als der des Sekrets ist.

Abgesehen also von der Geringfügigkeit der absoluten, in angemessenen Zeiträumen und mit sachgemäß begrenztem Material gewinnbaren Sekretmenge, die, wie wir sahen, eine besondere Methodik erfordert, liegt die Hauptschwierigkeit in diesen Tensionsverhältnissen und ihrer Einwirkung auf das Sekret, wenn man dessen wahre Konzentration ermitteln will.

Von welcher Bedeutung gerade diese Umstände sind, lehrt jeder „blinde“ Versuch. Wenn man z. B. statt der Blattstücke paraffinierte Papierstückchen auf die Oberfläche irgendwelcher Salzlösungen legt und mit dem Zerstäuber kleine Tropfen einer schwächeren oder stärkeren Lösung auf die Papierstücke bringt,

und nach Verlauf von mehreren Stunden die Tropfen nach der Bangerschen Methode prüft, so sieht man, daß die Konzentration derselben sich im Sinne einer Annäherung an diejenige der Grundlösung verändert hat, also gesunken bzw. gestiegen ist. War der ursprüngliche Unterschied zwischen beiden groß genug, so kann man dies schon äußerlich an einer entsprechenden Volumveränderung der Tropfen erkennen.

Da dies letztere indessen im physiologischen Versuch mit dem lebenden Material fortfällt, so erscheint es zunächst ziemlich schwierig, der Dinge Herr zu werden. Nach vielen zweifelhaften und vergeblichen Versuchen gelangte ich zu folgender grundsätzlicher Versuchsanordnung: Ich verwendete möglichst niedrige, mit der Lösung („Grundlösung“) fast bis nahe an den mit Fett gut verschlossenen Deckel gefüllte Glasschalen, so daß der der jedesmaligen Konzentration entsprechende Sättigungsdruck bald, ev. durch Evakuieren beschleunigt, erreicht wurde. Wurde beim Versuch die Temperatur möglichst gleichmäßig gehalten, also eine Wasserdampfabgabe der Tropfen infolge Taubildung und Wiederverdunstung durch Erwärmung vermieden, so war ein ungestörter Ausgleich der Konzentrationen begünstigt. Da dieser aber innerhalb der Versuchszeit (etwa 3—14 Stunden) nie bis zu einem völligen Gleichgewicht führt, so ist durch einen Vergleich der Sekrettropfen und der Grundlösung nach Schluß des Versuchs nach der Kapillarmethode stets mit Sicherheit zu entscheiden, ob die ersteren einen Konzentrationszuwachs oder -verlust erfahren hatten, d. h. verdünnter oder konzentrierter als diese erscheinen. Führt man nun dies gleichzeitig mit verschiedenen abgestuften Lösungen durch, so gelangt man mit Notwendigkeit zu der wahren Konzentration, indem überall dieselbe zwischen derjenigen niedrigsten Konzentration der Grundlösung zu suchen ist, gegen welche das Sekret die niedrigere Dampfspannung, und derjenigen höchsten, gegen die es noch eben die höhere hat.

Etwas verwickelter wird die Sache nun allerdings noch dadurch, daß die Versuchszeit nicht zu knapp bemessen werden darf, damit man nicht mit gar zu kleinen Sekrettropfen zu arbeiten braucht. Dies spielt vor allem bei höheren Konzentrationen der Grundlösungen eine Rolle, weil auf ihnen die Sekretion wegen der osmotischen Erschwerung der Wasseraufnahme mehr oder weniger wesentlich verlangsamt wird. Deshalb findet inzwischen eine

weitere Salzaufnahme durch die Blätter statt, die noch zu berücksichtigen ist.

Ich will auf die zahlreichen Irrwege, die ich zunächst einschlug, gar nicht eingehen, sondern in Kürze einige der wichtigsten, nach den eben dargestellten Gesichtspunkten durchgeführten Versuche beschreiben, wie sie sich nach längerer Erfahrung als zweckmäßig erwiesen hatten.

Quadratische, $\frac{1}{2}$ —1 qcm große Blattstücke von gewöhnlichen Freilandpflanzen wurden auf eine 3proz. Natriumchloridlösung in der beschriebenen Weise übertragen und verblieben auf dieser in einer großen gewöhnlichen Doppelschale 36 Stunden. Die Stücke sezernierten reichlich und wiesen nach kurzem Abspülen in destilliertem Wasser und sorgfältigem Abtrocknen schließlich eine Innenkonzentration von 1,14 % NaCl (= 2,83 % der Trockensubstanz) auf. Während der Chloridbestimmung, die etwa 7 Stunden in Anspruch genommen hatte, hatte sich, wie an einer zweiten Probe festgestellt wurde, der Chloridgehalt infolge sehr lebhaft gewordener Sekretion nur auf 1,18 % (= 2,95 % der Trockensubstanz) erhöht. Gleichzeitig mit der Inangriffnahme dieser letzteren Bestimmung waren die übrigen Blattstücke auf 1proz., 1,25proz., 1,50proz., 1,75proz. und 2,0proz. NaCl-Lösungen je in einem niedrigen, mit eingefettetem Deckel gut verschlossenen Schälchen verteilt worden. Die Deckel waren innen mit der gleichen Lösung übersprüht worden. Nach Ablauf von weiteren 15 Stunden wurden die Sekrete, die auf diesen Lösungen gebildet worden waren, kapillar aufgefangen, abwechselnd mit ihren Grundlösungen, die zur bequemeren Unterscheidung mit Eosin schwach gefärbt worden waren. Ein Beispiel für die kapillaren Messungen gibt die folgende Tabelle:

	Längen der Flüssigkeitssäulen in Teilstrichen des Mikrometers									
	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret
Grundlösung										
1,50proz. . . .	16,4	24,3	18,9	13,7	20,4	16,8	22,5	19,0	21,2	
Nach										
24 Stunden . .	15,8	25,2	18,1	14,9	18,4	18,4	21,0	18,3	21,0	
Grundlösung										
2,0proz.	14,0	27,9	21,8	16,2	30,5	23,6	17,9	20,6	24,1	
Nach										
24 Stunden . .	16,8	25,2	22,8	15,5	31,7	22,0	19,1	19,3	25,9	

Es ergab sich also, daß das auf der 1,50proz. Lösung ausgeschiedene Sekret wesentlich konzentrierter, das auf der 2,0proz. Lösung gebildete dagegen schwächer als die entsprechende Grundlösung war.

In dieser Weise wurde schließlich gefunden, daß die auf der 1,75proz. Lösung sezernierte Flüssigkeit mit der Grundlösung ungefähr isotonisch war, die Zahlen waren hier folgende:

	Lösung	Sekret								
Grundlösung										
1,75proz. . .	19,0	21,7	24,7	18,5	21,7	15,7	25,7	16,8	23,7	14,0
Nach										
24 Stunden . .	19,3	21,6	24,5	18,3	21,5	15,9	25,7	17,0	23,9	14,1

Unmittelbar nach dem Auffangen der Sekrete in den Kapillaren waren sämtliche Blattstückchen aus den Lösungen entnommen, kurz in destilliertem Wasser abgespült und mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet worden. Ihre darauffolgende chemische Untersuchung ergab, je nach den Lösungen, auf denen die Blattstücke gewelt hatten:

Lösung von % NaCl	Gehalt des Gewebssaftes an % NaCl	Gehalt in % NaCl der Trockensubstanz
a) 1,00	0,55	1,25
b) 1,25	0,87	2,25
c) 1,50	1,43	2,64
d) 1,75	1,56	4,21
e) 2,00	1,61	4,24

Die Tabelle zeigt also zunächst, daß die Konzentration des Natriumchlorids in der 1,0proz. und in der 1,25proz. Lösung gegen die anfängliche von 1,18 % beträchtlich gesunken ist, eine Tatsache, die an einer späteren Stelle erläutert und durch weitere Versuche demonstriert werden soll.

In diesem Zusammenhange interessieren uns aber vor allem folgende Tatsachen: Auf der 1,50proz. Lösung haben die Blattstücke schließlich eine Innenkonzentration von 1,43 % NaCl angenommen, und das von ihnen abgegebene Sekret ist, wie die oben erwähnten Kapillarversuche ergeben hatten, gegen eine 1,50proz. NaCl-Lösung hypertonisch gewesen. Die nächste Serie von Blatt-

stücken, die auf 1,75 % NaCl verweilt hatten, hatten ein Sekret abgegeben, das mit 1,75 % NaCl etwa isotonisch war, und dabei eine Innenkonzentration von 1,56 % NaCl erreicht. Dagegen haben die Stücke, welche auf 2,00 % NaCl sezerniert und eine Innenkonzentration von 1,61 % NaCl erreicht haben, ein Sekret abgegeben, das gegen 2,00 % NaCl hypotonisch war.

Bei Berücksichtigung dessen, was ich oben über die Beeinflussung der Sekrete durch die Wasserdampfension der feuchten Räume, in denen die Ausscheidungen vor sich gehen, gesagt habe, ist es nun nicht schwer, aus den mitgeteilten Versuchszahlen die Schlüsse über die wahre Konzentration der Sekrete zu ziehen.

Fassen wir zunächst nur die soeben erwähnten NaCl-Lösungen ins Auge, so übertrifft der osmotische Wert des Sekretes die in ihnen schließlich erreichte Innenkonzentration dieses Salzes um eine mit etwa 0,20 % NaCl isosmotische Größe, wie sich auch aus allen analogen späteren Versuchen ergab. Deshalb hatte sich das Sekret auf 1,50 % NaCl hyper-, das auf 1,75 % NaCl iso- und das auf 2,00 % NaCl hypotonisch in den Kapillarversuchen gegen die Grundlösung erwiesen.

Es fragt sich nun zunächst, ob dieses so festgestellte osmotische Übergewicht des Sekretes über die zuletzt im Blattgewebe erreichte Innenkonzentration an NaCl sich auf dieses Salz bezieht oder einem oder mehreren der regelmäßig im normalen Sekret vorkommenden Stoffe zu danken ist.

Um dies festzustellen, war gleichzeitig mit dem oben beschriebenen Versuch in derselben Weise eine größere Menge von Blattstücken desselben Versuches u. a. auf 1,75 % NaCl übertragen worden. Das Sekret, 2,15 ccm, wurde gesammelt und auf Natriumchlorid titriert. Es ergab sich ein Gehalt von 1,65 %, also etwas mehr als im Blatt (1,56 %) gefunden war. Doch ist dieser Mehrgehalt von 0,09 % NaCl auf Rechnung der unvermeidlichen Fehlerquellen zu setzen. Zunächst schwankt nämlich der Wassergehalt der Blattstücke ein wenig, so daß sich die auf diesen berechneten Konzentrationen dadurch öfter etwas verschieben. Dann aber, und das ist hier wichtiger, ist eine geringe Konzentrierung der ausgeschiedenen Flüssigkeiten beim Sammeln mit Kapillarpipetten zum Zweck der chemischen Untersuchung, also in größerer Menge, unvermeidlich, selbst bei möglichst vorsichtigem und raschem Arbeiten, und auch dann, wie es bei solchen Versuchen stets geschah, wenn man die Stücke auf möglichst viele kleinere Schalen verteilt, so

daß jede einzelne beim Pipettieren nicht so lange geöffnet zu werden braucht. Um über die Größe dieses Fehlers einen Anhalt zu gewinnen, stellte ich mehrere blinde Versuche mit gleich konzentrierten NaCl-Lösungen auf paraffinierten Papierstückchen an, die eine Konzentrierung von etwa 0,05—0,10 % ergaben.

Wir dürfen also schließen, daß das osmotische Übergewicht des Sekretes über die NaCl-Innenlösung auf Rechnung der übrigen stets im Sekret enthaltenen Stoffe fällt.

Es ergibt sich also aus diesen Versuchen der sogleich noch näher zu erläuternde und durch weitere Versuche zu stützende, wichtige Schluß, daß das Natriumchlorid von den Drüsen mindestens in derselben Konzentration abgegeben wird, wie es in den Zellen des Blattes vorhanden ist, und wenn noch ein Zweifel bestehen könnte, so wäre es höchstens der, ob es nicht in noch etwas höherer Konzentration abgeschieden wird, wobei es sich allerdings nur um ein recht unbedeutendes Übergewicht handeln könnte.

Dieser letztgenannte Punkt würde sich also auf die Frage beziehen, ob nicht doch hinsichtlich des Natriumchlorids eine gewisse Konzentrierungsarbeit durch die Drüsen geleistet wird. Dieser Gedanke hatte mich nach meinen ersten Versuchen und Erfahrungen meist geleitet, und nur mit einem gewissen Widerstreben habe ich ihn schließlich auf Grund zwingender Versuchsergebnisse aufgegeben. Es zeigte sich dann, wie in einem späteren Kapitel auszuführen sein wird, daß die fraglose biologisch-ökologische Bedeutung der Drüsen durch ihre Fähigkeit, Chloride in der innerhalb der Blattzellen vorhandenen Konzentration nach außen abzuscheiden, vollauf erklärt wird.

Immerhin wollen wir, bevor ich weitere Versuche mitteile, noch einen Augenblick bei der obigen Frage verweilen. Da fällt zunächst vor allem auf, daß die Sekrete ein osmotisches Übergewicht noch über die auf den betreffenden Natriumchlorid-Lösungen erreichten höchsten Endkonzentrationen zeigten, mit denen sie allein nach der Dampfdruckmethode verglichen wurden. Der Schluß liegt also nahe, daß sie gegen die anfängliche Innenkonzentration (= 1,14 % NaCl), und selbst gegen einen aus dieser Anfangs- und der schließlichen Endkonzentration berechneten Mittelwert stark hypertonisch gewesen sein müsse, auch wenn man nur das Natriumchlorid ins Auge faßt.

Dies Verhältnisse können, wie öfter betont, nur unter steter Berücksichtigung der Tensionsverhältnisse im Sekretionsraum richtig verstanden werden. Und da hat sich auf Grund aller, z. T. unten noch mitzuteilender Versuche folgendes Bild der fraglichen Vorgänge ergeben: Wenn man, wie in unserem Falle, Blattstücke mit einer Innenkonzentration von 1,18 % NaCl auf eine 1,75proz. Lösung desselben Salzes in der beschriebenen Weise legt, so wird zunächst eine ungefähr 1,18proz. NaCl-Lösung ausgeschieden; die naturgemäß zunächst äußerst geringen Mengen Sekret erfahren nun, gleichsam in statu nascendi, sogleich eine Konzentrierung infolge des niedrigeren Dampfdruckes der 1,75proz. Grundlösung, welche natürlich die gesamten Tensionsverhältnisse der Schale beherrscht. Inzwischen steigt nun durch weitere Aufnahme die NaCl-Konzentration in den lebenden Objekten, und demgemäß auch die Konzentration des Sekretes. Infolge des fortdauernden Ausgleiches zwischen diesem und der Grundlösung, solange deren Dampftension ungleich ist, findet man bei der Untersuchung in den Kapillaren die Sekretkonzentration zu hoch, solange es schwächer war als die Grundlösung, und zu schwach, sobald es höhere Konzentration als diese erreichte.

In unserem Beispiel wird also zunächst die Sekretkonzentration durch die Wirkung des Tensionsausgleichs und das Ansteigen der Innenkonzentration in den Geweben allmählich sich auf den Wert 1,75 % NaCl erhöhen und ihn schließlich durch weitere NaCl-Aufnahme übertreffen. Zur Zeit des Auffangens des Sekretes für die Kapillaruntersuchung war, wie angegeben, eine Innenkonzentration von 1,56 % NaCl erreicht worden.

Gleichzeitig aber ist das Sekret mit der 1,75proz. Außenlösung als ungefähr isotonisch befunden worden. Wie die weiter unten noch anzuführenden, bereits mehrfach erwähnten blinden Versuche nun lehrten, handelt es sich in solchem Falle fast stets um eine wahre, nicht nur sekundär durch Spannungsausgleich mit der Grundlösung hervorgerufene Isotonie, da unter den Versuchsbedingungen und bei der hohen Empfindlichkeit der Barger'schen Methode ein völliger Ausgleich nicht zustande kommt. Charakteristisch für die Isotonie ist auch, daß bei einem Teil der Drüsen desselben Materials das Sekret hyper-, bei anderen hypotonisch reagiert. Solche Ungleichheiten bestehen stets auch in einem und demselben Blattfragment, indem die dem Schnitt-rande nahegelegenen Drüsen entsprechend der dortigen etwas

höheren Gewebssaftkonzentration auch ein etwas stärkeres Sekret abgeben.

Liegt also bei Innehaltung unserer Versuchsbedingungen der osmotische Wert des Sekretes höher als der der Grundlösung, so ist dies nicht nur vorgetäuscht, da ja nur ein Ausgleich im entgegengesetzten Sinne stattgefunden hat, und vice versa gilt dies auch von der Hypotonie des Sekrets gegen die Grundlösung; in beiden Fällen findet man den Unterschied gegenüber der letzteren eben infolge dieser nur wegen der beschränkten Versuchsdauer nicht beendeten Ausgleichung zu gering.

Daß nun die auf der 1,75proz. Lösung festgestellte Isotonie des Sekretes wirklich in hoher Annäherung den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, d. h. daß der wahre osmotische Wert des Sekretes in diesem Fall nicht etwa noch wesentlich höher oder tiefer liegt, zeigen nun die übrigen, und eben zu diesem Zweck gleichzeitig mit demselben Ausgangsmaterial, aber anderen Konzentrationen der Außenlösung angestellten sekretorischen Parallelversuche, wegen deren ich meine Methode kurz als „Differenzmethode“ bezeichnen möchte. So hatte (vgl. die Tabelle S. 444) dasselbe Ausgangsmaterial auf 1,50 % NaCl in der gleichen Versuchszeit nur eine Innenkonzentration von 1,43 % erreicht, die sich gegen die Außenlösung beim kapillaren Tensionsversuch als hypertonisch erwiesen hatte. Das osmotische Übergewicht des Sekretes gegen die Innenkonzentration muß also mehr als 0,07 % NaCl betragen und, wie die Hypotonie des auf 2,00 % NaCl bei 1,61 % Innenkonzentration entstandenen Sekretes beweist, weniger als 0,39 % NaCl.

Innerhalb dieser Grenzen liegt also der osmotische Überwert des Sekretes gegen die Innenlösung und zwar, wie zahlreiche andere Versuche und auch der erwähnte Versuch mit einer 1,75proz. Lösung lehrten, genauer etwa zwischen einer mit 0,1–0,3 % NaCl isosmotischen Größe. Oben wurden nur prozentische Gewichtsbestimmungen an größeren Sekretmengen über deren Gehalt an festen Stoffen mitgeteilt. Hier sei nachgetragen, daß der nach der Bangerschen Methode bestimmte osmotische Wert des Sekretes gewöhnlicher Freilandpflanzen auf destill. Wasser in der Tat meist dem von 0,1–0,2 % NaCl isosmotisch ist, und daß somit der soeben erwähnte Überwert auf Rechnung der übrigen Sekretstoffe gesetzt werden darf.

Das Natriumchlorid, und das ist das wichtige Ergebnis dieser und der noch mitzuteilenden Versuche, wird also nicht unter

Leistung einer besonderen merklichen Konzentrationsarbeit, wie bei den genannten tierischen Drüsen, abgeschieden. Immerhin aber wird es in der höchsten Konzentration sezerniert, welche ohne eine solche besondere Arbeit denkbar ist, nämlich in derjenigen, in welcher das Salz überhaupt in den Zellen vorhanden ist. Es ist dies ein Resultat, welches um so bemerkenswerter ist, als die Abscheidung ja, wie wir sahen, durch die Tätigkeit der lebenden Sekretionszellen der Drüsen erfolgt, also in Anbetracht der relativ sehr geringen Durchlässigkeit lebender Zellen für dieses Salz eine ganz besondere Anpassung der Drüsenzellen voraussetzt.

Bevor wir uns jedoch einer Betrachtung hierüber hingeben, wollen wir die aus dem obigen Differenzversuch gezogenen Schlüsse durch Mitteilung weiterer ähnlicher und auch sog. blinder Versuche stützen.

Zunächst sei ein weiterer Differenzversuch mitgeteilt, der in fast genau derselben Weise, nur mit etwas anderen Konzentrationen durchgeführt wurde.

Blattstücke derselben Größe wie im vorigen Versuch hatten durch 45stündiges Verweilen (in der gleichen Weise wie dort) auf einer 4proz. NaCl-Lösung eine Innenkonzentration von 1,76 % NaCl erreicht. Gleichzeitig mit der Inangriffnahme der Bestimmung dieser Innenkonzentration waren die Stücke nach kurzem Abwaschen und Abtrocknen in üblicher Weise auf verschieden starke NaCl-Lösungen verteilt worden, von denen ich hier nur a) eine 1,85proz., b) eine 2,00proz., c) eine 2,25proz. und d) eine 2,50proz. erwähne. Die Sekretionszeit auf diesen betrug 8 Stunden.

Die Resultate können wir unter Verweisung auf den vorigen Differenzversuch in folgender Weise tabellarisch zusammenfassen:

Grundlösung in % NaCl	Quotient Frischgewicht : Trockensubstanz	Gehalt des Gewebssaftes an NaCl	Gehalt an NaCl, bezogen auf Trockensubstanz	Sekret gegen Außenlösung (Tensionsversuche)
1,85	3,87	1,72 %	4,85 %	hypertonisch
2,00	3,80	1,99 "	5,56 "	"
2,25	3,72	2,09 "	5,76 "	isotonisch
2,50	3,66	2,28 "	6,21 "	hypotonisch

Also auch hier ganz dasselbe Resultat wie im ersten Versuch: Der osmotische Überwert des Sekretes gegen die schließlich er-

reichte Innenkonzentration an NaCl wurde zu etwa 0,16 % NaCl gefunden, und jedenfalls höher als 0,01 und niedriger als 0,22 % NaCl. In Wahrheit dürfte dieser Überwert allerdings etwas beträchtlicher sein, als durch Messung auf diese Weise feststellbar ist, da ja bis zuletzt während der Sekretion durch Tensionsausgleich eine gewisse Verdünnung des Sekretes stattgefunden hat.

Festzustellen, wie hoch etwa dieser unvermeidliche Fehler sich beläuft, schien mir erforderlich; ein Urteil darüber war nur auf empirischer Grundlage, und zwar leicht durch die schon mehrfach erwähnten „blinden“, d. h. rein physikalischen Versuche zu gewinnen. Paraffinierte kleine Papierstückchen wurden auf eine NaCl-Lösung gelegt und mit einem Zerstäuber von einer anderen NaCl-Lösung Tröpfchen von verschiedener Größe darüber gesprüht. Verwendet wurden die gleichen niedrigen, bis fast zum Rande mit der Lösung gefüllten und mit eingefettetem Deckel verschlossenen Schalen, wie sie für die Sekretionsversuche gedient hatten. Auch Versuchszeit und Temperaturverhältnisse waren genau dieselben. Nach Ablauf der Versuchszeit wurden die Tröpfchen in üblicher Weise abwechselnd mit Tröpfchen einer anderen NaCl-Lösung von bekanntem Gehalt in Kapillaren eingeschlossen, so daß in jeder Kapillare ein Vergleich mit einer anderen Lösung stattfand, und die gegenseitige Längenveränderung der Flüssigkeitssäulchen nach Ablauf von 24—48 Stunden mikrometrisch gemessen. Einige dieser Versuche seien im folgenden in aller Kürze tabellarisch zusammengefaßt.

Grundlösung %	Tropfen		Versuchszeit in Stunden	Endkonzentration der Tropfen
	Konzentra- tion %	Größe		
3,00	1,50	groß	14	1,85 %
"	"	klein	"	2,35 "
1,50	3,00	groß	14	1,85 "
"	"	klein	"	2,40 "
2,00	1,50	groß	10	1,57 "
"	"	klein	"	1,85 "
1,50	2,00	groß	10	1,55 "
"	"	klein	"	1,88 "

Diese Angaben dürften bereits völlig genügen, um die einschlägigen Verhältnisse zu erläutern. Wir bemerken den bedeu-

tenden Einfluß der Tropfengröße auf die Geschwindigkeit des Tensionsausgleiches. Je kleiner die Tropfen, desto größer der Ausgleich der Konzentrationen. Als „klein“ sind in der Tabelle solche Tropfen bezeichnet, welche eben noch bequem sich mit einer Kapillare von etwa 0,4–0,5 mm lichtem Durchmesser auffangen ließen, während die „großen“ das durchschnittliche Volumen der Sekrettropfen nach Versuchsbeendigung besaßen. Die Ausgleichsgeschwindigkeit ist natürlich in erster Linie eine Funktion der Oberflächengröße der Tropfen im Verhältnis zu ihrem Volumen. Und diese spezifische Oberfläche wächst natürlich mit kleiner werdendem Volumen außerordentlich schnell an.

Für die natürlichen Verhältnisse beim Sekretionsversuch ist nun zu berücksichtigen, daß die Tropfen des Sekretes während der ersten 3–5 Stunden bei den verwendeten Konzentrationen von mit bloßem Auge kaum sichtbarer Kleinheit sind, so daß also während dieser Zeit, wo die Innenkonzentration der Gewebe langsam ansteigt, wohl ein völliger Ausgleich der Sekretkonzentration mit der Grundlösung durch den Dampf anzunehmen ist, so daß nunmehr unter schnellem Wachstum der Sekrettropfen und entsprechender sehr erheblicher Abnahme der Ausgleichsgeschwindigkeit diejenige Sekretkonzentration am Schluß zur Messung gelangt, welche in der Tat ohne größeren Fehler auf die zur selben Zeit erlangte Innenkonzentration der Gewebe an NaCl bezogen werden kann. Der kleine unvermeidliche Fehler, der durch diesen Schluß bedingt ist, würde darin bestehen, daß wir in Wahrheit die Leistung der Drüsen noch zu gering finden, so daß auf jeden Fall das Resultat gesichert erscheint, daß die Drüsen das Natriumchlorid in einer mit der Innenkonzentration gleichen Stärke ausscheiden.

Ich hatte zunächst versucht, statt diese ganze etwas komplizierte und jedenfalls sehr mühsame Versuchsanstellung zu verwenden, auf kürzerem und direkterem Wege zum Ziel zu kommen, d. h. die wahre Sekretkonzentration, unbeeinflusst durch die Tensionsverhältnisse der Grundlösung, festzustellen, indem ich die Blattstücke oder Blätter mit Vaseline überzog, so daß die Tropfen unter deren Decke gebildet wurden. Ich kam aber hiermit nicht zu dem gewünschten Resultat, da die Tropfen immer irgendwo die Decke durchbrechen, die man andererseits nicht gar zu dick nehmen darf wegen der Gefahr der Infiltration der Intercellularen. Auch darf die Vaseline an den Schnitträndern der Blattstückchen wegen der unbehinderten Wasseraufnahme, ohne die keine Sekretion statt-

findet, nicht anhaften, so daß auch von dort aus sich der Konzentrationsausgleich mit der Grundlösung vollziehen kann.

Andererseits genügt es auch nicht, wie jetzt verständlich sein wird, den ganzen Versuch auf die Sekretion auf einer einzigen Grundlösung zu beschränken. Denn in solchem Falle wären natürlich aus einer etwaigen Iso- oder schwachen Hypertonie des Sekretes gegen die Innenkonzentration gar keine Schlüsse bezüglich der wahren Sekretkonzentration zu ziehen, da die beobachtete durch irgendwelche unkontrollierbaren Ausgleichsvorgänge zustande gekommen sein könnte.

Es muß also jedesmal eine ganze Versuchsserie mit mehreren verschiedenen, entsprechend abgestuften Konzentrationen der Grundlösung durchgeführt werden und diese darf von derjenigen Konzentration, welche innerhalb der Gewebe in bezug auf Chlornatrium herrscht, und mehr noch der, welche dort nach Versuchsschluß erfahrungsgemäß zu erwarten ist, nicht zu verschieden sein, damit die störenden, auf Grund der verschiedenen Dampfspannungen Platz greifenden Ausgleichsvorgänge auf ein möglichst kleines Maß herabgedrückt werden.

Es dürfte unnötig sein, hier alle einschlägigen Versuche wiederzugeben, um so weniger als die Konzentrationen, bei denen sie durchgeführt wurden, von denen der beschriebenen Versuche nicht sehr abwichen. In der Tat sind die Grenzen der Konzentrationen, für welche man derartige Versuche durchführen kann, infolge äußerlicher Umstände ziemlich enge. Viel höher konzentrierte Grundlösungen sind deshalb nicht brauchbar, weil die Wasserzufuhr aus diesen zu langsam vonstatten geht, als daß noch genügend schnelle Sekretion dabei stattfinden könnte. Durch zu langsame Sekretion komplizieren sich aber die Versuchsbedingungen sehr erheblich, indem dann die Unterschiede zwischen der anfänglichen und der schließlichen Innenkonzentration allzugroß werden und was dergleichen Übelstände mehr sind, die nach den obigen Angaben ohne weiteres einleuchten dürften. Infolgedessen bin ich nicht in der Lage gewesen, die obere Konzentrationsgrenze des Drüsensekretes für Natriumchlorid zu bestimmen. Doch ist sie sicher bei 6 % noch nicht erreicht; bei Blättern, die von einer Wasserkultur stammten und nicht weniger als 6,17 % NaCl in ihrem Gewebssaft führten, wurde in obiger Weise ein damit isotonisches Sekret festgestellt.

Was nun im Gegensatz dazu die schwächeren Grundlösungen anbetrifft, etwa solche unter 1 %, so sind die Ergebnisse prinzipiell

die gleichen, wie oben beschrieben. Da aber der natürliche Chloridgehalt der Blätter nach meinen Freilandpflanzen zu urteilen, also ohne irgendwelche besondere Salzzufuhr, bemerkenswerterweise meist nicht unter 0,25 bis 0,53 % des Gewebssaftes zu betragen pflegt, so werden Versuche mit zu schwachen Grundlösungen durch eine andere, in einem späteren Kapitel genauer zu besprechende Erscheinung vereitelt: Die Blattstücke beginnen sich mit Hilfe ihrer Drüsen, sobald die Innenkonzentration nicht mehr zu tief unter derjenigen der Grundlösung liegt, energisch „abzusalzen“, was z. B. schon aus den Zahlen für die Versuche a) und b) der Tabelle auf S. 444 zu ersehen ist.

Schon für diesen soeben erwähnten Versuch wurde eine chemische Analyse des Sekretes auf Chloride mitgeteilt, welche zeigte, daß es sich in der Tat um eine unseren Darlegungen entsprechende Ausscheidung dieser Stoffe handelt, was aus einer Bestimmung des osmotischen Sekretwertes allein natürlich nicht zu schließen wäre. Solcher Chloridbestimmungen im Sekrete habe ich eine ganze Anzahl durchgeführt, die alle das grundsätzlich gleiche Ergebnis hatten, d. h., daß lediglich der über den Chloridwert der Innenkonzentration der Gewebe herausgehende osmotische Betrag auf die übrigen regelmäßig im Sekret vorkommenden Stoffe zurückzuführen ist, so daß weitere derartige Analysen hier wohl nicht mitgeteilt zu werden brauchen.

Nur auf die Zusammensetzung des Sekretes solcher Pflanzen, die sich nicht durch besonderen Salzgehalt auszeichnen, müssen wir an der Hand unserer nunmehr gewonnenen Erfahrungen mit einigen kurzen Worten in diesem Zusammenhange zurückgreifen. Es ist zunächst klar, daß die Konzentration etwas zu schwach gefunden wird, wenn die Sekretion in einem mit Wasserdampf von normaler Tension gesättigten Raum erfolgt ist. Darauf ist auch bei anderen Pflanzen bisher nicht geachtet worden, so daß die in der Literatur angegebenen Zahlen, namentlich für die langsamer sezernierenden Objekte, entsprechend zu erhöhen sein werden.

In unserem Falle ließ ich die Sekretion in einem Vorversuch zunächst auf Lösungen eines nur äußerst wenig permeierenden Stoffes — Rohrzucker — vor sich gehen, um die Innenkonzentration während des Versuches möglichst wenig zu ändern. Zum Schluß wurden nach etwa 3- bis 4stündiger Sekretion das Sekret und die Grundlösung in Kapillaren, wie üblich, verglichen. Dabei erwiesen sich Lösungen von durchschnittlich 2,5 % Rohrzucker als sekret-isotonisch,

so daß diese Lösungen in Zukunft als Grundlösungen für Untersuchungen des „normalen“ Sekrets verwendet wurden. (Lösungen von 2,5 % Rohrzucker sind isotonisch rund mit 0,30 proz. NaCl-Lösungen.) An Chlorid, berechnet als NaCl, wurden nun in den Sekreten, die auf solchen Zuckerlösungen in größeren Mengen gewonnen waren, etwas wechselnde Mengen gefunden. Allgemein ergab sich nur, daß die Sekrete dieser Pflanzen merklich weniger Chlorid enthielten, als in den zugehörigen Blättern aufgefunden wurde. Ich möchte vermuten, daß dieser Mehrgehalt an Chlor im Blattgewebe ganz oder teilweise auf Rechnung schwer oder nicht diosmierbarer Verbindungen kommt. Nachstehend seien einige Zahlen über diese Untersuchungen wiedergegeben: Hier wie in allen folgenden und vorhergehenden derartigen Angaben sind Gewebssaftkonzentrationen gefunden durch Wasser- und Trockengewichtsbestimmungen und nachfolgende chemische Untersuchung der Trockensubstanz in der bereits angegebenen Weise.

NaCl im Sekret	NaCl im Gewebssaft des Blattes	NaCl, berechnet auf Trockensubstanz
0,12 %	0,16 %	0,36 %
0,20 "	0,41 "	1,17 "
0,19 "	0,34 "	0,86 "
0,17 "	0,52 "	1,30 "
0,11 "	0,40 "	1,20 "
0,12 "	0,38 "	0,99 "

Aus diesen Zahlen geht bezüglich der Beurteilung unserer Differenzversuche noch folgendes hervor: Wenn der durchschnittliche osmotische Wert des Sekretes unserer gewöhnlichen Freilandpflanzen, auf 0,25 proz. Rohrzuckerlösungen festgestellt, 0,30 % NaCl beträgt und, wie obige Tabelle ergibt, der durchschnittliche Gehalt des Sekretes solcher Pflanzen an NaCl = 0,15 % ist, so entfällt auf die übrigen Sekretstoffe ein Anteil von ebenfalls 0,15 % NaCl; und in der Tat entspricht der in den Differenzversuchen gefundene osmotische Überwert des Sekretes der Salzpflanzen gegen ihren Salzgehalt etwa dieser Zahl. Vermutlich geben die Drüsen unter diesen Verhältnissen ein wenig mehr von den Nicht-Salzstoffen ab.

Es ließe sich, wenn eine möglichst erschöpfende Darstellung der einschlägigen Verhältnisse beabsichtigt wäre, noch manches

über die Zusammensetzung des Sekretes unter wechselnden Bedingungen mitteilen. Ich möchte jedoch meine Darstellung nicht allzu breit werden lassen, und begnüge mich nur noch über die anderen Salze, die den Pflanzen in größeren Mengen zugeführt wurden, zu bemerken, daß ich bei vereinzelt Versuchen über das Sekret solcher Blätter auf keine grundsätzlich anderen Verhältnisse gestoßen bin. Im besonderen dürfte sich Kaliumchlorid ganz genau ebenso verhalten; und auch für Kaliumsulfat und Natriumthiosulfat liegt die Sache offenbar nicht anders. Mit den anderen Salzen habe ich keine quantitativen Versuche gemacht.

Bezüglich der Funktion der Drüsen bei der Salzausscheidung ist aus allen Versuchen der Schluß zu ziehen, daß die Drüsen hierbei im Gegensatz zu ihrem Eingreifen bei der Wasserausscheidung keine merkliche osmotische Konzentrationsarbeit leisten. Aber sie leisten das Höchstmögliche, was ohne eine solche Arbeit denkbar ist, für die Entsalzung der Blätter, indem sie das Salz in der gesamten überhaupt vorhandenen Konzentration ausscheiden. Somit ist durch ihre Tätigkeit der relativ geringste Wasserverlust bedingt. Auf diese und andere ökologische Seiten unseres Problems wollen wir im nächsten Abschnitt genauer eingehen.

B. Die Wirkung und biologische Bedeutung der Drüsentätigkeit.

a) Die Absalzung.

In ganz derselben Weise, wie es im vorigen Kapitel für *Statice Gmelini* beschrieben worden ist, gestaltet sich offenbar auch die Drüsentätigkeit bei den weitaus meisten oder vielleicht bei fast allen übrigen Arten der Gattung und Familie. Schon der Drüsenbau ist, wenn wir z. B. von *Aegialitis* absehen, wo die Zahlenverhältnisse der die Drüse zusammensetzenden Zellen nach der Literatur möglicherweise etwas andere sind, fast überall genau der gleiche. Kleine Besonderheiten, wie stärkere oder schwächere Ausbildung der Grenzkappe, Einsenkung der Drüsen unter das Niveau der Epidermis usw., kommen dabei für uns nicht in Betracht. So kann es nicht wundernehmen, daß auch die Funktion der Drüsen sich überall da als ganz gleich erwies, wo ich Stichproben mit anderen Arten, wie mit *Statice latifolia* und *incana*, *Armeria maritima* usw., angestellt habe. Auch quantitativ, in der

Leistungsfähigkeit der Drüsen, sofern die Versuche mit nicht zu konzentrierten Salzlösungen angestellt und nicht über einige Tage hinaus ausgedehnt wurden, waren besondere Unterschiede nicht zu bemerken.

Von der Verbreitung der Familie sagt Pax in seiner Bearbeitung der Plumbaginaceen für die „Natürlichen Pflanzenfamilien“, daß sie „kontinentale Salzsteppen und Meeresküsten bevorzuge“. Sieht man etwa die „Flora Orientalis“ von Boissier daraufhin durch, so bekommt man in der Tat den Eindruck, daß so gut wie fast alle Arten mit ganz vereinzelt Ausnahmen, wie unsere einheimische *Armeria vulgaris*, ausgesprochene Halophyten sind.

Diese Tatsache in Verbindung mit unseren im vorigen Kapitel niedergelegten experimentellen Erfahrungen über die Tätigkeit der Drüsen wird wohl kaum noch einen Zweifel darüber gestatten, daß die Drüsen als Anpassungsorgane an die speziellen Lebensverhältnisse dieser Halophyten aufzufassen sind und im Dienste der Befreiung dieser Pflanzen von den notgedrungen aufgenommenen großen Salzmengen stehen. Man könnte auch noch auf den analogen Fall der Frankeniaceen hinweisen, die ganz ähnliche Hautdrüsen besitzen und eine ähnliche Verbreitung aufweisen.

Eigentümlicherweise ist aber bei den Autoren, welche die Plumbaginaceen anatomisch oder systematisch studiert haben, wie Volkens, Solereder, Pax usw., immer nur von den „Kalkdrüsen“ die Rede, und auch solche Verfasser, welche die Lebensverhältnisse der Pflanzen an Ort und Stelle studiert haben, wie Volkens, äußern sich in diesem Sinne. Freilich wird wohl auch die Abscheidung von Kalk eine Bedeutung für die Pflanze haben, und weiter unten soll davon noch des weiteren die Rede sein, aber gerade die Kochsalzentfernung wird aus den genannten Gründen doch in die erste Linie zu setzen sein. Ich habe schon oben an einer anderen Stelle kurz hervorgehoben, daß dem flüchtigen Beobachter allerdings oft in erster Linie nur die Kalkausscheidungen auffallen, und zwar wohl aus dem einfachen äußerlichen Grunde, daß der Kalk wegen seiner schwereren Löslichkeit an den Blättern viel länger haften bleibt, so daß man in der Tat z. B. gelegentlich Exemplare von *Acantholimon* zu sehen bekommt, die sehr reichlich mit Kalk bedeckt sind. Daß dieser Kalk dann nur ausgeschieden werden soll, um einen Transpirationsschutz zu gewähren, wie gelegentlich behauptet worden ist, dürfte wohl gänzlich unzutreffend sein. Doch über den Kalk später näheres.

Für uns handelt es sich zunächst darum, experimentell festzustellen, ob durch die Sekretionstätigkeit der Drüsen in der Tat eine Entsalzung möglich ist. Das ist nun nicht ganz so selbstverständlich, wie es nach dem Vorhergegangenen auf den ersten Blick scheinen könnte. Eine nähere Überlegung würde im Gegenteil zunächst folgendes lehren: Wenn die Drüsen, wie hier experimentell gezeigt wurde, eine Kochsalzlösung nahezu oder genau von derjenigen Konzentration ausscheiden, in der sie im Blatt vorhanden ist, so würde die Pflanze genötigt sein, als Ersatz für das auf diese Weise verlorene Wasserquantum ein gleiches aus dem Boden, d. h. also von eben derselben schädlichen Salzlösung aufzunehmen, und es wäre kein Vorteil ersichtlich, den dieses an einen *circulus vitiosus* erinnernde Spiel für die Pflanze haben könnte. Anders läge die Sache, wenn die Pflanzen eine konzentrierte Salzlösung oder gar festes Salz sezernierten, wie es nach der kleinen Mitteilung von Schtscherbak fast scheinen konnte. Dann wäre eine „Entsalzung“ offensichtlich.

Die Erklärung liegt nun, um das Resultat gleich vorwegzunehmen, in der außerordentlich geringen Durchlässigkeit der lebenden Wurzelzellen für das Kochsalz, welche es bedingt, daß die Salzlösung, welche aus dem Boden in die Wurzel eindringt, un-
gemein viel verdünnter ist, als sie in jenem vorhanden ist.

Dazu kommt nun weiter, daß die in der Pflanze aufsteigende und speziell die sich in den Blättern bewegende Salzlösung durch die Transpiration konzentriert wird, so daß die Konzentration der Salzlösung, welche durch die Drüsen ausgeschieden wird, um ein Vielfaches höher ist als diejenige, welche als Ersatz dafür aus dem Salzboden aufgenommen wird.

Hinzuzufügen ist ferner, als noch in die Kette dieser für die ökologisch-biologische Seite unseres Problems fundamental bedeutungsvollen Verhältnisse gehörig, daß das Blattgewebe im scharfen Gegensatz zu dem der Wurzel erstaunlich leicht für Natriumchlorid permeabel ist.

In der Tat dürfen ja im Interesse einer raschen Heraus-schaffung des Kochsalzes sich der Bewegung desselben im Blatt nach der Epidermis zu keine großen Hindernisse entgegenstellen, wie es die so geringe Permeabilität wäre, die wir sonst meistens für anorganische Salze antreffen. Ja, die ganze Tätigkeit der Drüsen wäre nicht recht verständlich in diesem Falle. Denn die ununterbrochen arbeitenden Drüsen verlangen, wenn das Salz aus

den Zellen ihrer Umgebung ganz oder zum größten Teil herausgeschafft ist, einen fortdauernden, unverzögerten Nachschub von neuen Salzmassen, der sich nur durch Diosmose von Zelle zu Zelle vollzieht, indem die Gefäße mangels direkten Anschlusses an die Drüsen ihren Inhalt fortdauernd an die lebenden Elemente weitergeben. Die anatomische Betrachtung zeigte uns ja, wie die kugelig weit hervorgewölbten Sammelzellen und die in außerordentlich großer Zahl auf sie zustrebenden und an sie angeschlossenen Chlorenchymzellen diesen raschen Verkehr begünstigen.

Würde dieser Nachschub neuer Salzlösung nicht in der Tat immer leicht vonstatten gehen, so wäre die fortdauernd hohe Konzentration der Sekrete salzreicher Blätter nicht zu verstehen. Infolge der reichlichen Verteilung der Drüsen sowohl in der oberen wie in der unteren Epidermis (man vergleiche die Zahlenangaben auf S. 423) ist der Weg, den die Salzlösung durch Diosmose in den lebenden Zellen zurückzulegen hat, allerdings nur sehr kurz, und es ist durch diese ganze Verteilung der Drüsen und die geringe Dicke der Blätter zweifellos einer ausgiebigen Absalzung schon Vorschub geleistet, die dann in der leichten Wegsamkeit der lebenden Zellen ihre wirksamste Vorbedingung findet. Diese leichte Wegsamkeit wäre zunächst experimentell darzutun.

Für Messungen der Permeabilität haben wir die schöne plasmolytische Methode, welche bekanntlich gleichzeitig von Lepeschkin¹⁾ und Tröndle²⁾ gefunden wurde und insbesondere zur Entdeckung der Abhängigkeit der Permeabilität von dem Beleuchtungszustande geführt hat. Die Methode beruht auf einer Vergleichung der theoretisch nach der Arrheniusschen Formel berechneten mit den empirisch gefundenen isotonischen Koeffizienten. Ich selber habe die Methode an Laubblättern von *Buxus* und *Tilia* trefflich bewährt und insbesondere zum Beweis der oben berührten Abhängigkeit der Permeabilität völlig ausreichend gefunden.

Ich habe indessen schon bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel der Zuckerrübe³⁾ auf gewisse Unstimmigkeiten bei Anwendung der Methode hingewiesen, die sich darin bemerkbar machten, daß die Blattzellen

1) „Über den Turgordruck in vakuolisierten Zellen“. (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXVIa, 1908, S. 198.)

2) „Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut“. (Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 1910, S. 171.)

3) Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 228 f.

dieser Pflanze, wie durch Ernährung derselben mit Zuckerarten im Dunkeln und nachfolgende Stärkereaktion nachzuweisen, insbesondere für manche Hexosen gar nicht so schwer durchlässig sein können, was namentlich auch die ausgiebigen Zuckertransporte in den Geweben zeigen; im Gegensatz dazu vermag man nach der plasmolytischen Methode kaum viel davon zu erkennen. Die für den Permeabilitätskoeffizienten gefundenen Werte liegen ganz oder fast innerhalb der Fehlergröße.

In der sich aufdrängenden und auch wohl sonst schon gelegentlich ausgesprochenen Vermutung, daß im Plasmolysezustand die Durchlässigkeit des Plasmas verändert und zwar wohl meist verringert scheint, wurde ich nun durch meine Erfahrungen mit *Statice* bestärkt, vor allem auf Grund des Vergleiches solcher plasmolytischer Messungen mit Versuchen, bei denen ich die Aufnahme von Salz durch unplasmolytierte Zellen analytisch-chemisch verfolgte.

Zunächst seien einige Versuche mitgeteilt, welche die Gegensätzlichkeit der Aufnahmefähigkeit der Blatt- und Wurzelzellen für Kochsalz erkennen lassen. Hierzu genügt die erwähnte plasmolytische Methode vollkommen. Verwendet wurden gewöhnliche Freilandpflanzen, welche ohne besondere Salzzufuhr aus Samen herangezogen worden waren. Als Vergleichsstoff benutzte ich Rohrzucker, für den unter allen geprüften Stoffen die geringste Durchlässigkeit auch bei unserem Objekt besteht. Da ich als Plasmolyse-dauer entsprechend meinen früheren Erfahrungen¹⁾ eine Stunde wählte, so waren Fehler infolge Rohrzuckeraufnahme nicht zu erwarten; eine solche trat vielmehr erst nach 10—20 Stunden ganz gelegentlich hervor. Da es mir nicht darauf ankam, den Einfluß der Beleuchtung zu studieren, sondern vielmehr einen zuverlässigen Durchschnittswert des Permeabilitätsfaktors zu ermitteln, so habe ich meine Messungen regelmäßig innerhalb von Perioden zerstreuten Lichtes ungefähr in den Mittagsstunden angestellt.

Die hierbei verwendeten Lösungen waren, wie in allen meinen früheren einschlägigen Arbeiten durch Auflösen der betreffenden Zucker- oder Salzmengen in 1000 ccm Wasser hergestellt. Nur mehrere zwischen den so hergestellten Lösungen liegende Konzentrationen wurden aus jenen, der Einfachheit halber, volumetrisch

1) Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 228 f.

gewonnen. Dies sei bemerkt, weil Renner¹⁾ eine hierauf bezügliche Mitteilung von mir mißverstanden zu haben scheint, wenn er angibt, meine Lösungen „enthielten“ jedesmal die betreffenden Mengen in 1000 ccm Wasser.

Betrachten wir nun zunächst die Wurzeln. Zur Feststellung der Grenzkonzentration eignen sich intakte Wurzelhaare, gewisse Zellen der Wurzelhaube und der Wurzelepidermis, namentlich solche, in denen der Zellsaft rot gefärbt ist, wie es häufig vorkommt. Übereinstimmend wurde hier, wie übrigens auch in Wurzeln aus gewöhnlichen Wasserkulturen, der Grenzwert 0,65 GM Rohrzucker pro Liter gefunden (Temp. 20,6° C), worin eben eine sanfte Abhebung der Protoplasten in der Mehrzahl der Zellen erfolgte. Der Grenzwert für NaCl entspricht genau dem hieraus theoretisch berechneten isotonischen Wert von 0,43 g/mol. Irgend eine Durchlässigkeit ist plasmolytisch überhaupt nicht feststellbar. Dasselbe gilt übrigens auch für KCl, KNO₃, K₂SO₄, Na₂SO₄, MgSO₄ und Ca(NO₃)₂. Im Gewebe der Hauptwurzel und in den inneren Zellen des Rhizoms liegt die Sache ebenso. Nebenbei gaben auch die Wurzeln von jungen Haferpflanzen dasselbe Resultat.

Ganz anders stellen sich die Verhältnisse nun in den Blättern. Zur Messung wurden sowohl Epidermiszellen, wie Zellen des Chlorenchyms herangezogen. Am bequemsten sind wieder die Epidermiszellen zu verwenden, weil auch in ihnen häufig rote Zellsäfte auftreten. Die elastische Dehnung der Membran betrug durchschnittlich nur 2 %, so daß sich aus ihr für die einzelne Zelle kein meßbarer Fehler ergab.

Es ist nun zunächst sehr bemerkenswert, daß der plasmolytische Grenzwert in den Blättern außerordentlich viel höher lag als in den Wurzeln. In den Versuchspflanzen, die, wie erwähnt, gar keine Salze zugeführt erhielten, sondern in gewöhnlichem Gartenland oder in gewöhnlichen Wasserkulturen herangewachsen waren, betrug er nicht weniger als 1,35 GM²⁾, mitunter sogar 1,42 GM., d. h., es ergab sich ein osmotischer Überwert von über dem Doppelten

1) „Über die Berechnung des osmotischen Druckes“. (Biolog. Zentralbl., XXXII, 1912, S. 486.)

2) Das entspricht etwa einem Druck von 36 Atmosphären, der als außerordentlich hoch für eine salzarme Pflanze bezeichnet werden muß. Bei salzreichen Pflanzen von *Statice globularioides* fand Cavara („Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali“ (Contr. Biolog. veg., IV, 1895, 41) auf kryoskopischem Wege nur 30 Atm., was er mit Recht schon als sehr hoch bezeichnet.

gegen die Wurzel, genauer von 0,70 GM. Dieser überaus hohe Überwert ist in Anbetracht der Tatsache, daß man besonders in höheren Bäumen öfter nach hohen osmotischen Saugkräften der Krone gefahndet hat, und zwar meistens ohne sehr imponierende Zahlen zu finden, recht bemerkenswert, weil es sich hier um eine ganz niedrige, mit ihren rosettigen Blättern dem Erdboden eng angeschmiegte Pflanze handelt. Das ist geeignet, recht nachdenklich gegenüber dem erwähnten Bestreben und den dabei vorausgesetzten oder vermuteten Zusammenhängen zu stimmen. Andererseits darf der hohe Turgordruck in den Blättern in Anbetracht des soviel niedrigeren in der Wurzel auch nicht mit der halophilen Lebensweise der Pflanze im Sinne Fittings (a. a. O.) in Beziehung gebracht werden.

Im Chlorenchym ist der Druck derselbe oder gelegentlich auch ein wenig niedriger. Meine Messungen schwanken zwischen den Werten 1,25 und 1,40 g/mol, je nach dem Material. Einzelne Zellen zeichnen sich dabei öfter durch niedrigere Drucke aus.

Ich komme auf den hohen osmotischen Überwert der Blattzellen gegen die Wurzel später noch einmal zurück, hier interessieren uns zunächst die Permeabilitätsverhältnisse. Die bei verschiedenen Messungen mit verschiedenen alten Blättern und von verschiedenen Standorten, zudem zu verschiedenen Zeiten festgestellten Permeabilitätsfaktoren schwankten bei der Veränderlichkeit dieser Größe begreiflicherweise etwas, betragen im Durchschnitt aber etwa $\mu = 1,42 - 1,95$. Nach mehrstündiger direkter Sonnenbeleuchtung stieg der Wert bis auf $\mu = 2,18$.

Es läßt sich somit schon auf Grund dieser Methode ein scharfer Unterschied gegenüber der Wurzel feststellen. An sich sind die für die Blätter erhaltenen Werte, die übrigens in der Epidermis nicht unerheblich kleiner waren ($\mu = 1,35 - 1,66$), nicht besonders groß zu nennen, wenigstens gibt Tröndle ähnliche Zahlen für seine Objekte an, die allerdings, weil der genannte Autor mit Normallösungen arbeitete, eine nicht unerhebliche Korrektur zu erfahren hätten.

Da, wie ich oben erwähnte, der wahre Wert der Durchlässigkeit für NaCl durch die plasmolytisch gemessenen Permeabilitätsfaktoren jedenfalls nicht angezeigt wird, und andererseits andere exakte Angaben darüber nicht gemacht werden können, möchte ich zur Veranschaulichung der Aufnahmefähigkeit der Blätter einige Zahlen anführen. Sie beziehen sich auf solche Blattstückchen, wie sie für die Drüsenuntersuchungen benutzt wurden.

Bei Beurteilung der Zahlen ist nun der außerordentlich wichtige Punkt zu berücksichtigen, daß, wie an späterer Stelle nachgewiesen werden wird, die Drüsen, auch wenn sie in eine NaCl-Lösung untergetaucht sind, doch fortfahren, das Salz energisch auszuscheiden. Wenn wir also in gewohnter Weise auch beim Studium der NaCl-Aufnahme die Blattstückchen mit ihrer Oberseite auf den Lösungen schwimmen lassen (taucht man sie unter oder läßt man sie mit der Unterseite auf der Lösung schwimmen, so tritt häufig Infiltration der Interzellularen ein, vgl. darüber weiter unten), so finden gleichzeitig zwei durchaus entgegengesetzte Prozesse statt: Abgabe von Salz durch die Drüsen, und Aufnahme desselben, vorwiegend durch die offenen Schnittränder.

Wir sehen also, daß eigentümlicherweise gerade bei unserem Objekt auch diese Methode eigentlich gänzlich versagt, weil wir im chemischen Resultat nur die Differenz der beiden antagonistischen Vorgänge messen. Es läßt sich also auf keine Weise auch nur annähernd genau bestimmen, wie groß die Aufnahmefähigkeit für unser Salz ist; aber soviel steht fest, daß unter diesen Umständen die nachstehenden Angaben über die tatsächlich beobachtete Aufnahme noch außerordentlich hinter der wirklichen Aufnahmefähigkeit zurückbleiben müssen. Dies ist auch noch darum der Fall, weil die Zellen meist noch erheblich Wasser aufnehmen¹⁾. Der Quotient Frischgewicht : Trockengewicht, der durchschnittlich etwa 3,20 beträgt, steigt schon in 1—2 Tagen je nach der Konzentration der Außenlösung um einige Zehntel. Um so bemerkenswerter ist die Höhe der erhaltenen Zahlen.

Anfängliche Konzentration des Gewebssaftes an NaCl	NaCl-Gehalt auf Trockensubstanz bezogen	Außenlösung NaCl	Erreichte Innenkonzentration NaCl	Dieselbe auf Trockensubstanz berechnet	Tage des Verweilens auf der Lösung
0,46 ‰	1,17 ‰	3 ‰	0,98 ‰	2,49 ‰	1
0,22 "	0,51 "	3 "	1,19 "	3,90 "	1½
0,22 "	0,51 "	3 "	2,12 "	5,88 "	3½
0,22 "	0,51 "	3 "	1,39 "	3,72 "	2
0,15 "	0,34 "	3 "	2,17 "	4,75 "	3
0,21 "	0,44 "	4 "	3,53 "	9,42 "	5½
0,25 "	0,58 "	3 "	1,99 "	5,56 "	2
0,25 "	0,58 "	3 "	2,09 "	5,76 "	2¼

1) Aus dieser Erscheinung geht umgekehrt hervor, daß Sekretion auch bei submaximaler Turgeszenz möglich ist.

In dieser Tabelle sind absichtlich nur Versuche mit Blättern mitgeteilt, welche im Spätherbst und Winter erwachsen waren und sich demgemäß (vgl. S. 435) durch geringere Sekretionskraft auszeichnen, so daß die Herabdrückung der Endkonzentration durch die Sekretion nicht ganz in dem Maße wie sonst ins Gewicht fällt. Ferner fällt auf, daß nur Versuche mit 3- und mehrprozentigen Lösungen erwähnt sind, weil in schwächeren die Sekretion natürlich eine relativ größere Rolle spielt. Stets waren die Blattstücke, entsprechend ihrer hohen Widerstandsfähigkeit gegen die Giftwirkung des NaCl (vgl. S. 470), völlig gesund geblieben, wie u. a. die weitere Sekretionsfähigkeit zeigte.

Wir wollen nun andererseits einige Versuche betrachten, welche die entgegengesetzte Tätigkeit der Blätter, die Entsalzung vermittelt der Drüsen, hervortreten lassen. Ich habe hierbei wieder keine solchen Versuche aufgeführt, bei welchen salzhaltige Blattstücke in gewöhnliches Wasser oder hypotonische Außenlösungen gebracht werden, da hierbei die einfache Exosmose eine unkontrollierbare Rolle spielen würde, sondern die Versuche ebenso wie die Aufnahmeversuche durchgeführt, so daß also diesmal das Resultat wieder durch den gleichzeitig vor sich gehenden Import in die Zellen erheblich herabgedrückt wird. Aber gerade deshalb dürfen auch sie als um so schlagender bezeichnet werden. Natürlich dürfen hier Außen- und anfängliche Innenkonzentration des NaCl nicht zu verschieden sein. Die Bezeichnung „schwimmend“ bedeutet, daß die Blattstücke mit ihrer Oberseite mit der NaCl-Lösung in Berührung waren.

Ver- such Nr.	Konzentra- tion der Außen- lösung	Anfäng- liche Innenkon- zentration	Gehalt auf Trocken- substanz bezogen	Lage der Objekte in der Lösung	Ver- suchs- dauer	Schließ- liche Innenkon- zentration	Dieselbe auf Trocken- substanz bezogen
1	1,85 ‰	1,76 ‰	4,85 ‰	schwimmend	8 Std.	1,72 ‰	4,85 ‰
2	1,00 ‰	1,18 ‰	2,95 ‰	„	15 ‰	0,55 ‰	1,25 ‰
	1,25 ‰	1,18 ‰	2,95 ‰	„	15 ‰	0,87 ‰	2,25 ‰
3	0,60 ‰	0,57 ‰	1,53 ‰	„	24 ‰	0,34 ‰	0,95 ‰
	0,60 ‰	0,34 ‰	0,95 ‰	„	48 ‰	0,35 ‰	0,98 ‰
4	1,52 ‰	1,52 ‰	3,12 ‰	unter- getaucht	21 ‰	0,75 ‰	1,81 ‰
	1,52 ‰	1,52 ‰	3,12 ‰	schwimmend	21 ‰	1,01 ‰	2,51 ‰
5	2,00 ‰	1,95 ‰	5,04 ‰	unter- getaucht	24 ‰	1,69 ‰	4,45 ‰

Diese Zahlen lehren also, daß trotz hoher Permeabilität des Blattgewebes für Kochsalz eine Entsalzung oder besser „Absalzung“ eintritt, indem die Drüsen durch die lebendige Kraft der Sekretausstoßung sogar in die, wenn auch nur schwach, hyper-tonische Außenlösung Salz abgeben, d. h. also bei nicht zu hoher Konzentrationsdifferenz von Innen- und Außenlösung tritt die Absalzung selbst dann gegen die Salzaufnahme in den Vordergrund, wenn für eine solche Gelegenheit vorhanden ist. Daß die Absalzung keine scheinbare, nur durch die erwähnte weitere Wasseraufnahme der lebenden Objekte vorgetauschte ist, lehren die beigefügten Zahlen über den auf die Trockensubstanz bezogenen Salzgehalt. Sie zeigen, daß die in der Tat stattfindende Wasseraufnahme nicht die Ursache des schließlich verminderten Salzgehaltes ist.

So bietet sich uns denn in der Tat das Bild der Drüsen-tätigkeit dar, welches auf S. 457 f. entworfen wurde. Unter natürlichen Verhältnissen werden also die Drüsen infolge der sehr geringen Permeabilität der Wurzeln um so wirksamer einer Anhäufung von Salz im Blatt entgegenarbeiten können. In der Tat zeigt denn auch eine vergleichende Untersuchung von Blatt und Wurzel, trotz dauernder Konzentrierung durch Verdunstung in jenem, keine sehr erheblichen Unterschiede im Salzgehalt. Die Ergebnisse derartiger Untersuchungen seien im folgenden in aller Kürze wiederum tabellarisch wiedergegeben:

Pflanze	NaCl-Gehalt im Gewebssaft des Blattes	Derselbe, berechnet auf die Trocken- substanz	NaCl-Gehalt im Gewebssaft der Wurzel	Derselbe, bezogen auf die Trocken- substanz
1. Gewöhnliche Freiland- pflanze	0,34 ‰	0,69 ‰	0,23 ‰	0,42 ‰
2. Desgl.	0,21 ‰	0,44 ‰	0,19 ‰	0,39 ‰
3. Desgl.	0,43 ‰	1,19 ‰	0,38 ‰	0,98 ‰
4. Freilandpflanze, später 3 Monate in Crone- scher Nährlösung + 5 ‰ NaCl	3,25 ‰	5,48 ‰	2,93 ‰	6,12 ‰
5. Topfpflanze, im Zimmer seit $\frac{1}{3}$ Jahr mit NaCl- Lösung begossen . .	1,52 ‰	3,12 ‰	1,27 ‰	2,65 ‰
6. Desgl., seit 3 Monaten ähnlich behandelt wie 5	1,20 ‰	2,52 ‰	1,12 ‰	2,30 ‰
7. Freilandpflanze, mit Salzlösung begossen .	2,15 ‰	4,34 ‰	2,21 ‰	4,72 ‰
8. Desgl.	1,87 ‰	3,80 ‰	1,91 ‰	3,96 ‰
9. Desgl.	1,77 ‰	3,55 ‰	1,70 ‰	3,28 ‰

An diesen Zahlen fällt zunächst der relativ geringe NaCl-Gehalt bei Nr. 4–6 trotz starker Salzzufuhr auf. Die Ursache war lebhaftere Sekretion. Hierfür an einer späteren Stelle weitere Belege. Sodann aber ist überall der Unterschied im Salzgehalt von Blatt und Wurzel recht gering zu nennen, wenn man bedenkt, daß bei den im Zimmer gezogenen Winterpflanzen keine ausgiebige Sekretion stattfinden konnte. An den Freilandpflanzen Nr. 7–9 ist denn der Unterschied auch noch geringer, bei 7 und 8 ist sogar der Gehalt in den Blättern etwas geringer als in der Wurzel.

Immerhin ist an diesen Zahlen zu bemängeln, daß sie kein recht anschauliches Bild der Drüsentätigkeit und ihres Nutzens für die Pflanzen geben. Das rührt daher, daß man die Drüsentätigkeit nicht willkürlich völlig ausschließen kann. Immerhin kann ich in dieser Beziehung wenigstens einige Versuche anführen, welche Pflanzen in Wasserkultur betreffen. Unter diesen zahlreichen Pflanzen waren nämlich einige, die durch sehr mangelhafte Sekretion auffielen, und zwar solche, deren Blätter meist zwar, wie die ganzen Pflanzen völlig gesund, z. T. aber unter der Zimmertrockenheit des Spätherbstes offenbar litten, wie ihr teilweise baldiges Vertrocknen zeigte. Bei den in der folgenden Tabelle unter 1–3 erwähnten Pflanzen waren die Blätter dicht mit dem von den Drüsen ausgeschiedenen Salz bedeckt, das verschiedentlich mit Wasser abgewaschen wurde, aber immer wieder reichlich erschien, während bei 4 und 5 nur sehr wenig Salz auf der Blattoberfläche zu bemerken war. Leider gestatten die Pflanzen zwar keinen unmittelbaren strengen Vergleich, ich habe deshalb auch davon abgesehen, die transpirierenden Oberflächen genauer zu berechnen; da sie bei 1–3 annähernd gleich, bei 4 und 5 aber ziemlich viel kleiner waren, so dürfen die Versuche als um so beweiskräftiger für das Gesagte bezeichnet werden.

Versuch Nr.	Die Nährlösung enthält % NaCl	NaCl-Gehalt im Blattsaft	NaCl-Gehalt im Wurzelsaft	Also Unterschied der Blatt- und Wurzel- Konzentration
1	3,0 %	1,37 %	1,29 %	0,08 %
2	3,0 "	1,56 "	1,39 "	0,17 "
3	5,0 "	2,88 "	2,74 "	0,14 "
4	3,5 "	3,09 "	1,80 "	1,29 "
5	4,0 "	3,48 "	2,01 "	1,47 "

Sodann mag das Gesagte auch noch durch das Verhalten zweier anderer Halophyten erläutert werden, die sich von dem aufgenommenen Salz nicht zu befreien vermögen. Es handelte sich um Pflanzen von *Spergularia salina* und von *Lathyrus maritimus*, die ich aus Samen in Töpfen erzog und ganz gleich den unter Nr. 5 und 6 der Tabelle auf S. 464 erwähnten, stark sezernierenden *Statice*-Exemplaren im Zimmer mit NaCl-Lösung begossen hatte. Die Pflanzen blieben ziemlich klein, waren aber sonst typisch und gesund.

Pflanze	Dauer der Behandlung mit NaCl	Schließlicher NaCl-Gehalt im Blattsaft
<i>Statice</i>	6 Monate	1,52 %
"	3 "	1,20 "
<i>Lathyrus</i>	6 "	2,89 "
"	6 "	3,07 "
<i>Spergularia</i> . .	3 "	3,18 "
"	3 "	3,28 "

Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß ein solcher Vergleich zwischen spezifisch ganz verschiedenen Pflanzen, die ganz andere Transpirationsverhältnisse, anderen Wuchs, andere Durchlässigkeit ihrer Zellen besitzen, nur einen äußerst bedingten Wert beanspruchen kann. Auch werden trotz angestrebter Gleichmäßigkeit der NaCl-Zufuhr größere Unterschiede in den Salzkonzentrationen der einzelnen Töpfe keineswegs ausgeschlossen. Ein direkter Schluß, daß der geringere schließliche NaCl-Gehalt in den Blättern der *Statice*-Pflanzen der Drüsentätigkeit zu danken ist, kann jedenfalls nicht gezogen werden, immerhin ist das Resultat in dieser Hinsicht wohl bemerkenswert. Sehr wünschenswert scheint mir, bei einer größeren Zahl verschiedener Halophyten den NaCl-Gehalt der Wurzeln mit dem der Blätter zu vergleichen, um zu sehen, ob die Transpiration bei mangelnder Abscheidungsfähigkeit zu einer erheblichen Salzanhäufung in diesen führt. Ich habe über diesen wichtigen Punkt in der Literatur keine Angaben finden können.

Daran, daß die Drüsen die Fähigkeit haben, der Absalzung der Blätter in hohem Maße zu dienen, kann nach unseren Resultaten über das Verhältnis von Saft- und Sekretkonzentration, ferner nach den tatsächlich von mir experimentell festgestellten,

innerhalb kurzer Zeit erfolgenden Absalzungen und vor allem auch angesichts des scharfen Gegensatzes in der Salzdurchlässigkeit der Blätter einer- und der Wurzeln andererseits wohl kein Zweifel mehr bestehen.

Diesen Nutzen nun streng quantitativ zu verfolgen, stößt, wie wir oben sahen, auf außerordentliche Schwierigkeiten, immerhin geben unsere oben mitgeteilten Vergleiche zwischen schlecht und gut sezernierenden Individuen und zwischen letzteren und anderen nicht sezernierenden Halophyten einige, wenn auch dürftige Anhaltspunkte.

Wie sich die Funktion der Drüsen unter natürlichen Verhältnissen gestaltet, ob sie der Pflanze großen oder geringen Nutzen gewährt, wird in erster Linie davon abhängen, ob die Bedingungen für eine ausgiebige Betätigung der Drüsen geboten sind. Diese aber bestehen in erster Linie und fast ausschließlich in einer genügenden Wasserversorgung und Turgeszenz der Blätter, wie sich nicht nur überall in meinen Kulturen, sondern eindeutig auch bei meinen Versuchen mit Blattmaterial zeigte, welches aus verschiedenen konzentrierten Lösungen Wasser schöpfte.

Wie eingangs erwähnt, zweifelt Fitting an dem Nutzen der Drüsen für die Absalzung, wenigstens bei den von ihm an Ort und Stelle untersuchten und beobachteten Wüstenbewohnern unter den Plumbaginaceen. Indem ich gleichzeitig auch auf meine Ausführungen in dem Abschnitt III D hinweise, möchte ich dazu hier noch folgendes bemerken: Für die große Mehrzahl der Arten, soviel ist von vornherein klar, können solche extremen Fälle nicht maßgebend sein. Sind doch verhältnismäßig nur ganz wenige Arten Bewohner der Wüste.

Bezüglich dieser darf man nun wohl sagen, daß die Drüsen hier, wenn sie nicht durch Salzausstoßung nützen, nicht nur unverständlich erscheinen würden, sondern wegen der Abgabe des unter diesen Verhältnissen so kostbaren Wassers, dessen Speicherung sie mindestens verhindern, geradezu als schädlich bezeichnet werden müßten. Immerhin wäre das eine a priori nicht unmögliche Sachlage; denn es ist natürlich zuzugeben, daß bei diesen extremen Xerophyten der Nutzen der Drüsen durch das Klima, dem sie sich angepaßt haben, sekundär mehr oder weniger in Frage gestellt oder in das Gegenteil verwandelt wäre.

Sehr bemerkenswert scheint mir nun aber, daß Fitting erwähnt, er habe morgens öfter die Blätter solcher Wüstenformen

mit einer „Salzlauge“ bedeckt gefunden, die er lediglich durch eine osmotische Nachsaugung von Wasser seitens einer schon vorhandenen Salzkruste aus dem Blatt erklären möchte. Ich habe nun im Zimmer Pflanzen mit dichten Salzüberzügen lange dauernd beobachtet, aber selbst an Wasserkulturpflanzen mit ihrem Übermaß von stets zur Nachsaugung zu Gebote stehendem Wasser diese Krusten stets trocken gefunden. Offenbar findet infolge der Langsamkeit der Sekretion schon bei der durchschnittlichen Lufttrockenheit unseres Klimas die Verdunstung der Sekretflüssigkeit gleich innerhalb des Porenkanals statt, wie die meist äußerst feinfädige Form der Salzüberzüge (NaCl, KCl) auch bei den Wasserkulturpflanzen deutlich zeigt. Und wäre die Kutikula genügend wasserdurchlässig, so müßte schon durch bloße Verdunstung des Imbibitionswassers der Membranen Salz reichlichst nach außen gelangen, so wie es Nobbe und Siegert¹⁾ bei Salzkulturen mit Buchweizen beobachteten. Wo man also flüssige Sekrete beobachtet, wie an genügend feuchten Tagen oder frühmorgens, besonders an der Blattunterseite oder an dem ebenfalls gegen Eintrocknung geschützteren Grunde der Oberseite (d. h. im Mittelpunkt der Blattrosette), da handelt es sich um primäre, noch nicht verdunstete Sekretflüssigkeit, nicht aber um osmotisch nachgesaugtes Blattwasser.

Und so werden denn wohl auch die erwähnten „Salzlaugen“ der Wüstenarten jedesmaligen nächtlichen Sekretionen, die nach unseren Erfahrungen im Turgeszenzzustande sogleich erfolgen, ihre Entstehung verdanken. Es wäre ja auch noch ein Zerfließen der Salzkruste durch Ansaugung atmosphärischen Wasserdampfes bei sehr feuchter Luft denkbar, und es würde sich dann um die Frage handeln, ob die Wüstenpflanzen unter diesen Umständen turgeszent genug waren, um sezernieren zu können. Das ließe sich leicht durch vorheriges Entfernen des Salzüberzuges an markierten Blättern exakt entscheiden, die dann, bei fehlender Sekretion, trocken bleiben müßten. Bevor solches geschehen und nachgewiesen ist, scheint es mir nicht notwendig, die Erscheinung bei den fraglichen Pflanzen anders als bei den übrigen zu „deuten“.

Daß in der Tat aber einzelne Glieder der Familie sich besonderen, von denjenigen der Artenmehrzahl abweichenden Lebensbedingungen angepaßt haben und daß damit dann sekundär auch

1) Landwirtschaftl. Versuchsstationen, VI, 1864, S. 37.

die Bedeutung der Drüsentätigkeit möglicherweise eine Verschiebung erfahren haben kann, scheint mir nun das Beispiel unserer einheimischen *Armeria vulgaris* zu lehren, das wir kurz betrachten wollen. Zu diesem Zwecke erst einige Worte über die andern in Betracht kommenden Salze.

b) *Armeria vulgaris* und die Kalkfrage.

Ich hatte schon weiter oben hervorgehoben, daß auch eine große Reihe anderer Salze von den Drüsen ausgeschieden wird, und zwar — sofern sie nur in größerer Menge dargeboten werden — anscheinend nicht in geringerem Maße wie NaCl. Zu diesen Salzen gehören nun so wichtige Nährstoffe, wie Sulfate, Phosphate, Nitrate, Mg-, K- und Ca-Salze. Die Drüsen arbeiten also sozusagen „wahllos“; aber bei der ökologischen Beurteilung dieser zunächst befremdenden Tatsache ist zu bedenken, daß alle diese Salze ja gerade wegen des mangelnden Anschlusses der Drüsen an das Gefäßbündelsystem des Blattes zuvor reichlich die lebenden Zellen durchströmt haben, so daß diese genügende Gelegenheit hatten, aus der sie durchströmenden Lösung zu schöpfen und die für ihren Bedarf nötigen Mengen festzuhalten. Auch von einer besonderen Verschwendung an Salzen und Ausplünderung des Bodens wird man nicht sprechen dürfen, da ja die auf die Blattoberfläche ausgeschiedenen Salze durch den Regen wieder in den Wurzelbereich der Pflanze gelangen können.

Wenn wir nun im Zusammenhange mit der Drüsentätigkeit die edaphische Verbreitung unserer einheimischen *Armeria vulgaris* betrachten, so stoßen wir hier in der Tat auf ganz andere Verhältnisse als bei wohl fast allen anderen Arten der Familie. Denn wenn auch diese ausgesprochen halophilen Pflanzen gelegentlich einmal an Standorten vorkommen mögen, die nicht durch besonderen Kochsalzgehalt ausgezeichnet sind, so ist für *Armeria vulgaris* ein solches Vorkommen typisch, ja sie scheint sogar besonders salzarme Standorte zu bevorzugen, so z. B. sandige Heide-, magere Porphyrböden usw.

Dieses Vorkommen war mir zunächst nach Versuchen mit den Drüsen dieser Pflanze, welche sich zu ausgiebiger Kochsalzsekretion befähigt erwiesen, ziemlich unverständlich, bis ich bei etwas länger dauernden Salzversuchen auf eine gewisse Empfindlichkeit der Blätter gegen Kochsalz aufmerksam wurde.

Diese Empfindlichkeit trat dann in vergleichenden toxikologischen Versuchen stark hervor, von denen ich nur den folgenden hier anführen will: Am 17. August wurden je einige, 1 qcm große Blattstücke von *Laburnum vulgare*, *Armeria vulgaris*, *A. maritima*, *Statice latifolia* und *St. Gmelini* auf 1proz. NaCl-Lösungen gelegt. Das erste Absterben der Stücke von *Laburnum* und *Armeria vulgaris* machte sich in diesem Falle schon am 25. August bemerkbar, alle übrigen Stücke waren völlig gesund. Am 6. September beginnt dann das Absterben der Stücke von *A. maritima*, am 21. September leben nur noch die Stücke von *Statice Gmelini*. Der Versuch, bei dem die Lösungen in angemessenen Zwischenräumen erneuert worden waren, mußte darauf aus äußeren Gründen abgebrochen werden.

Ähnlich verliefen auch andere Versuche, bei denen stets die viel größere Empfindlichkeit der *A. vulgaris* und der anderen Nicht-Halophyten gegenüber den typischen Plumbaginaceen hervortrat.

Armeria maritima wird von vielen Floristen und Systematikern nicht als eigene Art, sondern nur als Varietät oder sogar nur als Standortsform von *A. vulgaris* betrachtet. Wenn auch letzteres wohl zu weit geht, so dürften beide doch jedenfalls eng zusammengehören. Doch dürfte es phylogenetisch richtiger sein, dann *A. vulgaris* als Varietät (die mit der Gewöhnung an andere Standorte die Widerstandsfähigkeit gegen die Giftwirkung des NaCl eingeübt hat) zu *A. maritima*, nicht umgekehrt, zu stellen, was in Anbetracht ihrer Sekretionsfähigkeiten, der Halophilie der anderen Formen der Familie und dem sonstigen oben Gesagten wohl keiner besonderen Erörterung mehr bedarf.

Erscheint somit die Verbreitung der *A. vulgaris* trotz ihrer Salzausscheidungsfähigkeit durch ihre Empfindlichkeit gegen die Giftwirkung des Kochsalzes erklärlich, so entsteht doch noch die Frage, ob und welchen Nutzen die Pflanze unter diesen Verhältnissen aus dem Besitz ihrer Drüsen ziehen kann. So wird man denn hier, da weder andere Salze noch ein besonderer Wasserüberfluß in Frage kommen, auf einen möglichen Zusammenhang mit der Kalkabsonderung geführt. Obwohl die häufigeren Standorte unserer Art von einem besonderen Kalkreichtum nichts vertragen, macht sich doch Kalk, der ja tatsächlich überall vorhanden ist, gerade in den Sekretionen hier und auch sonst bei Plumbaginaceen recht bemerkbar. Das hat ja, wie oben schon erwähnt wurde, die meisten Autoren dazu geführt, kurzweg von „Kalkdrüsen“ zu sprechen.

Daß Kalksalze zweifellos und wohl kaum viel schwerer als andere Salze ausgeschieden werden, habe ich durch Versuche mit CaCl_2 nachweisen können, im Gegensatz zu einer kurzen gegenteiligen Angabe von Schtscherbak. Kalk fehlt auch nach meinen Erfahrungen bei keiner der untersuchten Arten im Sekret¹⁾, selbst wenn man andere Salze dargeboten hat.

Eine „Erklärung“ vom ökologischen Standpunkt aus für die Kalkabgabe geben zu wollen, ist eine mißliche Sache. Trotzdem möchte ich die Aufmerksamkeit auf einen möglichen Zusammenhang mit einer Eigentümlichkeit der Plumbaginaceen, wenigstens der von mir daraufhin genauer untersuchten, lenken; das ist das meist gänzliche Fehlen von oxalsaurem Kalk in den Geweben.

Solereder, den ich daraufhin ansah, spricht nur von einem „nicht häufigen“ Vorkommen von oxalsaurem Kalk, der dann in Form von Drusen und Einzelkristallen vorhanden sei. Maury beschreibt und bildet im vergleichend-anatomischen Teil seiner Arbeit einige Calciumoxalatkristalle im Mark eines alten Sprosses von *Plumbago aphylla* und von *Vogelia* ab. Ich habe Blätter und Mark verschiedener *Statice*- und *Armeria*-Arten vergebens untersucht.

Recht bemerkenswert scheint mir nun, daß Oxalsäure auf chemischem Wege nichtsdestoweniger überall, auch in den Blättern nachweisbar ist. Das Material, mindestens 25—50 g, wurde zu diesem Zwecke mit verdünnter Salzsäure gekocht, darauf wurde filtriert, mit Ammoniak neutralisiert und mit einem großen Überschuß von Soda anhaltend gekocht. Bei der folgenden Filtration blieb somit der Kalk als Karbonat auf dem Filter. Das Filtrat wurde nach Ansäuern mit Essigsäure kochend mit Calciumacetat versetzt, weiter erhitzt und (wegen des besseren Durchlaufens heiß) filtriert. Das Filter wurde verascht, der Rückstand mit Essigsäure aufgenommen, filtriert und das Filtrat mit Ammonoxalat gefällt. So waren meist mehrere Milligramm Oxalsäure nachweisbar; bei *Statice Gmelini* waren allerdings öfters nur Spuren aufzufinden.

Eine merkliche Vermehrung der normalen Oxalsäurebildung oder die Abscheidung von Kalkoxalat künstlich hervorzurufen, indem ich den Pflanzen (es handelte sich hier um *St. Gmelini*) als alleinige Stickstoffquelle in über $\frac{1}{2}$ Jahr dauernden Wasserkulturen

1) Nach einigen Analysen kann der Gehalt an CaO unter natürlichen Verhältnissen bei *Armeria vulgaris* bis 88% der Asche des festen Sekretrückstandes betragen.

Calciumnitrat darbot, ist mir nicht gelungen. Benecke¹⁾ konnte bekanntlich durch Darbietung von Calciumnitrat oder Ammonsalzen die Bildung von Calciumoxalat befördern oder verringern. Im ersten Falle wurden durch den Stickstoffwechsel Base frei, die dann durch Oxalsäure abgesättigt wurde.

Ich bin geneigt, nach diesem Sachverhalt anzunehmen, daß den Drüsen hier die Beseitigung der überschüssigen Basen zufällt, so daß eine Bindung an die gleichwohl vorhandene Oxalsäure unterbleiben kann. Da ich auch im Sekret keine an andere Basen gebundene Oxalsäure nachweisen konnte, dürfte diese im Stoffwechsel hier eine andere Rolle spielen.

Daß Kalk dagegen stets im Sekret auftritt, und zwar offenbar als saures Karbonat (beim Eindampfen findet man regelmäßiges CaCO_3) wurde bereits erwähnt.

C. Versuche mit Wasserkulturen.

Fast alle für meine Versuche und Beobachtungen verwendeten Pflanzen waren Ende April ausgesät worden und entwickelten sich zu kräftigen normalen Pflanzen. Ein Teil derselben wurde nach dem Pikieren ins Freiland versetzt, wo sie besonders üppig gediehen, ein anderer wurde in Töpfe verpflanzt, die später mit verschiedenen Salzen behandelt wurden. Die Pflanzen erwiesen sich in bezug auf die Beschaffenheit ihres Standortes als sehr anspruchslos, nicht nur insofern als sie, wie auch andere Halophyten, keinen Salzboden zu ihrem Gedeihen verlangten, sondern sie waren auch hinsichtlich der übrigen chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens nicht wählerisch. In gut gedüngter Gartenerde gediehen sie geradezu üppig.

Infolge dieser Anspruchslosigkeit war es auch leicht, sie in Wasserkulturen zu erziehen. So wurden denn zu verschiedenen Zeiten teils ganz junge, teils ältere und lebhaft wachsende Exemplare in v. d. Cronesche Nährlösung übertragen, die sich für das Wurzelwachstum infolge ihrer neutralen Reaktion als besonders geeignet erwies. Statt des vorgeschriebenen Ferrophosphates verwendete ich übrigens mit bestem Erfolge Ferriphosphat. Einige schon erwähnte Pflanzen erhielten, um womöglich Oxalatbildung zu erzielen, auch folgende etwas abweichende Nährlösung, die sich auch als sehr günstig zeigte:

1) „Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen“. (Botan. Ztg., LXI, 1903, S. 79.)

Aq. dest.	1000	g
Ca(NO ₃) ₂ + aq.	1,5	„
KCl	1,0	„
MgSO ₄ + aq.	0,5	„
Ca ₃ (PO ₄) ₂	0,25	„
FePO ₄ + aq.	0,25	„
CaSO ₄ + aq.	0,5	„

Die zylindrischen Kulturgefäße faßten 1800 ccm Wasser, die Nährlösung wurde in angemessenen Zwischenräumen, meist etwa nach je 3 Wochen erneuert. Zu den Nährlösungen wurden dann nach Bedarf noch größere Zusätze bestimmter Salze gegeben.

Bei der Entwicklung der Pflanzen trat an jungen Blättern sehr auffällig reichliche Schleimbildung hervor, welche der Tätigkeit besonderer Schleimdrüsen zu danken ist, die am Blattgrunde sich oberseits in größerer Zahl vorfinden und auf deren Bau und Natur hier nicht weiter eingegangen werden soll. Die Schleimbildung ist an kräftig wachsenden

Exemplaren so reichlich, daß die durch die mehr oder weniger stengelumfassenden Blattbasen gebildeten Trichter mit dem fadenziehenden, klebrigen Schleim ganz ausgefüllt werden können. Der Schleim, mit dem die jungen Blätter ganz bedeckt sind und der ihnen das bekannte „lackierte“ Aussehen verleiht, trocknet später zu einer harten, abblättrnden, dünnen Kruste zusammen. Über die Bedeutung dieser auffälligen Schleimbildung will ich hier keine Vermutungen äußern.



Fig. 14.

Statice Gmelini, 7 Monate alte Pflanze in Wasserkultur. $\frac{1}{4}$ natürl. Gr.

Schon an den ganz jungen Blättern machen sich nun bei entsprechender Salzzufuhr die Salzausscheidungen bemerkbar, die, wie im anatomischen Teil ausgeführt wurde, auf die Tätigkeit einzelner, der Entwicklung des übrigen Blattgewebes weit voraneilender Drüsen zurückzuführen sind.

Im allgemeinen ist die Sekretion der Blätter solcher Wasserkulturpflanzen sehr lebhaft, offenbar wegen der dauernd reichlichen Versorgung mit Wasser. Auch auf den Blättern solcher Pflanzen, welche nur die genannten Nährstoffe erhielten, tritt schließlich eine deutliche Salzkruste in Erscheinung, in der alle zugesetzten Nährstoffe, mit alleiniger Ausnahme des Eisens, leicht nachgewiesen werden konnten.

Da, wo zur allgemeinen Nährlösung noch besondere Salze in ein- bis mehrprozentiger Konzentration dargeboten worden waren, waren die Salzkrusten natürlich viel stärker ausgebildet. Daß diese Salzkrusten aus dem Blattgewebe osmotisch Wasser angesogen hätten, habe ich, wie erwähnt, nie bemerkt.

Bezüglich der Sekretionskraft fiel, wie ebenfalls schon hervorgehoben, der große Unterschied der im Sommer bei guter Beleuchtung und der in den trüben Herbst- und namentlich Wintermonaten wachsenden Wasserkulturpflanzen auf. Da die Wasserzufuhr hier als bedingendes Moment für diesen großen Unterschied ausscheidet, so kann für die schwache oder an der Luft fast ganz fehlende Wintersekretion wieder nur der zu geringe Gehalt der Blätter an irgendwelchen organischen Stoffen, wie dies auch aus unseren im Abschnitt III A a mitgeteilten Versuchen wahrscheinlich wurde, verantwortlich gemacht werden. Daß die ja sehr hohe Lufttrockenheit des geheizten Zimmers im Winter hier wesentlich mitgesprochen haben sollte, ist mir wenig wahrscheinlich, da ich im Sommer bei einer relativen Feuchtigkeit von nur 50 % energische Sekretionen beobachtet hatte und andererseits das Überstülpen von Glasglocken über die Winterkulturen wenig an der Ausscheidungsintensität änderte.

Da, wie gesagt, die Bewurzelung der Rhizome in unserer Nährlösung besonders günstig war, so konnten dieser ohne Schaden größere Salzmengen verschiedener Art zugesetzt werden. Freilich darf der Sprung von der noch nicht 3 ‰ lösliche Salze enthaltenden v. d. Cronaschen Nährlösung nicht allzu schroff sein; immerhin kann man kräftige Pflanzen ohne Schaden in 3proz. Salzlösungen aus jener unvermittelt übertragen. Die Pflanzen vertragen aber

selbst einen plötzlichen Zusatz von z. B. 4 % NaCl, wenn man nur die Vorsicht gebraucht, in der ersten Woche durch Überstülpen einer feuchten Glocke den Wasserverlust durch Transpiration zunächst etwas herabzusetzen.

So habe ich Pflanzen monatelang in Nährlösungen gezogen, welche 3—5 % KCl, 3—6 % KNO₃, 3—4 % Na₂SO₄, 2—3 % CaCl₂ usw. enthielten. Die Pflanzen sahen dabei freudig grün und überhaupt gesund aus, nur bei den neu angelegten Blättern machte sich in den höheren Konzentrationen meist eine gewisse Reduktion in der Größe bemerkbar.

Die meisten Versuche machte ich naturgemäß auch hier mit Natriumchlorid. Durch allmähliche Steigerung der Konzentration in mehrwöchentlichen Zwischenräumen konnte ich schließlich bis zu 10proz. Kulturen gelangen, in denen allerdings die Gefahr des Vertrocknens schon ziemlich groß war, so daß einige dieser Kulturen allmählich eingingen. Aber selbst noch 12proz. Lösungen wurden vertragen, wenn die Transpiration durch eine Glasglocke herabgesetzt wurde.

In diesen 10proz. Kulturen war zweifellos infolge der durch die hohe osmotische Kraft der Nährlösung erschwerten Wasserzufuhr die Sekretion meist nur noch recht schwach und so wurde denn im Innern der Blätter dieser Pflanzen eine besonders starke Salzanhäufung hervorgerufen. Leider mußte zur Zeit des besonderen Gedeihens dieser interessanten Kulturen aus äußeren Gründen eine Chloridbestimmung unterbleiben, immerhin aber konnten sie zu osmotischen Messungen verwendet werden.

Ich teile im folgenden derartige Messungen mit. Die betreffende Pflanze befand sich seit dem 10. Mai in gewöhnlicher v. d. Cronescher Nährlösung; am 1. Juli erhielt die Nährlösung einen Zusatz von zunächst 1 % NaCl, am 10. Juli weitere 2 %, also im ganzen 3 % NaCl, die bei fortdauernd enormer Sekretion (die Blätter waren ganz mit den Ausscheidungen bedeckt) am 17. Juli auf 5 % erhöht wurden. Auch jetzt hielt sich nach einem vorübergehenden Rückgange die Sekretion noch auf sehr beachtenswerter Höhe, nahm jedoch überaus stark ab, als am 1. August die Konzentration auf 8 %, und stand so gut wie still, als sie am 11. August auf 10 % NaCl erhöht wurde. Zu diesem Zeitpunkt betrug die Länge der längsten Wurzeln 28,5 cm. Wie die Messung am 25. August, also 2 Wochen später zeigte, waren sie selbst in dieser Lösung noch weiter, nämlich bis 30,3 cm gewachsen. Leider

war das Wurzelsystem an mehreren Stellen verletzt, so daß dieser Umstand die Salzaufnahme bedeutend erhöht haben dürfte. (Unter Wasser fand keine Verkorkung der Wunden statt.) Die Blätter sahen etwas kränklich aus, waren rötlich überlaufen, was auf eine Färbung der Epidermiszellen zurückzuführen war. Ihre Größe betrug nur etwa 5 cm in der Länge und etwa 2 cm in der Breite, sie waren also um mehr als die Hälfte unter der durchschnittlichen normalen Größe zurückgeblieben.

Zur Messung des Turgordruckes empfiehlt sich die kryoskopische Methode trotz ihrer Einfachheit aus manchen Gründen weniger. Darin stimme ich Fitting bei, der die ihr in letzter Zeit zuteilgewordene Bevorzugung als nicht ganz gerechtfertigt bezeichnet. Ich glaube aber, daß ihre Mängel weniger in der Gefahr autolytischer Zersetzungen bestehen — diese treten erst sehr allmählich hervor —, und auch die dunklen Verfärbungen der Preßsäfte, die wohl durch Oxydation irgendwelcher phenolartiger Stoffe bedingt sind, dürften nur wenig am osmotischen Wert des Saftes ändern; sondern ich glaube vielmehr, daß der Hauptmangel in der Konzentrierung der Säfte an der Luft während des Auspressens und Kolierens liegt.

Auch die Messung mit Hilfe von Salpeterlösungen und anderer anorganischen Salze kann ich nicht empfehlen, vor allem weil für diese hohen Konzentrationen die osmotischen Drucke nicht genau bekannt und mindestens wegen der mit der Konzentration abnehmenden Dissoziation usw. aus den Gefrierpunktserniedrigungen erst umständlich zu berechnen sind. Auch ist in den extremen Fällen die Löslichkeit dieser Stoffe mitunter zu gering. Ich fand am geeignetsten die leicht lösliche Glukose (Merck, reinst), bei der man auch keine Fehler infolge der Plasmadurchlässigkeit zu befürchten hat.

Ich fand nun am 28. August als Grenzkonzentration der rot gefärbten Epidermiszellen nicht weniger als 6,2 GM pro Liter, was bei 20° C einem Drucke von $6,2 \times 26,64 = 165,2$ Atmosphären (vgl. Renner, a. a. O., Tabelle 1) entsprechen würde¹⁾. Einige dieser Epidermisstücke wurden in destilliertes Wasser ge-

1) Vergleiche hiermit die von Cavara (a. a. O.) bei anderen Salzpflanzen und namentlich die von Fitting (a. a. O.) bei Wüstenpflanzen gefundenen Werte. Ob unter natürlichen Verhältnissen bei *Stative Gmelini* derartig hohe Drucke vorkommen, vermag ich nicht zu sagen.

legt. Nach 14 Stunden waren weitaus die meisten Zellen tot, vielleicht infolge Aufplatzens, obwohl dies nicht direkt festgestellt werden konnte. In der Flüssigkeit war reichlich NaCl nachzuweisen; die noch lebenden Zellen zeigten bei einer erneuten plasmolytischen Bestimmung den Druck von 1,5 GM Traubenzucker (also $1,5 \times 26,64 = 39,96$ Atmosphären). Dieser war also schon fast, und offenbar hauptsächlich oder ganz durch Exosmose von NaCl, auf den Normalwert (1,35 GM = 35,96 Atm.) zurückgegangen. In der Wurzel wollten die Messungen leider nicht befriedigend gelingen, so daß ich auf Angaben darüber verzichten muß. Jedenfalls lag der Wert für diese beträchtlich tiefer¹⁾. Wenn ich auch leider, wie erwähnt, eine Chloridbestimmung mit diesem interessanten Material nicht vornehmen konnte, so scheint mir doch nach der ganzen Katatonoseerscheinung anzunehmen zu sein, daß der beobachtete ungeheure Druck in den Blättern ganz oder fast ausschließlich durch einfache Salzspeicherung hervorgerufen wurde, also auf die gleiche Weise, wie es für Bakterien²⁾ beschrieben worden ist. Die Erhöhung ging bis zu einem Wert, der weit größer war, als zu einer Wasserentnahme aus der Nährlösung nötig gewesen wäre. Wie groß der osmotische Druck einer 10proz. Chlornatriumlösung ist, habe ich nicht berechnen können, da ich Angaben über ihre Gefrierpunktserniedrigung in der Literatur nicht gefunden habe und über einen Beckmannschen Apparat nicht verfügte. Wenn, wie Renner angibt, eine NaCl-Lösung von 1 GM pro Liter bei 18° C (= 5,85 %) einen osmotischen Druck von 45,5 Atmosphären gibt, so muß natürlich derjenige einer 10proz. Lösung weit unter dem Wert liegen, der in den Blättern aufgefunden wurde. Und wir werden nicht fehlgehen, wenn wir die Erreichung einer so überaus hohen Konzentration des Blattsaftes in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit mit der auffallend geringen Drüsentätigkeit in ursächlichen Zusammenhang bringen. Gelegentlich hervortretende Sekretropfen wurden nach der Dampfdruckmethode gemessen. Die Konzentration übertraf diejenige einer 18proz. NaCl-Lösung anscheinend noch bedeutend.

1) Bei einer schlecht sezernierenden, in 1 % NaCl + Nährlösung erwachsenen Pflanze betrug die Grenzkonzentration in der Blattepidermis 2,9 GM Glukose pro Liter, in der dazugehörigen Wurzel sowie in Stengelzellen, die dicht unter den Blattansatzstellen lagen, gab 1 GM Glukose starke Plasmolyse.

2) A. Fischer, „Untersuchungen über Bakterien“. (Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895, S. 1.)

D. Das Verhalten der Spaltöffnungen und die Frage der Xeromorphie.

Die viel erörterte, aber leider nur selten experimentell untersuchte Frage der xeromorphen Anpassung der Halophyten konnte auch bei unserem Objekt nicht unberücksichtigt bleiben. Da hier, wie gesagt, im allgemeinen zu viel „gedeutet“, aber zu wenig gemessen worden ist, dürften die nachstehenden Angaben über das Verhalten der Spaltöffnungen, über Welkversuche und die Sukkulenzfrage willkommen sein, obgleich sie das Thema keineswegs erschöpfend behandeln.

Die Häufigkeit sukkulenter Typen unter den Halophyten veranlaßte schon Lesage¹⁾ zu versuchen, ob durch fortgesetztes Begießen mit NaCl-Lösungen ein derartiger Habitus künstlich hervorruftbar sei; er konnte jedoch nur bei *Lepidium sativum* und in einigen anderen Fällen eine deutliche Zunahme der Blattdicke und eine gewisse Tendenz zur Oberflächenverkleinerung feststellen.

Schimper²⁾ fand dann kurze Zeit später, bei Bewässerung gewöhnlicher Landpflanzen mit Kochsalzlösungen, eine deutliche Abnahme der Transpiration und in manchen Fällen eine Zunahme der Blattdicke; wo es im Mesophyll der Blätter zu einer Anhäufung von Chloriden kam, machte sich dies durch eine Störung der Assimilation bemerkbar. Er stellte die bekannte Theorie auf, daß die Halophyten durch xeromorphe Anpassung ihre Transpiration und die Wasseraufnahme vermindern, um eine schädliche Anhäufung von Chloriden zu vermeiden.

Eine nähere Untersuchung hat nun aber, mindestens für einige konkrete Fälle, gezeigt, daß es nicht angeht, so allgemein von einem xerophytischen Bau der Halophyten zu sprechen. So scheinen nach Holtermann³⁾ die Mangrovepflanzen keine besonderen Schutzmittel gegen Transpirationsverlust zu besitzen. Rosenberg⁴⁾ fand

1) „Recherches expérimentales sur la modification des feuilles chez les plantes maritimes.“ (Revue générale de Bot., II, 1890, S. 54.)

2) „Die indomalayische Strandflora.“ (Botan. Mitteilungen aus den Tropen, Heft III, Jena 1891.)

3) „Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe.“ (Leipzig 1907, S. 56 ff.)

4) „Über die Transpiration der Halophyten.“ (Öfvers. af kongl. Vetensk. Akad. Förhandl., 1897, S. 531), zitiert nach Burgerstein, „Die Transpiration der Pflanzen“ (Jena 1904).

keine Eigentümlichkeiten der Halophyten-Spaltöffnungen im Sinne Stahls¹⁾, die in Beziehung zu ihren besonderen Lebensbedingungen gesetzt werden oder als xeromorph gedeutet werden könnten. Endlich hat neuerdings Delf²⁾ so typische Halophyten wie *Salicornia annua* und *Suaeda maritima* untersucht und die Transpiration so groß oder noch größer als bei manchen Mesophyten gefunden. Sie zeigten sich ferner imstande, wenn sie nicht voll turgeszent waren und untergetaucht wurden, mit der gesamten Oberfläche frei Wasser aufzunehmen. Die Spaltöffnungen waren keineswegs eingesenkt oder mit einer besonders ausgeprägten Kutikula versehen und jedenfalls von voller Bewegungsfähigkeit. Also, wenn man von der Fähigkeit, Wasser in größerem Maße zu speichern, absieht, alles nichts weniger als xerophile Merkmale.

Was nun die Plumbaginaceen anbetrifft, so kann nach den vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Maury (a. a. O.) und den Studien von Volkens (a. a. O.) kein Zweifel sein, daß die Familie eine ganze Anzahl typischer Xerophyten besitzt, die sich durch eingesenkte Spaltöffnungen, dicke Kutikula, Reduktion der Blattgröße und -zahl als an besonders trockene Steppen- und Wüstengebiete angepaßt erweisen. Besonders bemerkenswert scheint mir hier, daß sich unter solchen Verhältnissen die Drüsen gleichsam als zweischneidiges Schwert erweisen, insofern ihre an sich der Pflanze nützliche Salzausscheidung doch die bedenkliche Seite eines hohen Wasserverbrauches in sich schließt (vgl. S. 467). So sehen wir denn, daß bei manchen Arten (z. B. *Statice rhodia*) die Drüsen ähnlich wie die Spaltöffnungen mehr oder weniger tief unter das Niveau der Epidermis eingesenkt werden, und endlich, wie bei den westafrikanischen Arten überhaupt, daß die Drüsen ihrer Zahl nach stark vermindert werden.

Uns interessiert hier aber vor allem die Frage, ob die halophilen Formen der Familie als solche xerophytischen Charakter tragen. Da ist denn zunächst zu betonen, daß schon der allgemeine Besitz der Drüsen nichts weniger als ein xeromorphes Merkmal sein kann. Sehr wohl denkbar aber wäre andererseits, daß eben infolge des Besitzes der so wirksam arbeitenden

1) „Einige Versuche über Transpiration und Assimilation.“ (Botan. Ztg., LII, 1894, S. 117.)

2) „Transpiration and behaviour of stomata in halophytes.“ (Ann. of Botany, XXV, 1911, S. 485.)

Drüsen eine besondere xerophytische Organisation im Sinne der Schimper'schen Theorie unnötig geworden sei, sofern es sich eben nur um Bewohner von Salzstellen und nicht um Xerophyten im eigentlichen Sinne handelt.

Ich bin nun geneigt, anzunehmen, daß die Dinge in der Tat so liegen. Jedenfalls habe ich bei einer so extrem halophilen Form, wie es *Statice Gmelini* ist, keine xeromorphen Züge, weder im anatomischen Bau noch im physiologischen Verhalten auffinden können. Bezüglich des ersteren Punktes habe ich Herbarmaterial von verschiedenen Originalstandorten mit meinem lebenden verglichen und keine nennenswerten Unterschiede finden können. Von irgendwelchen besonderen Anpassungserscheinungen im Bau wäre höchstens die reiche Ausbildung des Palissadengewebes der Blätter zu erwähnen, welche an das sonnige Klima der Steppe gemahnt. Den rosettigen Habitus zahlreicher Formen wird man nicht all-

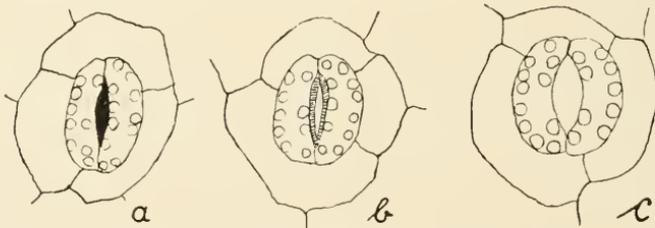


Fig. 15. Spaltöffnungen von *Statice Gmelini*.

a = geschlossen, *b* = wenig und *c* = weit geöffnet. Vergr. 330.

gemein als xeromorphes Merkmal in Anspruch nehmen dürfen, um so weniger, als gerade bei den Plumbaginaceen auffallend viele typisch xerophile Arten, so im östlichen Afrika, verzweigt-strauchigen Wuchs zeigen.

Was endlich das physiologische Verhalten betrifft, so will ich mich auf die Wiedergabe einiger weniger Transpirations- und Welkversuche beschränken, bei denen zunächst *Statice Gmelini* mit einigen anderen Pflanzen, und zwar hauptsächlich Mesophyten, verglichen wurde. Zuvor sei aber noch einiges über das Verhalten der Spaltöffnungen mitgeteilt.

Über die Zahlenverhältnisse und über die Verteilung der Spaltöffnungen auf beiden Epidermen wurde bereits im anatomischen Teil das Nötige gesagt. Sie sind nicht eingesenkt. Der Bau (Fig. 16) und die Beweglichkeit der Schließzellen sind ganz typisch. Fig. 15 zeigt das Aussehen im geöffneten und im geschlossenen Zustande.

Im Verhalten der Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite der Blätter macht sich nun ganz allgemein der Unterschied bemerkbar, daß die Pflanze jene gern geschlossen, diese gern offen hält. Das kann mikroskopisch und nach der bekannten Infiltrationsmethode mit Xylol sehr schön verfolgt werden. Selbst bei hohen Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft und des Bodens kann man gelegentlich sämtliche Spaltöffnungen der Oberseiten geschlossen vorfinden, meist ist aber wenigstens ein Teil von ihnen geöffnet, so wohl meist schon bei einer relativen Feuchtigkeit von 85–90 %.

Im Unterschied dazu findet man die Spaltöffnungen der Blattunterseite wohl nur bei sehr hoher Lufttrockenheit in größerer Anzahl geschlossen vor, so etwa wenn die relative Feuchtigkeit unter 60 % sinkt.

Im übrigen ist zu bemerken, daß die Beweglichkeit der Spaltöffnungen auch in den Wintermonaten eine gute war, und daß sie

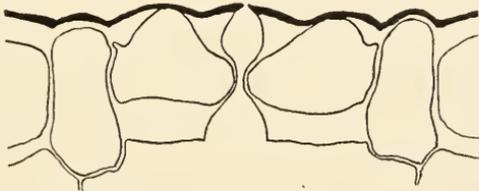


Fig. 16. Schließzellen von *Statice Gmelini* (Blattquerschnitt).
Vergr. 760.

auch auf Verdunkelung ziemlich rasch reagieren. Im übrigen mögen die in nachfolgender Tabelle kurz zusammengestellten Angaben die Verhältnisse illustrieren. Die Feuchtigkeitsangaben wurden mit Hilfe eines Abmannschen Aspirationshygrometers nach den bekannten Formeln unter Berücksichtigung des Barometerstandes berechnet. Als Sättigungsdefizit ist nach dem Vorgange von Giltay¹⁾ die Differenz $E - e$ zwischen dem Dampfdruck E , den die Luft im Sättigungszustand aufweist, und der tatsächlich gemessenen Tension e in Millimetern Hg bezeichnet. Es wurde, auch bei den nachfolgenden Versuchen über Transpiration, darauf gesehen, daß die Luft möglichst wenig bewegt war.

1) „Vergleichende Untersuchungen über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima.“ (Jahrb. f. wiss. Bot., XXX, 1897, S. 615.)

Monat	Zeit	Licht	Barometer mm	Temperatur der Luft °C	Relative Feuchtigkeit %	E—e mm	Spaltöffnungen der		Bemerkung über das Material
							Oberseite	Unterseite	
Juli	3 Nm.	zerstreut	743,2	17,8	91,2	—	geschlossen	meist offen	Freilandpflanze
{	Aug. 9 Vm.	desgl.	—	20,8	87,9	2,21	wenige offen	desgl.	Zimmerpflanze
	" 9 "	desgl.	—	20,8	87,9	2,21	sehr wenige offen	desgl.	desgl., Na Cl!
{	Aug. 11 "	Sonne	760,2	20,9	56,6	7,99	fast alle geschlossen	viele offen	Zimmerpflanze
	" 11 "	desgl.	760,2	20,9	56,6	7,99	alle geschlossen	wenige offen	desgl., Na Cl
{	Aug. 10 "	desgl.	760,3	23,2	68,4	6,61	geschlossen	wenige offen	Zimmerpflanze
	" 10 "	desgl.	760,3	23,2	68,4	6,61	desgl.	fast alle geschlossen	desgl., Na Cl
Sept.	4 $\frac{1}{4}$ Nm.	zerstreut	741,4	16,5	100	0,00	desgl.	offen	Freilandpflanze
Dez.	10 Vm.	desgl.	745,1	5,8	89,5	—	einzelne offen	desgl.	desgl.
Febr.	5 Nm.	desgl.	741,0	17,4	47,3	7,79	geschlossen	fast alle geschlossen	Zimmerpflanze
"	4 "	desgl.	735,5	18,4	52,6	7,45	desgl.	desgl.	desgl.
"	5 "	desgl.	738,1	7,0	54,1	3,44	desgl.	ziemlich viele offen	Freilandpflanze

Die Tabelle bestätigt also das oben Gesagte: Gute Funktionsfähigkeit der Schließzellen, größere Neigung der Salzpflanzen die Spalten, wohl wegen der infolge der osmotischen Erschwerung der Wasserzufuhr geringeren Turgeszenz und größeren Gefahr des Vertrocknens, geschlossen zu halten¹⁾ und eine ausgeprägte Verschiedenheit im Verhalten der Spalten der Blattober- und der -unterseite.

Letztere kommt darin zum Ausdruck, daß die Spalten der Oberseite sich nur bei höherer Luftfeuchtigkeit und auch dann meist nur zum Teil und in geringerer Zahl öffnen, während die der Unterseite selbst bei höherem Sättigungsdefizit alle oder wenigstens zum Teil geöffnet bleiben. Dies hängt zweifellos zum Teil mit der höheren Feuchtigkeit zusammen, denen die Spalten der Unterseite durch den dem Erdboden mehr oder weniger angeschmiegtten rosettigen Wuchs der Blätter ausgesetzt sind. Dreht

1) Möglicherweise kann das Na nicht nur osmotisch, sondern bereits in geringerer Konzentration spezifisch im obigen Sinne wirken. Nach Hansteen-Cranner (Jahrb. f. wiss. Bot., LIII, 1914, S. 536) setzt es die Transpiration herab, begünstigt aber die Wasseraufnahme.

man größere Blätter unter Belassung des Zusammenhanges mit der Pflanze teilweise um, so werden bei entsprechender Trockenheit alsbald die nunmehr nach oben gewendeten Spalten geschlossen. Andererseits kann man aus demselben Grunde auch bei hoher Lufttrockenheit (unter 60 % relativer Feuchtigkeit) häufig die unterseitigen Spaltöffnungen der Blätter von Topfpflanzen alle geöffnet finden, wenn deren Erde nur entsprechend feucht ist.

Immerhin habe ich aber auch einen spezifischen Unterschied zwischen beiden beobachtet, der nicht nur durch die verschiedene Lage zum Erdboden bedingt ist. Das ist die verschiedene Art, wie die Spalten der Ober- und der Unterseite meist auf den maximalen Turgeszenzzustand des Blattes und direkte Benetzung mit Wasser reagieren. Hierbei werden nämlich die Spalten der Oberseite meist schließlich vollkommen geschlossen, während die der Unterseite in der Regel offen bleiben bzw. sich öffnen, wenn sie geschlossen waren. Das dürfte für das Verhalten gerade der exponierten Oberseite bei Regen wichtig sein¹⁾, und ist auch die Ursache, weshalb man bei Sekretionsversuchen mit Blattstücken, die auf einer Salzlösung schwimmen, die Unterseite nach oben kehren muß, da eben sonst auf dem Wege durch die Spaltöffnungen Infiltration der Intercellularen eintritt. Worauf dieser eigenartige Unterschied beruht, habe ich nicht näher untersucht; es mag sein, daß es sich bei den Spalten der Oberseite um eine passive Zusammendrückung durch die benachbarten Epidermiszellen handelt²⁾.

Was nun die Reaktionsfähigkeit der Spaltöffnungen auf Beleuchtungswechsel betrifft, so seien folgende Versuche angeführt: Ende August bei einer relativen Luftfeuchtigkeit im Zimmer von 93,0 % um 9 Uhr 25' Vm. wird eine Topfpflanze, deren unterseitige Spaltöffnungen offen befunden worden sind, in den Dunkelschrank desselben Zimmers versetzt. Um 12 Uhr sind die Spalten zum weitaus größten Teil geschlossen. Darauf wird der Topf wieder ans Licht versetzt, um 12 Uhr 20' sind die Spaltöffnungen wieder zahlreich und weit geöffnet. Durchschnittliche Lufttemperatur hierbei: 21,5° C. Der Versuch wurde in derselben Weise unter ähnlichen äußeren Verhältnissen einige Tage später wiederholt, mit

1) Ich bin geneigt, hier an eine Infiltration des Mesophylls durch das Regenwasser zu denken, wie sie im Versuch tatsächlich einzutreten pfllegt.

2) J. G. Kohl, „Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe“. (Braunschweig 1886.)

dem Erfolge, daß der Schluß sämtlicher Spalten $3\frac{1}{4}$ Stunden nach der Verdunkelung und das Wiederöffnen der meisten von ihnen 20 Minuten nach der Wiederbelichtung erfolgt war. (Zerstreutes Licht, relative Feuchtigkeit = 71,5 %.)

In dem folgenden Transpirationsversuch wurde nun eine im Freiland erwachsene und mit ihrem Wurzelsystem in ein mit Wasser gefülltes Kölbchen gebrachte Pflanze von *Statice Gmelini* verglichen mit Sprossen der Mesophyten *Vicia Faba* und *Fagopyrum esculentum* und des ausgeprägt sukkulenten *Aeonium tabuliforme*, die ebenfalls in Kölbchen tauchten, deren Öffnung mit einem Wattebausch und einem Wachsgemisch von niedrigem Schmelzpunkt verschlossen war. Wegen gleichzeitiger Drüsensekretion ist die relative Transpiration nicht meßbar und interessiert hier auch nicht weiter. Deshalb konnte die Evaporation unberücksichtigt bleiben. Als Grad der Sukkulenz ist der auf 100 qcm Oberfläche entfallende Wassergehalt angenommen. Der Versuch wurde am 30. Juli bei fortdauernd bedecktem Wetter in der wenig bewegten Luft des Laboratoriums und bei nur wenig, etwa zwischen 78 und 82 % schwankender relativer Feuchtigkeit durchgeführt. Die Temperatur hielt sich zwischen 19,5° und 20,8° C.

Zeit	Temperatur °C	Relative Feuchtigkeit %	<i>Statice</i>		<i>Vicia</i>		<i>Fagopyrum</i>		<i>Aeonium</i>	
			wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
9 Vm.	19,5	82,2	—	—	—	—	—	—	—	—
11 „	19,9	90,9	0,64	0,59	0,41	0,30	1,94	0,31	0,16	0,07
1 Nm.	20,4	79,8	0,57	0,52	0,44	0,32	2,00	0,32	0,18	0,08
3 „	20,8	78,1	0,56	0,51	0,40	0,29	2,19	0,35	0,16	0,07
5 „	20,6	76,9	0,49	0,45	0,44	0,32	1,94	0,31	0,16	0,07
7 „	19,5	78,7	0,54	0,50	0,41	0,30	1,81	0,29	0,18	0,08
Oberflächengröße . . .			54,56 qcm		69,60 qcm		312,45 qcm		112,20 qcm	
Frischgewicht . . .			1,56 g		0,98 g		4,91 g		25,62 g	

Die Resultate desselben Versuches sind in dem Diagramm Fig. 17 anschaulicher zusammengestellt.

Wir entnehmen aus den angegebenen Werten also eine sehr starke Wasserabgabe bei *Statice Gmelini*, die noch erheblich größer ist als bei den typisch mesophytischen Vergleichspflanzen *Vicia Faba* und *Fagopyrum esculentum*, von dem ausgeprägt xerophytischen

und stark sukkulenten *Aeonium tabuliforme* ganz zu schweigen. Die Spaltöffnungen der Blattoberseite von *Statice* waren zu Anfang und Schluß des Versuches, also wohl auch während der ganzen Versuchsdauer völlig geschlossen; diejenigen der Unterseite waren bei Beginn zum großen Teil offen, soweit sich nach Vergleichsblättern urteilen ließ, und dürften sich teilweise während des Versuches geschlossen oder verengt haben. Die hohe Wasserabgabe kommt also wohl zum großen Teil auf Rechnung der Drüsentätigkeit, die sich äußerlich allerdings nicht bemerkbar machte. Wenn aber bei einem derartigen Transpirationsversuch Drüsentätigkeit und Wasserdampfabgabe durch die Spalten auch praktisch nicht zu trennen sind, so läßt sich doch jedenfalls bezüglich der ganzen

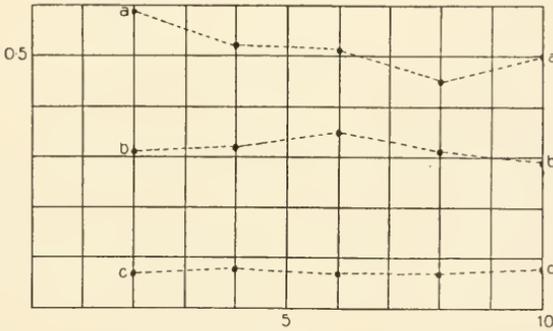


Fig. 17.

Spezifischer Wasserverlust (stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche) von *a—a'* *Statice Gmelini*, *b—b'* Buchweizen, *c—c'* *Aeonium tabuliforme*. Die Abszisseneinheiten stellen Stunden, die der Ordinaten $\frac{1}{10}$ g Wasserverlust dar.

Wasserökonomie sagen, daß bei genügender Bodenfeuchtigkeit jene mindestens der der Mesophyten entspricht.

Wegen der außerordentlich mühsamen Oberflächenberechnung von Sprossen (bei unebenen Organen kann man Millimeterpapier nicht gebrauchen, ich verwendete dann die von Delf empfohlenen Celloidinhäutchen), die sehr genau sein muß, wenn man zuverlässige Werte für die relative Transpiration finden will, habe ich mich mit diesem einen Versuch begnügt. Da mir aber noch die Verhältnisse beim Welken wichtig erschienen, wegen der dabei wegfallenden Sekretion, will ich nachstehend einen derartigen Versuch mit denselben Pflanzen mitteilen. Hierbei wurden einzelne Blätter abgetrennt, an der Wundstelle mit einem Wachsgemisch verschlossen, und dicht nebeneinander im Laboratorium aufgehängt.

Zeit	Relative Feuchtig- keit %	Sättigungs- defizit E—e mm	<i>Stalice</i>		<i>Fagopyrum</i>		<i>Aeonium</i>	
			Ge- wichts- verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	Ge- wichts- verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	Ge- wichts- verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
			9.15 Vm.	91,4	1,26	—	—	—
9.45 "	87,0	1,98	0,023	0,440	0,100	0,316	0,008	0,054
10.15 "	90,7	1,44	0,018	0,344	0,041	0,130	0,011	0,075
11.15 "	—	—	0,017	0,162	0,035	0,055	0,020	0,068
12.15 Nm.	79,9	2,43	0,017	0,162	0,025	0,039	0,019	0,064
2.15 "	87,1	2,02	0,014	0,067	0,035	0,027	0,035	0,057
3.15 "	89,9	1,59	0,004	0,019	0,017	0,027	0,015	0,051
Oberflächengröße			10,47 qcm		63,37 qcm		29,45 qcm	
Frischgewicht			0,304 g		0,981 g		6,321 g	

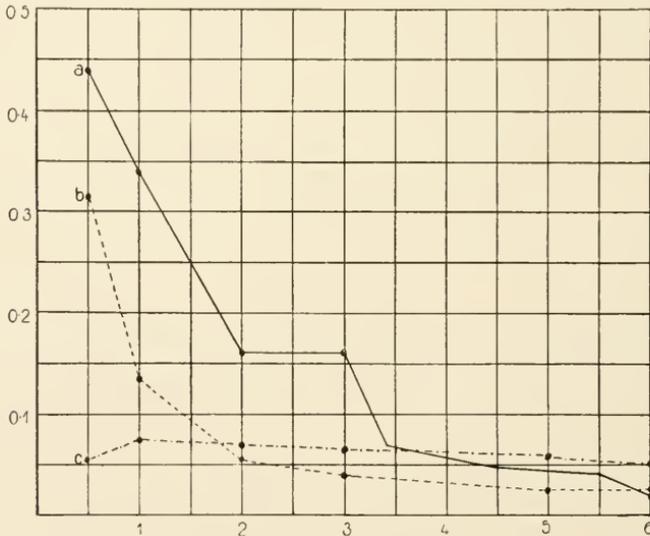


Fig. 18.

Spezifischer Wasserverlust von *a* = *Stalice Gmelini*, *b* = Buchweizen, *c* = *Aeonium tabuliforme*. Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17. Zwischen 3 und 5 der Abszisse ist für *a* statt des gemessenen Mittelwertes der wahrscheinliche Abfall gezeichnet.

Auch die Ergebnisse dieses Versuches sind graphisch dargestellt (vgl. Fig. 18). Man sieht, und andere auch länger dauernde Versuche, die ich hier nicht mitteilen will, da sie nichts prinzipiell Neues bieten, bestätigen es, daß nach Einstellung der Sekretion und vollständigem Spaltenverschluß, der sich in der graphischen Darstellung ja scharf markiert, die Wasserabgabe bei *Stalice* auf

ein Minimum herabgedrückt wird, das ebenso tief oder noch tiefer liegt als das entsprechende der mesophytischen Vergleichspflanzen. Die Existenz der Sekretionsporen der Drüsen, d. h. der kleinen punktförmigen Lücken der Kutikula, bedingt also an sich keinen merklichen besonderen Wasserverlust. Bemerkte sei noch, daß die Spalten der Oberseite zu Versuchsbeginn geschlossen, die der Unterseite (wohl sämtlich!) weit geöffnet waren.

Was nun schließlich die Frage der Sukkulenz anbelangt, so kann von einer solchen bei *Statice Gmelini* keine Rede sein. Der Grad der Sukkulenz, in der oben bezeichneten Weise (S. 484) berechnet, belief sich bei unseren Versuchspflanzen auf folgende durchschnittliche Werte:

<i>Statice Gmelini</i>	2,31
<i>Fagopyrum esculentum</i> . .	1,31
<i>Aeonium tabuliforme</i> . .	20,30.

Auch bei den übrigen daraufhin geprüften, auf S. 420 genannten Arten der Familie kann von Sukkulenz keine Rede sein. Besonders interessierte mich noch in dieser Hinsicht das Verhältnis von *Armeria vulgaris* und *A. maritima*, das bereits oben bei Besprechung der Drüsentätigkeit erwähnt wurde. Die letztere Form zeigt die für Salzpflanzen als typisch betrachteten Abweichungen von der ihr so nahe stehenden *A. vulgaris*, deutlich schmalere Blätter (in der Garckeschen Flora als „schmal-linealisch“ im Gegensatz zu den linealen von *vulgaris* bezeichnet), die auch etwas dicklich erscheinen. Diese Eigentümlichkeiten erhalten sich auch in der Kultur im Garten, wo *A. maritima* vielfach für Beeteinfassungen gezogen wird, und waren auch an meinen im hiesigen botanischen Garten neben *A. vulgaris* mit schwachen und seltenen Salzgaben kultivierten Exemplaren deutlich ausgeprägt¹⁾. Ich habe nun mehrfach mit den Blättern beider Arten vergleichende Welkversuche angestellt, die stets das gleiche Ergebnis hatten, wie es das in folgender Tabelle zusammengefaßte Beispiel zeigt.

1) Die durchschnittliche größte Blattbreite von *A. maritima* betrug nur 2—3 mm, die von *A. vulgaris* dagegen über 0,5 cm. Nach Versuchsschluß gelang es stets durch Wasserinjektion im Vakuum die Turgeszenz wiederherzustellen. Blätter also noch lebend.

I.

Versuch 1.

Zeit:	9.23 Vm.	9.53 Vm.		10.53 Vm.		11.53 Vm.	
Pflanze	Frischgewicht g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,4719	0,0210	0,412	0,0254	0,249	0,0075	0,074
<i>A. maritima</i> . .	0,1647	0,0075	0,366	0,0072	0,176	0,0043	0,105

II.

Zeit:	12.53 Nm.		3.53 Nm.		4.53 Nm.		5.53 Nm.	
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,0058	0,057	0,0159	0,052	0,0056	0,055	0,0034	0,033
<i>A. maritima</i> . .	0,0041	0,100	0,0123	0,100	0,0041	0,100	0,0026	0,064

III.

Zeit:	6.53 Nm.		nächster Tag 9.53 Vm.		Oberfläche
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,0054	0,053	0,0674	0,044	10,20 qcm
<i>A. maritima</i> . .	0,0035	0,086	0,0383	0,063	4,09 "

I.

Versuch 2.

Zeit:	9.8 Vm.	10.8 Vm.		11.8 Vm.		12.8 Nm.	
Pflanze	Frischgewicht g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,4481	0,0266	0,265	0,0080	0,080	0,0060	0,060
<i>A. maritima</i> . .	0,1780	0,0169	0,387	0,0078	0,179	0,0039	0,089

II.

Zeit:	1.8 Nm.		4.8 Nm.		5.8 Nm.		6.8 Nm.	
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,0056	0,056	0,0201	0,067	0,0010	0,010	0,0055	0,055
<i>A. maritima</i> . .	0,0051	0,117	0,0124	0,095	0,0040	0,092	0,0028	0,064

III.

Zeit:	7.8 Nm.		nächster Tag 9.8 Vm.		Oberfläche
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	
<i>A. vulgaris</i> . . .	0,0055	0,055	0,0701	0,049	
<i>A. maritima</i> . .	0,0046	0,105	0,0448	0,073	4,37 "

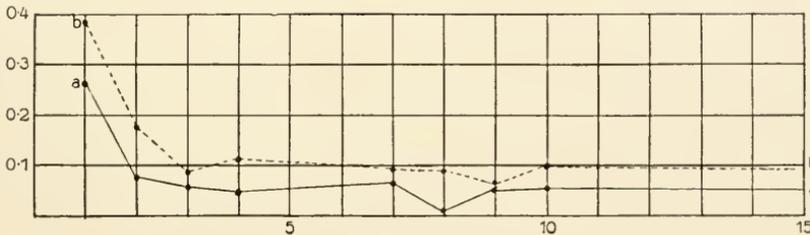


Fig. 19.

Spezifischer Wasserverlust *a* von *Armeria vulgaris*, *b* von *A. maritima* (Versuch 1, vgl. Text). Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17.

Beide zu ganz verschiedenen Zeiten, der erste im August, der zweite im November, angestellte Versuche geben also ganz das gleiche Bild. Rechnet man die Werte für die spezifischen Wasserverluste zusammen, so erhält man als spezifische Gesamtverluste während der ganzen Versuchsdauer:

Pflanze	Versuch I		Versuch II		Grad der Sukkulenz
	Spezifischer Ges.-Verlust	Verhältnis	Spezifischer Ges.-Verlust	Verhältnis	
<i>A. vulgaris</i>	0,428 g	1	1,474 g	1	3,91
<i>A. maritima</i>	0,812 "	1,9	2,342 "	1,6	3,20

Ich habe beide Versuche, die in den Fig. 19 u. 20 auch graphisch dargestellt sind, deshalb hier angeführt, um zu zeigen, wie vorsichtig man bei ökologischen „Deutungen“ zu sein hat, da, wie man sieht, hier der ausgeprägte halophile Typ mit wesentlich stärkerer Transpiration¹⁾ verknüpft ist, und daß auch der „sukkulente“ Eindruck in diesem Falle nur Schein ist.

Tatsächlich findet man nun, wenn man nicht, wie im obigen Versuch, zwar völlig typisch entwickelte, aber auf gewöhnlichem Gartenland erwachsene Exemplare untersucht, sondern solche, die in merklicher Menge Salz gespeichert haben, mit solchen vergleicht, bei denen das nicht der Fall ist, eine erhebliche Einschränkung der Transpiration bei ersteren, die aber eben dann nur auf den Gehalt an Kochsalz zurückzuführen ist. So ist die Wasserabgabe bei analogen Welkversuchen, wie den oben mitgeteilten, wobei es sich aber um stärker salzhaltige *A. maritima* handelt, bei dieser

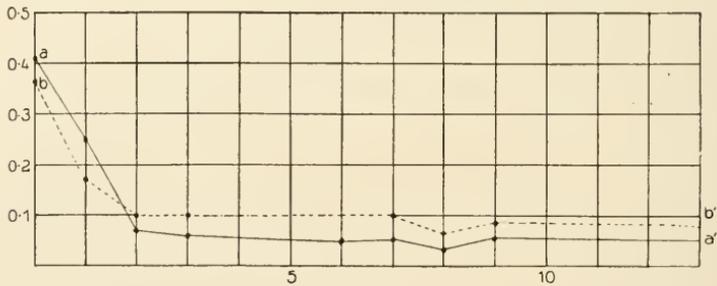


Fig. 20.

Spezifischer Wasserverlust *a* von *Armeria vulgaris*, *b* von *A. maritima* (Versuch 2, vgl. Text). Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17.

wesentlich geringer, als bei der damit verglichenen salzarmen *A. vulgaris*. Ich will der Kürze halber nur die durch Summierung der Einzelbeträge erhaltenen Werte der spezifischen Gesamtverluste mitteilen.

Versuch Nr.	Pflanze	NaCl-Gehalt des Gewebssaftes	Spez. Ges.-Verlust in 24 Stunden
I	<i>A. vulgaris</i>	0,06 ‰	1,792 g
	<i>A. maritima</i>	1,24 ‰	0,855 ‰
II	<i>A. vulgaris</i>	0,07 ‰	0,624 g
	<i>A. maritima</i>	1,87 ‰	0,400 ‰

1) Ein Plus von 60–90 ‰ bei *A. maritima* kann natürlich nicht durch die kleinere Blattfläche im Sinne Renners (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1912, S. 572 u. a. a. O.) erklärt werden.

Etwas genauer sei diese Wirkung des Kochsalzgehaltes endlich noch für salzarme und salzreichere Blätter von *St. Gmelini* durch Wiedergabe einiger Versuche illustriert, deren Resultate sich nach dem, was oben über das Verhalten der Spaltöffnungen gesagt wurde, ja eigentlich von selbst verstehen.

Verglichen wurden am 25. August je ein welkendes Blatt von zwei Töpfen, von denen der eine regelmäßig mit einer 3proz. NaCl-Lösung, der andere mit gewöhnlichem Wasser begossen worden war. Die Behandlung war seit 6 Wochen durchgeführt, die Blätter der „Salzpflanzen“ waren dauernd mit enormen Salzausscheidungen bedeckt.

Zeit:	NaCl-Gehalt des Gewebssaftes %	9.15 Vm.		9.45 Vm.		10.15 Vm.		11.15 Vm.	
		Frisch- gewicht	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche	wirkl. Verlust
Pflanze Nr.		g	g	g	g	g	g	g	g
I	2,15	0,2939	0,0053	0,092	0,0048	0,088	0,0033	0,030	
II	0,22	0,3392	0,0464	0,776	0,0098	0,164	0,0077	0,064	

Zeit:	12.15 Vm.		2.15 Nm.		5.15 Nm.		6.15 Nm.	
	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche						
Pflanze Nr.	g	g	g	g	g	g	g	g
I	0,0052	0,047	0,0150	0,068	0,0097	0,029	0,0033	0,030
II	0,0055	0,046	0,0092	0,038	0,0131	0,037	0,0044	0,037

Zeit:	7.15 Nm.		nächster Tag 9.15 Vm.		Ober- fläche
	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche	wirkl. Verlust	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche	
Pflanze Nr.	g	g	g	g	
I	0,0023	0,021	0,0276	0,018	10,98 qcm
II	0,0034	0,028	0,0364	0,022	11,97 „

Der spezifische Gesamtverlust stellt sich also bei Pflanze I auf 0,696, bei Nr. II auf 1,134 (Verhältnis also = 1 : 1,63). Die geringe Luftfeuchtigkeit des Zimmers hatte einen raschen Schluß der Spaltöffnungen (offenbar schon nach 1 Stunde) bei Nr. II bewirkt, so daß die Unterschiede noch relativ klein sind. Andere Versuche, auch

solche mit KCl-Pflanzen, verliefen analog, und ergaben zum Teil, namentlich bei etwas größerer Luftfeuchtigkeit, noch größere Unterschiede. Von einem der letzteren sei wenigstens das Resultat wiedergegeben:

Pflanze Nr.	KCl-Gehalt des Gewebssaftes	Spezifischer Gesamtverlust in 24 Stunden	
		100 qem Oberfl.	Verhältnis
I	1,87 ‰	1,427 g	1
II	0,20 „	2,706 „	1,9

Hier ist auch bei Nr. II der gesamte Chloridgehalt als KCl umgerechnet.

Es folgt also aus diesen Versuchen, daß die anfänglichen großen Unterschiede im spezifischen Wasserverlust auf dem späteren Schluß der Spaltöffnungen bei den salzärmeren Pflanzen beruhen; aber auch nachdem überall das Schließen erfolgt ist, bleiben gleichsinnige, wenn auch geringere Unterschiede in der Wasserabgabe bestehen, die bei erheblichen Differenzen im Salzgehalt wohl fraglos auf die entsprechend verschiedenen Dampfdrucke der Zellsäfte zurückgeführt werden müssen.

Alles in allem wäre also für unsere Familie aus dem letzten Abschnitt zu folgern, daß von einer der Schimperschen Halophyten-theorie entsprechenden Herabsetzung der Transpiration durch allgemeine organische Anpassung bei den salzliebenden Formen als solchen keine Rede sein kann; erst bei den typischen Xerophyten der Wüste usw. treffen wir solche Einrichtungen an. Der Wasserverbrauch der ersteren ist vielmehr größer als bei manchen Mesophyten. Und wenn bei etwa gleicher Bodenfeuchtigkeit Pflanzen auf salzreicherem Substrat gegenüber salzärmerem eine Einschränkung der Wasserabgabe erkennen lassen, so handelt es sich offenbar um die gewöhnliche Regulierung der Transpiration infolge erschwerter Wasserzufuhr, die hier, wie Fitting eingehend zeigte, durch die osmotische Kraft des Bodens und die dadurch erhöhte Gefahr des Vertrocknens bedingt ist. Es liegt also lediglich die Wirkung mangelnder Turgeszenz vor, die nicht nur einen Verschuß der Spalten, sondern auch sogleich — sozusagen automatisch — ein Aufhören der Sekretion nach sich zieht. Die „Anpassung“ an den jeweiligen Standort dürfte sich, nach unseren Erfahrungen zu

urteilen, allein durch Turgorerhöhung, d. h. wohl vor allem durch einfache Salzaufnahme vollziehen.

Damit sind wir weit entfernt, die Schimpersche Theorie verwerfen zu wollen, die wohl für viele Halophyten zutreffen dürfte. Daran dürfte auch der von Delf festgestellte Umstand nicht allzuviel ändern, daß manche sukkulente Typen eine überraschend starke Transpiration aufweisen. Immerhin sind in dieser Richtung weitere Messungen sehr erwünscht.

Wollte man unsere Erfahrungen an den Plumbaginaceen mit der Schimperschen Halophyten Theorie in Einklang bringen, so könnte man vielleicht sagen, daß hier eben wegen der Fähigkeit der Salzsekretion eine Anlegung von Wasserspeichern usw. und namentlich auch eine Reduktion der Blattflächenentwicklung unnötig geworden sei, so daß sich die Pflanzen des großen Vorteils ausgedehnter Assimilationsflächen ohne Gefahr erfreuen dürfen.

IV. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Der anatomische Bau der Drüsen ist trotz zahlreicher ihm gewidmeter Spezialuntersuchungen stets gänzlich verkannt worden. Er ist weit komplizierter als bisher angenommen, und die Drüsen dürften unter den bisher bekannt gewordenen derartigen pflanzlichen Organen den höchst entwickelten Typus darstellen.

Die wichtigsten Teile der Drüse sind folgende: 4 „Sammelzellen“, an welche über 70 Mesophyllzellen angeschlossen sind, eine die eigentliche Drüse rings umgebende kutisierte „Grenzkappe“ mit 4 den Sammelzellen entsprechenden „Durchlaßstellen“, 4 äußere und ebensoviele innere „Becherzellen“, 4 „Nebenzellen“ und in der Mitte des Organs 4 „Sekretionszellen“. An diesen fallen namentlich eigentümliche „Sekretionsporen“ auf, unter denen kleine unkutisierte Membrankappen ausgebildet sind. Die Bedeutung der einzelnen Organteile wurde im anatomischen und physiologischen Teil der Arbeit eingehend besprochen.

Was die Tätigkeit der Drüsen angeht, so wurde zunächst die wässrige Grundlage des Sekretes behandelt. Die Drüsen gehören nicht dem Typus der Filtrationshydathoden an, wie früher behauptet wurde, sondern pressen aktiv Wasser aus. Daß der Wurzeldruck unbeteiligt ist, beweist die Sekretionsfähigkeit abgeschnittener Blätter

und Blattstücke, und daß die wirksamen Druckkräfte ihren Sitz auch nicht im Mesophyll, sondern in der Drüse selbst haben, ließ sich an isolierten Epidermisstücken dartun. Die Ausscheidungsenergie und ihre Abhängigkeit von einigen äußeren Faktoren wurde durch Versuche illustriert. Die vorhandenen Theorien über die Mechanik der Sekretion wurden kritisch behandelt, doch konnten nur Wahrscheinlichkeitsgründe dafür erbracht werden, daß gewisse organische Stoffe der Sekretionszellen und eine ungleiche Verteilung ihrer Permeabilität den Sekretionsstrom erzeugen.

Die Hauptbemühungen des Verfassers waren darauf gerichtet, die Salzausscheidung in ihren Hauptzügen klarzulegen. Nach einer gedrängten Übersicht über die wichtigsten Verbindungen, welche bei Darbietung von den Drüsen ausgestoßen werden (und zwar sind dies offenbar alle diejenigen, für die das lebende Gewebe, ohne geschädigt zu werden, überhaupt permeabel ist), wurde vor allem der Frage näher getreten, ob bei der Abscheidung dieser Stoffe aktive osmotische Arbeit, d. h. meßbare Konzentrierungsarbeit von den Drüsen geleistet wird, so wie dies für zahlreiche Drüsen des tierischen Körpers nachgewiesen werden konnte.

Diese Frage wurde mit Hilfe einer von Barger zur Bestimmung des Molekulargewichtes löslicher Stoffe empfohlenen kapillaren Methode untersucht, welche auf der molekularen Erniedrigung der Dampftension der Lösungen beruht, und in einer als „Differenzmethode“ bezeichneten Art zur Anwendung gebracht. Auf diese Weise konnte eingehend an dem Beispiel der Chloride gezeigt werden, daß eine besondere Konzentrierung in der Drüse nicht erfolgt, daß diese aber die größte Wirkung erzeugt und mit dem geringsten Wasserverbrauch arbeitet, welche ohne eine solche Einengungsarbeit denkbar sind, d. h. das Salz wird in derjenigen Konzentration abgeschieden, in welcher es im Saft des lebenden Blattgewebes jeweilig enthalten ist. Der Gehalt dieses wurde auf chemischem Wege ermittelt und der Mehrgehalt des Sekretes auf die regelmäßige in diesem auftretenden Nichtchloride zurückgeführt.

Für das Verständnis der biologischen Bedeutung der Drüsentätigkeit erwies sich nun weiter die ungemein große Verschiedenheit der Durchlässigkeit für Salz bei der Wurzel einerseits und dem Blattgewebe andererseits bedeutungsvoll. Die Berechnung des Permeabilitätskoeffizienten durch Vergleichung der praktisch gefundenen und nach der Arrheniusschen Formel berechneten isotonischen Koeffizienten war in der Wurzel wegen zu geringer Durch-

lässigkeit überhaupt nicht möglich, während für das Blattgewebe ziemlich hohe Werte erhalten wurden. Dessen hohe Durchlässigkeit trat aber bei direkten Aufnahmeversuchen und nachfolgender Chloridbestimmung noch besser zutage.

Infolgedessen tritt also mit der Bodenlösung in die Wurzel jeweilig nur sehr wenig Chlorid über, und wenn nun dessen Lösung, in die Blätter aufsteigend und dort durch die Transpiration entsprechend konzentrierter geworden, in dieser nunmehr erreichten Konzentration sezerniert wird, so wird in der Tat einer Anhäufung dort wirksam vorgebeugt, d. h. eine „Absalzung“ erreicht. Infolge der reichlichen Anwesenheit der Drüsen sowohl in der oberen wie in der unteren Epidermis ist der Weg, den die Salzlösung durch Diosmose in lebenden Zellen zurückzulegen hat, nur sehr kurz, und so ist durch die ganze Verteilung der Drüsen und die geringe Dicke der Blätter einer ausgiebigen Absalzung schon Vorschub geleistet, die dann in der leichten Wegsamkeit der lebenden Zellen ihre wirksamste Vorbedingung findet. So kann den bei genügender Turgeszenz ununterbrochen tätigen Drüsen fortdauernd weiteres Salz zuströmen.

Die Absalzung wurde dann durch Versuche mit Blättern direkt nachgewiesen. Selbst wenn sie in etwas hypertonsche Salzlösungen untergetaucht werden, findet entgegen dem osmotischen Gefälle durch die kinetische Energie des Exkretionsstromes Abgabe von Salz, also Absalzung statt. Diese Verhältnisse wurden dann durch Untersuchung der Salzbilanz von Pflanzen, die längere Zeit Salz zugeführt erhielten, und durch andere Versuche noch näher illustriert.

Mit der Salzabgabe scheint aber die Rolle der Drüsen noch nicht erschöpft zu sein. In der Literatur werden diese fast stets nur als „Kalkdrüsen“ bezeichnet, und in der Tat tritt dieser auf den Blättern unter natürlichen Verhältnissen — allerdings nur wegen seiner geringeren Löslichkeit — besonders hervor und fehlt im Sekret auch niemals, indem er offenbar als saures Karbonat ausgeschieden wird. Bei den untersuchten Arten wurde nun von mir anatomisch oxalsaurer Kalk in den Geweben überhaupt nicht gefunden, dagegen konnte Oxalsäure in wechselnder Menge auf chemischem Wege in den Geweben nachgewiesen werden. Auch bei länger andauernder Darbietung, ausschließlich an Kalzium gebundener Salpetersäure nach dem Muster der bekannten Versuche Beneckes, fehlte das Kalziumoxalat. Fällt der Oxalsäure also wirklich sonst, wie meist angenommen wird, die Rolle der Absättigung über-

schüssiger Mengen freier Basen zu, deren Säuren assimiliert wurden, so wäre das Fehlen des Kalkoxalats und die Beseitigung des Kalks durch die Drüsentätigkeit hier wohl begreiflich.

Diese Rolle dürfte besonders in den Vordergrund treten bei solchen Arten, die, wie unsere einheimische *Armeria vulgaris*, abweichend von der überwältigenden Mehrzahl oder fast allen anderen Arten keine „Salzstellen“ bevorzugen, sondern im Gegenteil sich an recht salzarme, sandige Standorte angepaßt haben. Diese nachträgliche Anpassung oder, wenn man lieber will, der Verlust der Fähigkeit, an Salzstellen zu wachsen, trat als solcher klar hervor, als nachgewiesen wurde, daß ihre Drüsen zwar imstande sind, wie die der halophilen Arten, Salz auszuscheiden, daß die ganze Pflanze sich aber bei länger dauernden Sekretionsversuchen oder vergleichend toxikologischen Versuchen als recht empfindlich gegen die Giftwirkung des Natriumchlorids zeigt. Sie dürfte daher als eine Standortvarietät von *A. maritima*, nicht umgekehrt, aufzufassen sein.

Der Eindruck, daß die Drüsen sozusagen wahllos arbeiten, wird besonders durch solche Versuche hervorgerufen, bei denen in entsprechenden Mengen dargebotene wertvolle Nährsalze abgeschieden werden, wie es z. B. die Wasserkulturen zeigten. Zum Verständnis dieser zunächst vom ökologischen Standpunkt aus befremdlichen Tatsache ist zu berücksichtigen, daß infolge Mangels eines direkten oder näheren Anschlusses der Drüsen an die Gefäßbündel diese Salze das lebende Gewebe so durchströmt haben, daß die Zellen reichlich für ihren Bedarf aus der Lösung schöpfen konnten; und auch das bereits abgeschiedene Salz geht unter natürlichen Verhältnissen für die Pflanze nicht verloren, weil es durch den Regen schließlich wieder in ihren Wurzelbereich gelangt.

In Wasserkulturen konnten die Pflanzen von *Statice Gmelini* bei Zugabe verschiedener Salze z. T. in hohen Konzentrationen dauernd gezogen werden. Dabei erreichte z. B. in einer 10proz. Natriumchloridlösung eine schlecht sezernierende, aber sonst gesunde Pflanze in ihren Blättern den enormen Turgordruck von über 165 Atmosphären, und zwar, wie aus den Katatonoseerscheinungen bei Übertragen in reines Wasser geschlossen wurde, vor allem durch Salzspeicherung. Bezüglich der sonst an den Wasserkulturen gemachten Beobachtungen sei auf den Text verwiesen.

Schließlich wurde zur besseren Einsicht in die ganze Wasserökonomie auch das Verhalten der Spaltöffnungen näher untersucht, besonders bei der erwähnten *Statice*-Art. Sie reagierten auf Feuchtigkeitsschwankungen und Beleuchtungswechsel in bester Weise. Bemerkenswert war das verschiedene Verhalten der Spalten der Blattoberseiten einer- und das derjenigen der Unterseite andererseits. Während jene selbst bei höherer relativer Luftfeuchtigkeit ganz oder teilweise geschlossen bleiben, sind die der Unterseite unter diesen Verhältnissen meist alle geöffnet. Außer dieser Gegensätzlichkeit, die nur durch die relative Lage zum Erdboden und dessen bei einer Rosettenpflanze besonders wirksamer Feuchtigkeit bedingt ist, existiert auch ein spezifischer Unterschied zwischen beiderlei Spaltöffnungen, in der Art und Weise, wie sie auf den maximalen Turgeszenzzustand und Benetzung reagieren. Hierbei öffnen sich, dem allgemeinen Schließzellmechanismus entsprechend, diejenigen der Unterseite, während diejenigen der Oberseite geschlossen werden. Durch erstere findet deshalb bei Berührung mit Wasser Infiltration der Interzellularen statt. Bei der dem Regen ja ausgesetzten Oberseite handelt es sich möglicherweise um eine entsprechende Anpassung.

Im ganzen kann von einer xerophytischen Struktur, d. h. von einer der bekannten Schimperschen Halophyten theorie entsprechenden allgemeinen Herabsetzung der Transpiration durch organische Anpassung bei den halophilen Plumbaginaceen als solchen keine Rede sein. Vergleichende Messungen der Transpiration zeigten die Wasserabgabe bei der extrem halophilen *St. Gmelini* noch erheblich größer als bei den Mesophytenbeispielen.

Schon der Besitz der vielen Drüsen kann ja nichts weniger als ein xeromorphes Merkmal sein, denn sie bedingen einen dauernden hohen Wasserverbrauch, und so kann ihre Tätigkeit, da sie mindestens einer Wasserspeicherung entgegenwirkt, für die Bewohner der im eigentlichen Sinne trockensten Gebiete schließlich bedenklich werden. Erst diese — nicht gerade allzu zahlreichen — Plumbaginaceen stellen sich uns als wirkliche Xerophyten dar, wie der ganze Blattbau und — was hier besonders zu betonen ist — die erhebliche Verminderung der Zahl der Drüsen und ihre Einsenkung unter das Niveau der Epidermis zeigt. (Vgl. im Text besonders S. 467 f. und S. 479.)

Höherer Salzgehalt der Pflanze wirkt so, daß die Spaltöffnungen mehr zum Schließen neigen als bei salzarmen Vergleichspflanzen.

Dieses Verhalten der auf salzhaltigem Boden wachsenden und salzreicheren Individuen ist ganz direkt durch erschwerte Wasserversorgung bewirkt. Die geringere Wasserabgabe beruht, wie gesagt, auf einer entsprechenden Regulation der Spaltöffnungen, ist aber auch noch nach deren vollständiger Schließung nachweisbar und dann einfach durch den geringeren Dampfdruck der salzreicheren Zellsäfte bedingt.

Wie sehr es bei Beurteilung dieser Verhältnisse auf exakte Messungen ankommt, und wie irreführend „Deutungen“ der Art sein können, wie sie von mancher Seite beliebt werden, wurde schließlich noch an vergleichenden Welkversuchen mit *Armeria vulgaris* und *A. maritima* beleuchtet. Trotz geringerer Blattflächenentwicklung transpiriert letztere bei gleichem Salzgehalt stärker und ist, wie vergleichende Messungen lehren, entgegen dem äußerlichen Anschein auch weniger „sukkulent“ als *A. vulgaris*.

Einen Widerspruch zur Schimperschen Theorie brauchen alle diese an den halophilen Plumbaginaceen gewonnenen Ergebnisse noch nicht zu bedeuten. Vielmehr ließe sich geltend machen, daß bei dieser Familie eben wegen der Fähigkeit der Salzsekretion eine allgemeine Ausbildung xerophiler Merkmale unterbleiben konnte, so daß sich die Pflanzen meist auch des Vorteils ausgedehnter dünner Assimilationsflächen ohne Gefahr erfreuen dürfen.

Halle a./S., März 1915.

Botanisches Institut der Universität.