

Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze.

Von

Dr. Rudolf Giessler.

Einer Reihe pflanzlicher Substanzen, über deren Bedeutung im Haushalt der Pflanzen wenig Sicheres bekannt war, müssen wir nach den Untersuchungen von STAHL ¹⁾ jetzt wenigstens die eine Aufgabe zuerkennen, die Pflanze im Kampfe mit der Tierwelt gegen deren Angriffe zu schützen. Hierbei kommen sogenannte spezifische Pflanzenstoffe (Alkaloide, Gerbstoffe, Bitterstoffe, ätherische Öle, Milchsäfte u. a. m.) in Betracht, deren zum Teil giftige Wirkungen schon längst bekannt sind. Wenn wegen letzterer Eigenschaft dieselben schon früher als Schutz- und Verteidigungsmittel der Pflanze hingestellt worden sind, nämlich von KUNTZE ²⁾, FOCKE ³⁾, ERRERA ⁴⁾, KERNER ⁵⁾ u. s. w., so ist diese Ansicht jedoch nie durch planmäßig ausgeführte Versuche gestützt worden. Bekanntlich hat STAHL ⁶⁾ in dieser Frage eine Entscheidung mittelst des zum ersten Male in großem Maßstabe angewandten Experimentes herbeigeführt. Durch seine Versuche, zu welchen er hauptsächlich die als Pflanzenfeinde gefürchteten Schnecken benutzte, ist die Bedeutung der angeführten Stoffe als Schutzmittel für feststehend zu betrachten. Selbstverständlich soll hiermit nicht gesagt sein, daß sie nicht noch andere Funktionen zu erfüllen hätten.

1) E. STAHL, Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass. Jena, G. FISCHER, 1888.

2) O. KUNTZE, Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst. Leipzig 1877.

3) W. O. FOCKE, Die Schutzmittel der Pflanze gegen niedere Pilze. Kosmos, Bd. X. Stuttgart 1881—82.

4) ERREBA, MAISTRIAU et CLAUTRIAU, Recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes. Bruxelles 1887.

5) KERNER, Pflanzenleben. I. Bd., pag. 400.

6) E. STAHL, l. c.

Die im Pflanzenreich weit verbreitete Oxalsäure oder deren saures Kaliumsalz, das Kaliumbioxalat ist von STAHL ebenfalls in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen worden, und nach diesen können beide neben dem Gerbstoff zu den wirksamsten Schutzsekreten gezählt werden. Nach STAHL'S Versuchen nämlich bleiben Oxalsäure führende Pflanzen, außer bei bedeutend gesteigerter Nahrungsnot, von Schnecken unberührt, während ausgelaugte Exemplare rasch verzehrt werden. Überraschend ist das Experiment, nach welchem von den Schnecken sehr gesuchte Nahrungobjekte (*Daucus carota*), mit Kaliumbioxalatlösungen von nur 1 pro mille getränkt, wenigstens eine Zeit lang vor dem Benagen von seiten dieser gefräßigen Tiergruppe gesichert sind. Dieses Ergebnis, ebenso wie die Thatsache, daß das Betropfen der Versuchstiere mit der gleichen schwachen Lösung schon starke Reizwirkungen bei diesen zur Folge hat, erscheint um so bemerkenswerter, als der Zellsaft der in Betracht kommenden Pflanzen eine viel höher konzentrierte Säurelösung als die hier angegebene darstellt.

Fassen wir die Lokalisation der Schutzstoffe in das Auge, so begegnen wir der wichtigen Thatsache, daß die Ablagerung in den Geweben für viele derselben eine periphere ist.

Für den Gerbstoff sind als Ablagerungsorte größtenteils die Epidermis mit deren Anhangsgebilden und die Gefäßbündelscheiden durch zahlreiche Arbeiten der letzten Jahre festgestellt worden ¹⁾.

ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU ²⁾ wiesen für einige Alkaloide ein fast gleiches Verhalten nach. Diesen Untersuchungen schließen sich diejenigen von DE WEVRAS ³⁾ über die Lokalisation des Atropins bei *Atropa Belladonna* an, durch welche vorwiegend die Oberhaut, subepidermales Parenchym und Phloëm als Speicherorte des Alkaloids erkannt worden sind. Das Veratrin ist nach BORSCOW ⁴⁾ in ähnlicher Weise, nämlich in den Epidermen der Wurzel, der unterirdischen Stengelteile und Zwiebeln lokalisiert.

1) Vergl. die Gerbstofflitteratur, zusammengestellt bei KRAUS, Physiologie des Gerbstoffes, Leipzig 1889, und bei L. BRAEMER, Les Tannoides. Introduction critique à l'histoire physiologique des Tannins, Toulouse 1891.

2) ERRERA, MAISTRIAU und CLAUTRIAU, l. c.

3) A. DE WEVRAS, Journal de Pharmacie et de Chimie, I, March., pag. 262.

4) Beiträge zur Histochemie der Pflanzen. Botan. Zeitung, 1874, pag. 17.

siert. Analoge Resultate erhielt ferner VOIGT ¹⁾ für die von STAHL als wirksame Schutzsekrete erkannten Lauchöle der Alliumarten. Die ätherischen Öle der letzteren werden nach diesen Untersuchungen in den Wurzeln, Stengeln, Blattstielen und Blättern innerhalb der Epidermen und Schutzscheiden gespeichert.

Die Wichtigkeit der peripheren Ablagerung dieser Schutzstoffe leuchtet ohne weiteres ein, da eine derartige Anordnung auf dem Querschnitt der Organe das unbedingt notwendige Erfordernis zur erfolgreichen Verteidigung der wertvolleren, inneren Gewebe darstellt. STAHL konnte auf die Bedeutung dieser Verhältnisse für die Abwehr kleiner Tiere nach seinen Untersuchungen ganz besonders hinweisen. Er spricht außerdem die Vermutung aus, daß für viele andere, durch seine Versuche als Schutzmittel charakterisierte Stoffe eine Oberflächenlagerung noch gefunden werden würde ²⁾.

Die Verteilung der Oxalsäure in der Pflanze ist von diesem Gesichtspunkte aus noch nicht näher studiert worden. Ich habe mir daher in der folgenden Untersuchung die Aufgabe gestellt, ihr Auftreten innerhalb des Pflanzenkörpers zu verfolgen und zu untersuchen, ob und wie weit die gefundenen Thatsachen mit der Schutzmittelfunktion der Oxalsäure in Einklang zu bringen seien. Ich will gleich mitteilen, daß sich in der Verteilung der Oxalsäure eine weitgehende Analogie mit derjenigen der vorerwähnten Schutzstoffe ergeben hat. Namentlich fällt, ebenso wie bei diesen, für die Oxalsäure gleichfalls die Ablagerung in den peripherischen Geweben auf.

Im Einzelnen lieferte meine Arbeit außerdem einige Beiträge zu der Erscheinung des Vikariierens von Schutzmitteln, welche von STAHL im letzten Kapitel seines zitierten Buches besprochen ist und in unserem Fall neue Belege für die Schutzmittelfunktion der Oxalsäure bietet.

Für die Untersuchung kommen natürlich nur oxalsäurehaltige Pflanzen mit hervortretender Acidität in Betracht, wobei letztere vorwiegend durch das in der Pflanze gelöste Kaliumbioxalat bedingt wird ³⁾. Die Frage, ob dieses oder die freie Oxalsäure im

1) A. VOIGT, Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der Alliumarten. Arb. d. Hamburger Bot. Mus., 1889.

2) STAHL, l. c. pag. 119 ff.

3) HUSEMANN, Pflanzenstoffe. Berlin 1884. — AD. MAYER, Über die Bedeutung der organ. Säuren in den Pflanzen. Landwirtsch. Versuchsstationen, XVIII., pag. 410. — A. TSCHIRCH, Angewandte Pflanzenanatomie, I., pag. 140. — O. WARBURG, Über die Bedeutung d. organ.

Zellsaft vorhanden war, ist bei der gleichen Giftwirkung beider Stoffe und bei analogem chemischen Nachweis in Rücksicht auf die biologische Fragestellung der Arbeit ohne Bedeutung. In der Folge habe ich deshalb der Kürze halber gewöhnlich die Bezeichnung Oxalsäure oder Säure gewählt.

Von bisherigen Angaben über Säureverteilung (oxalsaure Pflanzen inbegriffen), ist das Folgende bekannt. Nach der allgemeinen Regel von KRAUS¹⁾, auch anwendbar für Pflanzen mit nicht hervortretendem Säuregehalt, sind die Gesamtsäfte der einzelnen Pflanzenorgane insofern ungleich sauer, als die Blätter am erheblichsten, die Wurzeln am wenigsten Säure enthalten, während der Stengel mittlere Acidität besitzt. KRAUS findet außerdem im Stengel die Rinde resp. das grüne Gewebe saurer als das Mark und den (gewöhnlich chlorophyllärmeren) Blattstiel säureärmer als die Blattfläche. Bei WARBURG²⁾ findet sich neben der Bestätigung dieser Angaben der Zusatz, daß das Wassergewebe der Blätter in der Regel säureärmer als das grüne Gewebe ist und ferner die Blüten meist höheren Säuregehalt als die Blätter besitzen. Als Resultat der Untersuchungen von BERTHELOT und ANDRÉ³⁾ über die Verteilung der Oxalsäure in *Rumex acetosa* zeigte sich, daß bei Bestimmung der relativen Acidität der einzelnen Organe die Wurzel nur Spuren von Säure enthielt. Die oberirdischen Teile speicherten ziemlich beträchtliche Säuremengen, so daß sich das Aciditätsverhältnis von Wurzel zu Blattstiel oder Hauptnerven zur Blattspreite wie 0 : 1 : 3 stellt. In den angeführten Arbeiten ist, wie ersichtlich, stets die Säuremenge ganzer Pflanzenorgane bestimmt und weniger auf die Säureverteilung in den einzelnen Geweben geachtet worden, so daß für uns direkt verwertbare Resultate nicht vorhanden sind. Auf einige derselben wird jedoch noch zurückzukommen sein.

Die mikrochemisch-anatomische Methode, die es ermöglicht,

Säuren für die Lebensprozesse der Pflanzen. Tübinger Untersuchungen, Bd. II, Heft I, pag. 53.

1) KRAUS, Über die Wasserverteilung in der Pflanze. IV. Die Acidität des Zellsaftes. Abhandlung der Naturf. Gesellsch. zu Halle, XVI, Bd. II.

2) WARBURG, l. c.

3) Über die Bildung der Oxalsäure in Pflanzen. Studie über *Rumex acetosa*. Comptes rend. T. CII, p. 995.

den Säuregehalt jeder einzelnen Zelle *in situ* nachzuweisen, war für die vorliegende Untersuchung die allein geeignete.

Der Nachweis der Oxalsäure geschah nach vergleichenden Reaktionsversuchen mit verschiedenen in Frage kommenden Reagentien durch Chlorcalcium. Dasselbe bewirkt in den angewendeten, ziemlich konzentrierten Lösungen ein schnelles Abtöten der eingelegten Objekte und innerhalb der Gewebe eine präzise Ausfällung des oxalsauren Kalkes. Um die bei Einwirkung des Calciumchlorids auf lösliche oxalsaure Salze entstehende Salzsäure unschädlich zu machen, wurde zur Neutralisation beim Injizieren Natriumacetat verwendet. Das Verfahren, auf Längs- und Querschnitte unter dem Mikroskop das Reagens einwirken zu lassen, erwies sich als unvorteilhaft, weil an den Schnitten die leicht herausdiffundierende Säure nicht an ihrem ursprünglichen Lagerort gefällt wird.

Gewöhnlich injizierte ich die Objekte mit Chlorcalcium (1 Teil auf 3—4 Teile Wasser) unter Anwendung der Luftpumpe. Die einzulegenden Pflanzenteile dürfen dabei nicht mit Einschnitten, um etwa das Eindringen des Reagens zu fördern, versehen werden, da durch dieses Verfahren eine präzise Fällung, ebenfalls aus den ebenerwähnten Gründen, in der Nähe der Schnittränder unmöglich wird. Das im Reagens abgetötete Material wurde im Wasser ausgewaschen und für die mikroskopische Untersuchung in absolutem Alkohol gehärtet. In vielen Fällen kann verwertbares Material durch Eintauchen von Pflanzenteilen in kochende Chlorcalciumlösung gewonnen werden.

Ohne ausführliche quantitative Bestimmung vorzunehmen, schloß ich auf die Menge der vorher vorhandenen Säure aus der Quantität des gebildeten Niederschlags, und es hat sich dieser allerdings nur approximative Rückschluß bei der gewählten Fragestellung für ausreichend genau erwiesen.

Was die Formen des gefällten Kalkoxalats betrifft, so waren dieselben in den verschiedenen Geweben und selbst innerhalb der einzelnen Zellen ungemein wechselnd. Meistens lagen außerordentlich unregelmäßige Gestalten vor. Die Unterschiede der Säurekonzentration bestimmter Gewebe oder Zellen nach den gefällten Krystallformen zu bestimmen, wie es nach den Versuchen von

1) L. KNY, Über Krystallbildung beim Oxalat. Ber. der d. bot. Ges. V, p. 387.

2) F. G. KOHL, Anatomisch-physiolog. Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.

KNY¹⁾ und von KOHL²⁾ vielleicht hätte angestrebt werden können, war aus diesem Grunde nur in wenigen Fällen möglich.

Das niedergeschlagene Kalkoxalat stellt häufig eine äußerst feinkörnige, kryptokrystallinische Masse dar, die entweder außerhalb oder innerhalb des kontrahierten Plasmaschlauchs erscheint. Das abgetötete Plasma mit dem anlagernden, feinkörnigen Aggregat ergibt bei gekreuzten Nicols nur eine schwache Polarisationswirkung, die bei Anwendung von Lösungsreagentien sofort aufgehoben wird. Diese Verhältnisse liegen gewöhnlich in Zellen von wenig beträchtlicher Acidität oder in langgestreckten und flachen Zellen vor, in denen ein eingeengter Saft Raum die Ausbildung größerer Krystallindividuen verhindert. Beispiele hierfür finden sich in den Blattstiel- und Stengelepidermen, ferner gewöhnlich in den Zellen des Assimilationsparenchyms.

Sphaerite von mannigfachster Gestaltung wurden vielfach beobachtet, sie entsprechen gewöhnlich den bei KOHL¹⁾ abgebildeten Formen, zeigen allerdings öfter eine centrale Höhle oder zerklüftetes und zerfressenes Äussere. Dieselben durchsetzen in einer großen Mehrzahl von Fällen die Zellmembranen und zwar ist diese Niederschlagsart für sehr dünnwandiges Gewebe charakteristisch, wie wir es z. B. in Blüten- und Kelchblättern, Blattstipulae und schließlich auch Blattstielepidermen der Oxalideen und Begonien mehrfach antreffen. In manchen Gewebepartien konnte das gesamte gefällte Kalkoxalat der Zelle in dieser Lagerung und Gestaltung sich präsentieren. Krystalle von wirklich regelmäßiger Ausbildung wurden relativ selten beobachtet, dagegen waren Gestalten mit geringer Anzahl ausgebildeter Krystallflächen und von schwer erkennbarem System desto häufiger. Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen bestand in Zellen mit größerem Zellsaft Raume und größerer Acidität der gesamte Niederschlag aus regelmäßigen, monoklinen Krystallen, den sogenannten rhombischen Tafelchen. (Beispiele hierfür liefern die großen Blattstiel- und Blütenstengelzellen einiger *Oxalis* species.) Am allerhäufigsten war in den weitleumigen Zellelementen der ausgefallte oxalsäure Kalk in formlosen Klumpen zusammengeballt. Dieselben waren stark lichtbrechend, von Bogenflächen begrenzt und meist stark zerklüftet. Sie sind anzusehen als Krystall- und Sphaeritkonglomerate, zusammengesetzt aus reduzierten und stark verzerrten Einzelindividuen oder auch als Übergangsformen zwi-

1) F. G. KOHL, l. c.

schen beiden Erscheinungen. Diese merkwürdigen, geballten Massen machen entweder die gesamte Niederschlagsmenge einer Zelle aus oder es können neben solchen Klumpen außerdem noch regelmäßige oder halbregelmäßige Krystalle und Sphaerite neben Kalkoxalat in Sand- und Körnerform gefällt sein.

Näher darauf einzugehen, durch welche Bedingungen diese komplizierten Verhältnisse bei der Ausfällung des Kalkoxalates in der Pflanze geschaffen werden, halte ich an dieser Stelle für unangebracht. Es ist selbstverständlich anzunehmen, daß das Entstehen einer bestimmten Kalkoxalatform und die Lagerung derselben innerhalb der Zelle in der Hauptsache von dem Konzentrationsgrad der einwirkenden Stoffe und der Schnelligkeit der Einwirkung des Fällmittels abhängig ist ¹⁾.

Zur Prüfung des erhaltenen Niederschlags wurden die für das Kalkoxalat charakteristischen Erkennungsreagentien, Essigsäure, Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure angewendet. Ausgezeichnete Dienste leistete Schwefelsäure, durch welche bei genügender Verdünnung sehr geringe Niederschlagsmengen durch sofortiges Aufschießen von Gypsnadeln ermittelt werden konnten. Erfolgreiche Verwendung fand auch der Polarisationsapparat, besonders für vorher in Chloralhydrat durchsichtig gemachte Schnitte und ganze Blätter. Im Bezug auf letztere war das Verfahren mit Chloralhydrat besonders angebracht um zu einem klaren Urteil in der Säureverteilung über die ganze Blattfläche zu gelangen.

Das Untersuchungsmaterial bestand aus Species der Gattungen *Rumex*, *Oxalis* und *Begonia* des hiesigen botanischen Gartens. Verschiedene interessante, für unsere Zwecke gut sich eignende Oxalisspecies erhielt ich aus dem Freiburger botanischen Garten, für deren gütige Überlassung ich Herrn Professor HILDEBRAND ganz besonders Dank schuldig bin.

Jede Species wurde wegen des vielfach bemerkbaren adstringierenden Geschmackes zugleich auf Gerbstoff unter Verwendung von Kaliumbichromat untersucht. Für diese Doppelinjektion wurden beiderseitig Versuchsstücke derselben Pflanze und nahezu gleich ausgebildete Organe ausgewählt. Zur Kontrolle sind stets einige derselben halbiert und die verschiedenen Hälften zur Gerbstoff- resp. Säureuntersuchung herangezogen worden. Die mit Kaliumbichromat behandelten Stücke dienten zugleich als

1) F. G. KOHL, l. c.
L. KNY, l. c.

Kontrollobjekte, um über das eventuelle Vorhandensein schon vorher in der Pflanze abgelagerten Kalkoxalats Aufschluß zu bekommen.

Was die Untersuchung auf Gerbstoff mittelst Kaliumbichromat betrifft, so weiß ich sehr wohl, daß nach neueren Arbeiten durch dieses Reagens außer Gerbstoffen auch chemisch mit diesem nicht verwandte Substanzen den bekannten braunen Niederschlag geben. Durch die Bezeichnung „Gerbstoff“ soll daher über die chemische Natur der durch Kaliumbichromat gefällten Stoffe nichts gesagt sein. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß, soweit darauf geprüft wurde, die betreffenden Substanzen außer der Chromatreaktion den adstringierenden Geschmack und diejenigen Reaktionen mit Kupferacetat, Eisenchlorid u. a. zeigten, welche von den Chemikern bis vor kurzem für die als „Gerbstoffe“ hingestellten Körper angegeben worden sind.

Die folgenden Untersuchungen wurden mit freundlicher Unterstützung des Herrn Professor STAHL ausgeführt. Demselben für sein liebenswürdiges Entgegenkommen meinen ergebensten Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Verpflichtung.

II. Untersuchungen an Rumexarten.

Die Aciditätsverhältnisse sind innerhalb einer und derselben Gattung an besonders geeigneten Species etwas ausführlich dargestellt worden, während für die übrigen bei der vielfach vorhandenen Gleichheit der Resultate nur abweichende Vorkommnisse hervorgehoben sind. Die ersten Untersuchungen erstreckten sich auf Rumexarten, speziell auf *Rumex acetosa*, welche Art bezüglich ihres Säuregehaltes ungefähr eine Mittelstellung unter den säureführenden Species aller drei Gattungen einnimmt. Wenn daher die untersuchten Formen oder deren Teile im Laufe der Darstellung als säurereich oder säurearm bezeichnet werden, so liegen dieser Abschätzung als Maßstab die bei *Rumex acetosa* vorgefundenen Verhältnisse zu Grunde.

Rumex acetosa.

An den Blättern des Sauerampfers führt die Epidermis der Unterseite die meisten Spaltöffnungen. Die Spreite besteht aus ein- oder zweischichtigem Palissadenparenchym und engmaschigem Schwammgewebe, welches unterhalb der Palissadenschichten Zellen mit Kalkoxalatdrusen und Einzelkrystallen enthält. Auf der

Ober- und Unterseite des Blattes sitzen mehrzellige, papillöse und längere, starre, einzellige Haare. Letztere sind besonders häufig an der Nervenunterseite, ferner kommen sie vor am Blattstiel und am Stengel und zwar an letzteren besonders in der Blütenregion. Sie besitzen eine durch vorspringende Cuticularknötchen oder -Leisten bedingte, rauhe Oberfläche, eine Erscheinung, die man an den Epidermiszellen des Blattrandes und des Stengels mehrfach nachweisen kann. Die gestielten, grundständigen Blätter sind in ihrem Bau von den Stengelblättern nicht verschieden. Der erhaltene Kalkoxalatniederschlag war in den Blättern meist feinkörnig, kryptokrystallinisch.

In den beiderseitigen Epidermen ausgewachsener Blätter ist die Säure am stärksten angehäuft. Die Zellen sind nicht im gleichen Maße säurespeichernd, denn neben säurereichen, mit Niederschlag fast angefüllten sind leicht säureärmere oder sogar säurefreie zu unterscheiden. Letzteres bezieht sich nur auf die Schließzellen der Spaltöffnungen und deren Nebenzellen, wobei die Schließzellen immer säurefrei sind. Die in der Vierzahl vorhandenen Nebenzellen dagegen waren bald alle säurefrei, oder es führten nur einzelne derselben geringe Säuremengen. In der unteren Epidermis läßt sich daher bei der bedeutend größeren Anzahl von Spaltöffnungen gegenüber der Oberseite meist ein beträchtlicher Ausfall von Säure feststellen.

In den Krystalldrüsenzellen habe ich keine weitere Ausfällung beobachten können.

Die nach dem Blattrand zu länger gestreckten, und wie schon erwähnt, mit körnig verdickten und überhaupt mit stärkeren Membranen versehenen Zellen enthalten weniger Säure als diejenigen der Blattfläche; ähnlich verhalten sich die kurzen, borstigen Haare, während die papillösen Haare sich stets als säurefrei erweisen.

Untersuchungen an minder entwickelten Blättern ergeben weniger deutliche Resultate, da die Säuremengen sich um so geringer zeigen, je jünger die Blätter sind. Wenn dies auch in gewissem Grade nach der allgemeinen Aciditätsregel, nach welcher für die einzelnen Organe der Pflanze die Säuremenge mit dem Alter relativ zunimmt, vorauszusehen war ¹⁾, so wurde für *Rumex acetosa* das Zurückweichen der Säure in der Epidermis der Stengelblätter nach jüngeren Organen zu als auffällig schnell festgestellt. Schon gut entwickelte, gegenüber ausgewachsenen um die Hälfte

1) G. KRAUS, l. c.

kleinere Blätter enthielten sehr geringe Säurequantitäten. Etwas veränderte Verhältnisse liegen bei den grundständigen, am Standort gewöhnlich im Gras verborgenen Blättern vor. An diesen waren in kleinen, unentwickelten Spreiten noch erhebliche Mengen Säure nachweisbar. Man kann dies schon an dem Geschmack erkennen, auch belehrt derselbe sogleich darüber, daß mit dem Zurücktreten der Säure der Gerbstoff sich bemerkbar macht. Von dem gleichzeitigen Auftreten des Gerbstoffes in den Geweben soll jedoch erst später die Rede sein.

In manchen Fällen dehnte sich in jüngeren Blättern, in denen der Säurenachweis noch deutlich gelang, der Säuremangel auf einen größeren Umkreis um die Spaltöffnungen aus. Nur wenige mit Säure erfüllte Zellen fanden sich in der unteren, eine größere Anzahl in der oberen Epidermis. Blätter in den jüngsten Stadien der Entwicklung, welche eben entfaltet oder noch von den Blattstipulae eingehüllt sind, zeigen keine Spur von Säure.

Die Epidermis des Mittelnerven ist in jüngeren Blättern, in denen die Oberhautzellen der Blattfläche schon beträchtlichen Säuremangel erkennen lassen, vor allem nach der Blattbasis zu säurereich, ebenso das Parenchym. Die stärkeren, sekundären Nerven schließen sich nur bezüglich des Parenchyms dem Hauptnerven an.

Die Oberhaut des Blattstiels ist säureärmer als die Blattoberhaut, und das subepidermale Collenchym enthält nur Spuren von Säure. Das Parenchym ist hingegen säurereich, und dieses gilt sowohl für das peripher gelegene, als für das Markparenchym. Das an das grüne Gewebe anstoßende Rindenparenchym, speichert in seinen großen Zellen Säurequantitäten, wie sie bei *Rumex acetosa* in keinem anderen Gewebe gefunden werden konnten. Die Bestandteile des Gefäßbündels sind wie schon im Blatt auch hier säurefrei.

Der Stengel ist überall und hauptsächlich in der Blütenregion reich mit mechanischen Elementen versehen. Die Kanten sind durch Collenchympartien gestärkt, während starkes, die Gefäßbündel zum Teil umfassendes und zum konzentrischen Ring zusammenschließendes Sklerenchym beinahe die Hauptmasse des Gewebes ausmacht. Bei diesem Mangel an saftreichen Gewebeelementen steht daher der relative Säuregehalt im Stamm der Pflanze demjenigen des Blattstiels bedeutend nach. Die Epidermis der stärkeren Stengelpartien birgt ebenso wie das Collenchym geringe Säurequantitäten und es

muß in der Sproßaxe von *Rumex acetosa* das Parenchym als das säurereichste Gewebe bezeichnet worden. Für die Gefäßbündelteile bleiben die für den Blattstiel angegebenen Thatsachen bestehen, und ich bemerke gleich an dieser Stelle, daß die Säureleere der Gefäßbündelelemente ganz allgemein für die untersuchten Species der drei Gattungen festzustellen ist. Nach der Blütenregion nimmt die Säuremenge in allen Geweben schnell ab, so daß die obersten Internodien nur noch im Parenchym einigermaßen säurehaltig sind. Das Zurücktreten der Säure in der Blütenregion fällt um so mehr auf, als man gewohnt ist, in derselben häufig eine Verstärkung der bereits vorhandenen Schutzmittel zu beobachten. Sämtliche Blütenteile: Perigon, Fruchtknoten, Staubfäden und Griffel sind säurefrei.

Die nach früheren Untersuchungen selbst bei Pflanzen mit hervorragender Acidität als säureärmstes Organ hingestellte Wurzel, für welche bei *Rumex acetosa* nach genauer quantitativer Methode von BERTHELOT und ANDRÉ¹⁾ keine oder nur Spuren von Oxalsäure konstatiert worden waren, fand ich stets vollständig säureleer.

Bei der Untersuchung von *Rumex acetosa* fällt störend die gleichzeitige Anwesenheit von Gerbstoff in das Gewicht. Derselbe, mit der Säure zum Teil in dem gleichen Gewebe auftretend, wird durch Chlorcalcium, sobald er in stärkerer Konzentration vorhanden ist, als grau-schwärzliche oder auch als bräunliche Masse niedergeschlagen, welche ein deutliches Hervortreten des gefällten Kalkoxalats verhindert. Wegen dieser Unannehmlichkeit ist *Rumex acetosa*, noch weniger *Rumex acetosella* geeignet, ein klares Bild der Säureverteilung zu geben. Als vorzügliches Objekt innerhalb der Gattung kann dagegen in dieser Hinsicht die folgende Species, *Rumex scutatus* gelten, welche bei größerem Säurereichtum wenig Gerbstoff enthält.

Rumex scutatus.

Die ziemlich succulenten Blätter dieser sehr sauren Ampferart zeigen ähnlichen Bau wie diejenigen von *Rumex acetosa*. Es finden sich auch die kleinen mehrzelligen, köpfchenförmigen Haare wieder, die hier ebenfalls säurefrei sind.

An ausgewachsenen Blättern können bei *Rumex scutatus* besonders deutlich die beiden Epidermen als Speichergewebe der

1) BERTHELOT und ANDRÉ, l. c.

Säure erkannt werden. Obere und, untere Epidermis bergen davon fast gleiche Mengen, nur wird ein geringer Säureausfall für die Unterseite durch die Säureleere der Spaltöffnungsschließzellen bedingt. Die bei *Rumex acetosa* beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Säureverteilung bezüglich der Nebenzellen fielen hier weg. Keine Region der Blattfläche war durch besondere Säureanhäufung ausgezeichnet, so daß die Oberhaut in der Gegend der Blattspitze, am Blattgrund und am Blattrand ebenso säurehaltig als an den mittleren Blattpartien ist.

Die Säure nimmt nach den jüngeren Blättern zu, in den Epidermen nicht so schnell ab, als es bei *Rumex acetosa* der Fall ist. Blätter, an Fläche um die Hälfte kleiner als ausgewachsene, haben relativ viel Säure in beiden Oberhäuten und selbst in unentfalteten, zusammengerollten Blättchen ist noch deutlich Säure nachzuweisen.

Rumex scutatus giebt bezüglich des Blattes auch genauen Aufschluß über den Säuregehalt des Chlorophyllgewebes. Säure enthalten die an die Epidermen grenzenden Chlorophyllschichten, die aus größeren, chlorophyllärmeren Zellen bestehen, während die mittleren Zellschichten des Blattes außer den zahlreichen Krystalldrüsen kein Kalkoxalat erkennen lassen. Gegenüber den Säurequantitäten der Epidermen müssen jedoch diejenigen der angegebenen Chlorophyllschichten als geringe bezeichnet werden.

In jungen, saftigen Stipulargebilden sind hauptsächlich die Epidermen die Säurespeicher, nur nach der Basis zu gehen sie dieses Vorzugs verlustig, da alle Gewebsschichten gleich große Säurequantitäten enthalten. Nach dem nur aus zwei kleinzelligen Zellschichten bestehenden Spitzenteil der Stipulae tritt die Säure erheblich zurück. Bemerkenswert ist, daß die von ihnen umschlossenen, jungen Blättchen vollständig säurefrei sind.

Die Blattstielepidermis führt relativ weniger Säure als die Oberhaut der Blätter. An den Kanten ist der Säureinhalt der Zellen ein geringerer als an den übrigen Stellen des Umfangs. Merkwürdig dabei ist, daß manche Zellen von Niederschlag ganz erfüllt angetroffen werden, während bei anderen das Gegenteil der Fall ist. Im grünen Rindengewebe des Blattstiels wurden geringere Säuremengen gefunden, die aber nach dem mehr central gelegenen, chlorophyllarmen Gewebe zu sich verstärken. Dieses zwischen Chlorophyll und Säure, hier wie im Blatt sich ergebende antagonistische Verhältnis kann überhaupt als Regel gelten und es läßt sich dasselbe an jedem weiteren Untersuchungsobjekt mit Leichtigkeit verfolgen.

Eine Bevorzugung der Gefäßbündelscheide als Säureablagerungsort analog dem bekannten Verhalten anderer chemischer Schutzstoffe ist nicht zu bemerken, im Gegenteil finden sich in dem die Gefäßbündel umgebenden kleinzelligen Gewebecylinder nur unerhebliche Säuremengen.

Im Stengel, wo ebenso wie bei *Rumex acetosa* durch Ausbildung beträchtlicher, mechanischer Gewebepartien die Gelegenheit zur Säureablagerung verringert wird, enthält die Epidermis noch hinreichende Mengen sauren Saftes. Im saftreichen Mark finden sich langgestreckte, große Zellen, welche bei einer Länge von 0,6–0,7 mm oft enorme Säurequantitäten enthalten.

In Krystalldrüsenzellen, in denen die Kalkoxalatgebilde fast den ganzen Zellraum beanspruchen, wurden, und es gilt dies für alle untersuchten Pflanzen, niemals durch Chlorcalcium Fällungen erzielt.

In der Blütenregion sind die Stengelinternodien viel säurericher, als bei der vorigen Species wie dies schon der Geschmack und das Fällen des ausgepreßten Saftes beweist; allerdings muß hervorgehoben werden, daß die Epidermis ebenfalls nicht sehr hervorragenden Anteil an der Säurespeicherung nimmt, sondern wie dort diese Funktion mehr den parenchymatischen Elementen überläßt.

Das Perigon ist in allen Zellschichten gering säurehaltig, dagegen sind die kleinen Blütendeckblätter, solange sie unentwickelte Blüten schützend einhüllen, säurereich und speichern die Säuren vorwiegend in den Epidermen.

Im stark holzigen Rhizom von *Rumex scutatus* wurden sehr geringe Säuremengen in den Parenchymzellen gefunden. Der saure Geschmack dieses Organs ist einem adstringierenden gewichen. Letztere Eigenschaft ist auch an der Wurzel bemerkbar, die in allen Teilen: Wurzelrinde, axiler Teil, Wurzelspitze und Wurzelhaaren als völlig säurefrei gelten kann.

Analoge Befunde wie *Rumex scutatus* lieferte *Rumex roseus*, *Rumex vesicarius* und *Oxyria elatior*. Eine Darstellung der Aciditätsverhältnisse für diese Species würde fast einer Wiederholung der an *Rumex scutatus* gewonnenen Resultate gleich kommen.

Rumex acetosella zeigt bezüglich der Säureverteilung ähnliche Verhältnisse wie *Rumex acetosa*, wengleich der Nachweis der Säure an der kleineren Ampferart ihrer geringeren Acidität halber schwieriger ist. Als säurespeichernd kommen im völlig ausgebildeten Blatt von *Rumex acetosella* gleichfalls

beide Epidermen in Betracht, und zwar steht die untere Epidermis der oberen an Säurereichtum um ein kleines nach. Bezüglich der übrigen Organe und Gewebe sind die Befunde von *Rumex acetosa* in den Hauptsachen zu wiederholen.

Von anderen *Rumex*arten wurden weiterhin untersucht: *R. sanguineus*, *R. patientia*, *R. alpinus*, *R. salicifolius*, *R. crispus*, *R. conglomeratus*. Sämtliche Species schmecken durchaus nicht sauer, dagegen adstringierend, jedoch werden aus den ausgepreßten Blatt- und Stengelsäften von *R. patientia* und *R. crispus* minimale Kalkoxalatmengen gefällt. Die Untersuchung stellt bei letzteren Species im Parenchym des Stengels, Blattstiels und der Blattrippen außerordentlich geringe Säurequantitäten fest.

III. Untersuchungen an Begonien.

Die Untersuchung an oxalsauren Begonien ändert in der Hauptsache an den bisherigen Resultaten durchaus nichts, es werden jedoch interessante Verhältnisse in der Säurespeicherung durch einige für diese Gattung charakteristische, morphologische Eigenschaften bedingt. Ausführlicher von den untersuchten Species bespreche ich nur *Begonia manicata*.

Begonia manicata.

Dieselbe besitzt als obere Epidermis ein zwei-, an einigen Stellen dreischichtiges Wassergewebe, während die Unterseite ständig ein doppeltes aufweist. Die äußerste Wassergewebsschicht beider Seiten besteht aus kleinen Zellen, die an Größe weit von denen der unteren Schicht übertroffen werden. Die großen, ausschließlich an der Unterseite sich findenden Spaltöffnungen treten zu kleinen Gruppen mit großer gemeinsamer Atemhöhle zusammen. Auf Ober- und Unterseite des Blattes stehen vereinzelt, in das Wassergewebe eingesenkt und durch einen mehrzelligen Fuß mit dem Chlorophyllgewebe direkt verbunden, kurz gestielte Köpfchenhaare, deren Endzelle ein stark lichtbrechendes, Gerbstoffreaktion zeigendes Sekret enthält. Außerdem sind von Trichomen die den meisten Begonien eigenen Zotten vorhanden, welche bei *Begonia manicata* und einigen anderen Species öfters in breitere, gefranzte Schuppen übergehen und besonders den oberen Teil des Blattstiels manschetten- oder ringkragen-

förmig angefügt sind. Von KERNER¹⁾ werden sie als Abwehreinrichtung der *Begonia*blätter gegen kleinere, aufkriechende Insekten und Schnecken aufgefaßt, eine Ansicht, die ich meinerseits durch Beobachtungen nie bestätigt gefunden habe. Der Blattstiel hat einfache Epidermis, subepidermal folgt, wie bei den meisten *Begonien* collenchymatisches Gewebe. Die Gefäßbündel liegen inmitten zartwandigen Parenchyms, dessen Zellen bis zum Mark vereinzelt Chlorophyllkörner enthalten. Der Stamm ist vielfach mit Korkschichten versehen.

Die ganze Pflanze ist äußerst saftreich, jedes Organ liefert, ausgenommen die stark adstringierend schmeckende Wurzel, intensiv sauren Zellsaft, aus welchem auf dem Objektträger große Kalkoxalatmengen gefällt werden können.

Im Blatt wird die Säure, wie voranzusehen war, in bedeutenden Mengen in den Schichten der zellsaftreichen, beiderseitigen Wassergewebe abgelagert. Die kleinzellige, gewöhnlich Leukoplasten führende, äußerste Schicht derselben zeigt nur geringen Säuregehalt, dagegen sind die an das Chlorophyllgewebe stoßenden, aus großen Zellen bestehenden Schichten außerordentlich säurereich. Der Niederschlag in letzteren besteht gewöhnlich aus den erwähnten hellglänzenden, geballten Kalkoxalatmassen, neben denen ziemlich gut ausgebildete Kristalle nicht selten sind.

Die Köpfchenhaare fand ich bei *Begonia manicata*, ebenso wie bei allen anderen Gattungsgenossen immer säureleer. Anders verhalten sich die Zotten und gefranzten Schuppen. In dem ganzen Zottengewebe sind nicht unbedeutende Säuremengen enthalten, und zwar ist die Basis des Trichoms meist reicher bedacht als die Spitze. Die Zellen der Zotten speichern oft mehr Säure, als z. B. in den, ungefähr gleich großen Zellen der Blattstiel-epidermen von *Rumex*arten aufgefunden werden konnte.

Die großen Schließzellen der Spaltöffnungen sind fast immer säurefrei, die Nebenzellen gewöhnlich säurefrei oder gering säurehaltig.

Im Chlorophyllgewebe sind im Vergleich zu den epidermalen Blattschichten unbedeutende Säurequantitäten abgelagert, hierbei ist das Schwammparenchym als Speicherort um ein geringes bevor-

1) A. KERNER, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschrift d. k. k. zoolog. bot. Gesellsch. Wien, 1876, p. 201.

zugt. Am Blattrand enthält die aus niedrigen Zellen zusammengesetzte, einschichtig gewordene Epidermis geringe Säuremengen.

Die aus chlorophyllarmen, saftreichem Gewebe bestehenden Stipulargebilde speichern in allen Gewebeschichten, ohne daß in dieser Hinsicht die Epidermis in den Vordergrund tritt, reichlich Säure.

In der gering säurehaltigen Epidermis und dem Collenchym der Blattrippen fanden sich manchmal isolierte oder auch zu Reihen in der Längs- oder Querrichtung geordnete Zellen, die von niedergeschlagenem Kalkoxalat vollständig erfüllt waren. In der Umgebung dieser Zellen ließ sich dann jedesmal ein Mangel an gefällttem, oxalsaurem Kalk konstatieren. Schon bei *Rumex scutatus* hatten wir diese Thatsache beobachten können und bei *Begonien* und *Oxalideen* kann diese Erscheinung ebenfalls in den verschiedenen Organen hie und da bemerkt werden. Aus diesem Befund ist auf eine diesem Verhalten entsprechende Säureablagerung wohl nicht zu schließen, und die betreffenden Zellen dürften als Säureidioblasten nicht anzusehen sein. Man wird vielmehr diese Erscheinung auf Mängel der Präparationsmethode zurückzuführen haben, da zahlreiche andere Objektstücke eine regelmäßige Verteilung des Niederschlags erkennen ließen.

Das Parenchym der Blattnerven ist sehr reich an Säure, die in der kleinzelligen Gefäßbündelscheide, ebenso wie bei *Rumex scutatus* deutlich zurücktritt. Die an den Blattrippen gewonnenen Resultate wiederholen sich in entsprechender Weise bei der Untersuchung am Blattstiel. Im Stamme von *Begonia manicata* werden in der Epidermis und im Rindenparenchym geringe Säurequantitäten abgelagert. Säurefrei ist der Cambiumring, säurereicher als das Rindengewebe dagegen das Mark. Nach dem Rhizom nimmt der Säuregehalt mehr und mehr ab, und es weicht der saure Geschmack einem adstringierenden. Die Untersuchung an Wurzeln ergibt schließlich betreffs der Säurespeicherung ein völlig negatives Resultat, wie überhaupt gänzlicher Säuremangel dieser Organe bei allen *Begonien* festzustellen ist. Die Wurzeln derselben zeigen in hervorragender Weise einen intensiv bitteren und adstringierenden Geschmack, auf welche Eigenschaften schon KLOTZSCH¹⁾ in seiner Monographie hinweist.

Anführen will ich endlich noch, daß die Untersuchung an jüngeren Organen von *Begonia manicata*, hauptsächlich Blättern, zu Er-

1) KLOTZSCH, *Begoniaceen - Gattungen und Arten*. Abhandl. d. Berliner Kgl. Akad. d. Wissenschaften, 1854.

gebnissen führt, wie sie für die *Rumex*arten schon erwähnt wurden. In unentfalteten Blättchen von ungefähr 5 qcm Fläche sind noch erhebliche Säuremengen in den Wassergeweben vorhanden, jedoch ist dasjenige der Unterseite säureärmer als das der oberen. In dem oberen Wassergewebe fiel außerdem die ungleichmäßige Verteilung des Kalkoxalatniederschlags auf die einzelnen Zellen sonders auf. Die Zotten und Schuppen dieser jungen Blättchen sind schwach sauer.

Ähnliches Verhalten wie *Begonia manicata* zeigt *Begonia stygmosa*. Für die Blätter derselben gelten die bei voriger Species gemachten Angaben. Der mit gefranzten, schwach säurehaltigen Schuppen besetzte Blattstiel führt Säure in Epidermis und besonders im Rindenparenchym. Die peripheren Parenchymzonen waren in einem Falle allein säurespeichernd, da die centralen Partien allmählich in stärkeführende übergingen. Dieses antagonistische Verhältnis in der Säure- und Stärkeablagerung, ähnlich demjenigen zwischen Säure und Chlorophyll, läßt sich überhaupt immer feststellen. Der grobenteils mit Periderm versehene Stamm speichert minimale Säuremengen in der an manchen Stellen noch unveränderten Epidermis; wenig erhebliche Quantitäten treffen wir im Parenchym desselben an.

Allen in der Folge untersuchten *Begonien* kommt im Bezug auf die Laubblätter gleichfalls die Eigenschaft zu, in den mehr oder minder als Wassergewebe ausgebildeten Epidermen fast ausschließlich die Säure abzulagern. Schwach sauer sind die mit einschichtigen Wassergeweben versehenen Blätter von: *B. Rex* nebst ihren Varietäten, *B. Olbia*, *B. argyrostigma*, *B. imperialis* var. *smaragdina*. Erheblicheren Säurequantitäten begegnen wir dagegen in den ebenfalls einfachen Wassergeweben von Knollenbegonien, *B. prestoniensis* und *B. Liminghi*. Die mehrschichtigen Oberhautgewebe der übrigen untersuchten *Begonien* sind zum Teil von sehr beträchtlicher Acidität. Beginnen wir mit den gering sauren Species, so erhalten wir ungefähr folgende Reihenfolge: *B. scandens*, *B. metallica*, *B. acerifolia*, *B. Scharffiana*, *B. gogoensis*, *B. ricinifolia*, *B. heracleifolia-nigrescens*, *B. nelumbifolia* und *B. incana*.

Begonia incana mit einem wolligen, an der Blattunterseite besonders dichten Haarfilz bedeckt, entwickelt an der Oberseite ausgewachsener Blätter ein ungefähr achtschichtiges, aus großen Zellen bestehendes Wassergewebe, welches enorme Mengen Säure

speichert. Das wenig mächtige, zwei- oder dreischichtige Wassergewebe der Unterseite macht zusammen mit dem Assimilationsgewebe an Ausdehnung ungefähr den dritten Teil des Blattquerschnittes aus. Das Wassergewebe der Blattoberseite enthält nach der Behandlung mit Chlorcalcium gewöhnlich alle Niederschlagsformen des Kalkoxalats, welches, in grosser Menge ausgefällt, an Querschnitten mit bloßem Auge wahrgenommen werden kann. Das untere Wassergewebe enthält relativ ebenfalls beträchtliche Säuremengen. Junge Blätter sind bei einem Längsdurchmesser von 3 cm noch stark sauer, schmecken zugleich aber auch sehr adstringierend. Die jüngsten, mit außerordentlich dichtem Haarfilz bedeckten Blättchen entbehren der Säure in den minimal entwickelten Wassergeweben. Jugendstadien der später luftführenden Wollhaare findet man an Blättern jüngeren Alters öfters säureführend.

Wie *Begonia incana*, so entwickeln noch viele andere *Begonien* an der Oberseite der Blätter ein stärkeres Wassergewebe und speichern in demselben eine entsprechend größere Säuremenge, als es für die Blattunterseite der Fall ist. Dieses Verhältnis zeigen besonders die Arten: *B. incana*, *B. argyrostigma*, *B. ricinifolia*, *B. nelumbifolia*, *B. Scharffiana* und *B. heracleifolia-nigrescens*. Ein umgekehrtes Verhältnis findet sich bei *B. gogoensis*, deren obere Blattepidermen an Größe der Zellen und an Säurereichtum den Wassergeweben an der Unterseite der Blätter nachstehen.

Kaum nötig ist es, nochmals darauf hinzuweisen, daß mit wenigen Ausnahmen die Assimilationslamelle der Blätter, analog dem Verhalten von *Begonia manicata*, auch bei den übrigen *Begonien* als säurespeichernd fast nicht in Betracht kommt. Nur bei *B. Rex* führten die subepidermalen Schwammparenchym-schichten ungefähr gleiche Mengen Säure wie die anstoßende Oberhaut der Blattunterseite. In keinem anderen Fall hat sich für Zellschichten des inneren Blattgewebes dieses Resultat wiederholt. Geringe Säuremengen im Blattparenchym enthielten ferner *B. Scharffiana*, *B. gogoensis*, *B. ricinifolia*, *B. heracleifolia-nigrescens* und die Knollenbegonien. Außerdem ist noch anzuführen, daß in dem nur wenig Chlorophyll führenden Blattparenchym der Nebenblätter aller Species sich neben den Säuremengen der Epidermis stets sehr bemerkenswerte Quantitäten finden.

Hervorzuheben ist schließlich, daß *Begonien* von geringerer Acidität vor allem wenig Säure in der Epidermis und den sub-

epidermalen Schichten des Blattstieles und auch des Stengels enthalten, während das centrale Gewebe sehr säurereich sein kann; dies ist der Fall bei *B. Rex*, *B. argyrostigma*, *B. metallica*, *B. scandens*, *B. fuchsoides*, *B. gogoensis*, *B. acerifolia*. Geringere Säuremengen enthalten bei diesen Formen ferner die Zotten und keine Säure, wie schon erwähnt, die Sekret-haare, so daß auf die Peripherie dieser Organe nur geringe Quantitäten derselben kommen. Die genannten Species gehören alle zu den stark adstringierend schmeckenden, während die Arten mit mehr hervor tretender Acidität hinsichtlich der genannten Gewebe sich dem Verhalten von *B. manicata* anschließen.

Die Blüten der Begonien sind gewöhnlich von erheblicher Acidität. Als typisches Beispiel führe ich die bei *B. heracleifolia-nigrescens* festgestellten Verhältnisse an.

In der Achse der Inflorescenz zeigt sich die Säure wie im Blattstiele verteilt. Die Blütenvorblätter, vornehmlich in beiden Epidermen Säure ablagernd, unterscheiden sich in dieser Hinsicht wesentlich von dem Perigon, in dessen Blättern der Nachweis reichlicher Säurequantitäten für alle Zellschichten gelingt. Hierbei tritt sogar das großzellige innere Gewebe in den Vordergrund, denn es bleibt nach der Spitze der Blütenblätter zu fast allein säurehaltig. Bemerkenswert war im Perigonblatt der größere Säuregehalt der unteren Epidermis.

Die Fruchtknotenflügel sind in allen Geweben gleichmäßig säurereich, während die Fruchtknotenwand in der Epidermis große, sich nach den inneren Zelllagen zu stetig verringernde Säuremengen enthält.

IV. Untersuchungen an Oxalisarten.

Oxalis acetosella.

Die Blattoberseite trägt zahlreiche, flach anliegende einzellige Borstenhaare, deren verdickter Membran zahlreiche, aus Cuticularsubstanz bestehende Knötchen aufsitzen. Diese Höckerhaare sind bei fast allen untersuchten Oxalisspecies bald häufiger, bald in geringer Anzahl an den Organen anzutreffen. Sie finden sich an ausgewachsenen Blättern von *Oxalis acetosella* hauptsächlich am Blattrand und auf der Unterseite besonders am Mittelnerven. Die Epidermis der Unterseite wird von etwas blasig aufgetriebenen

Zellen gebildet, zwischen denen zahlreiche, außerordentlich kleine Spaltöffnungen sich befinden.

Säurespeichernde Gewebe der Blätter sind bei *Oxalis acetosella* und den übrigen sauren *Oxalis*arten fast ausschließlich die Epidermen. Die Säurequantitäten der oberen Blattepidermis überstiegen gewöhnlich um ein geringes diejenigen der unteren. Die Höckerhaare waren säurefrei, ebenso keulenförmige, glattwandige Trichome, die wohl für jüngere Stadien der ersteren anzusehen sind. Überhaupt habe ich, wie gleich hier hervorgehoben werden soll, die mit Knötchen versehenen, stärkere Wandungen als die anstoßenden Epidermiszellen besitzenden Haare, bei allen *Oxalis*species säureleer gefunden, mochten sie auch mitten in säurereichen Geweben inseriert sein.

Im Assimilationsgewebe ist sehr wenig Säure enthalten und nur in den an die Epidermen grenzenden Schichten werden geringe Mengen von Kalkoxalatkörnern niedergeschlagen.

Auf der Blattunterseite ist die Epidermis des dicht mit angedrückten Höckerhaaren besetzten Mittelnerven schwach sauer, dafür enthält aber die subepidermale, aus grossen, gestreckten Zellen bestehende Parenchymschicht desselben, die allmählich zu beiden Seiten in das Schwammgewebe des Blattes übergeht, größere Mengen Säure. Im centralen, Chlorophyll führenden Gewebekörper der Hauptrippe ist keine Säure nachweisbar.

Jüngere Blätter stehen, was Säurereichtum der Epidermis betrifft, ausgewachsenen wenig nach, sie sind trotz geringerer Flächenentwicklung gewöhnlich relativ saurer als diese. In Blättchen von *Oxalis acetosella*, deren Gewicht ein Drittel von ausgewachsenen betrug, fand MAYER¹⁾ bei quantitativer Bestimmung der in der Pflanze gelösten, oxalsäuren Verbindungen nur $1\frac{1}{2}$ ‰ Säure weniger, als in fertig ausgebildeten von 12-prozentiger Acidität. In jüngeren Blättern tritt die Säure ganz allmählich zurück, so dass in der Knospenlage befindliche, zusammengefaltete Teilblättchen von ungefähr 6 mm im Querdurchmesser erst säurefrei sind. Die Säure läßt sich jedesmal dann in den Epidermen derselben deutlich nachweisen, sobald ihre beiden Blattoberflächen ausgebreitet werden. Hierbei muß jedoch bemerkt werden, dass die zugehörigen Blattstiele sich anders verhalten und daß an

1) AD. MAYER, Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen. Landw. Versuchsstationen Bd. XVIII, 1875, pg. 422.

jugendlichen, säurefreien Stadien der Blätter, deren Stiele schon sehr viel Säure in den peripheren Geweben speichern.

Der Blattstiel ausgewachsener Blätter besitzt eine aus flachen, gestreckten Zellen bestehende Epidermis, auf welche eine einzige Schicht enger, Chlorophyll führender Zellen folgt. Das übrige Rindenparenchym wird aus Zellen von auffälliger Weite und Länge gebildet, die mitunter direkt bis zur Epidermis vorgeschoben sind. Der centrale Gewebecylinder besteht, außer den dicht zusammengedrängten Gefäßbündeln, aus kleinzelligem, wenig Chlorophyll führendem Parenchym.

Die Epidermis der Blattstiele ist der Oberhaut der Blätter gegenüber gering säurehaltig, ebenso die subepidermale, grüne Schicht. Die in diesen beiden Schichten enthaltenen Säurequantitäten werden bedeutend von denjenigen der großen Rindenparenchymzellen übertroffen, von welchen die peripher gelegenen gewöhnlich die weitesten Lumina und den größten Säuregehalt besitzen. An Länge messen sie bei *Oxalis acetosella* nur 0,5 mm, bei anderen Species begegnet man Zellen des peripheren Rindengewebes von drei- bis vierfacher Ausdehnung und ganz enormen Säureinhalt. Das anstoßende, kleinzellige Parenchym speichert unerhebliche Säuremengen, ebenso der ganze centrale Gewebecylinder, der gewöhnlich Stärke führt. Eine hervortretende Anhäufung der Säure in der Gefäßbündelscheide konnte auch hier nicht festgestellt werden.

Der niederliegende Stengel von *Oxalis acetosella*, in gedrängter Folge die stehengebliebenen, zu Reservestoffbehältern umgewandelten Blattstielbasen der vorjährigen Blätter tragend, enthält geringe Säuremengen in der Epidermis und dem peripheren Gewebe dieser Stielüberreste, ferner in der Oberhaut der dazwischenliegenden Stengelpartien. Der innere, stets Stärke enthaltende Gewebekörper ist dagegen säurefrei. Die aus den Achseln der verstärkten Blattstielreste entspringenden unterirdischen Seitenzweige, mit langgestreckten, zellsaftreichen Internodien zeigen in der Säureverteilung analoge Verhältnisse wie die Blattstiele, die Säurequantitäten ihrer Gewebe sind jedoch trotz größerer Dimensionen der Zellen geringer als bei jenen Organen. Säure findet sich erheblicher in der äußeren Epidermis und den angrenzenden Gewebeschichten der dicht angedrückten, schuppigen Niederblätter angehäuft. In den Wurzeln wurde, wie zu erwarten war, keine Säure gefunden.

Bei der Mannigfaltigkeit in den vegetativen Verhältnissen der Oxalideen zeigt fast jede Art in der Acidität der verschiedenen Organe einige Besonderheiten. Prinzipielle Abweichungen von den bei *Oxalis acetosella* dargestellten Ergebnissen in der Säureverteilung sind dagegen nur wenige festzustellen gewesen.

Fast immer läßt sich die Thatsache verfolgen, daß an den untersuchten Oxalisarten beide Epidermen der Laubblätter von gleichen Säuremengen erfüllt werden und nur in wenigen Fällen ist bei der Säurespeicherung die Blattoberseite gegenüber der unteren um ein geringes im Vorteil. Zu erwähnen in letzterer Hinsicht wäre *O. crassicaulis*, *O. Ortgiesii*, *O. brasiliensis*. Einige Species speichern in den, meist aus emporgewölbten Zellen bestehenden Blattepidermen, ganz bedeutende Säurequantitäten. Hierher gehören *O. Piottae*, *O. incarnata*, *O. fabifolia*, *O. variabilis*, *O. cernua*, *O. Bowiei* und vor allen *O. carnosa*. Von diesen enthalten schon wenige Millimeter lange Blättchen beträchtliche Säuremengen in den Epidermen. Manche Blattformen derselben erinnern sowohl im Bau der Epidermen als auch bezüglich ihres großen Säuregehaltes an die Wassergewebe der Begonien. So z. B. hauptsächlich diejenigen von *O. Bowiei* und *O. carnosa*. Letztere Species ist in mehrfacher Hinsicht für unsere Frage interessant. In beiden Blattepidermen derselben, besonders in denjenigen der Unterseite, deren kugelig ausgebauten Zellen an die Blasen von *Mesembryanthemum crystallinum* erinnern¹⁾, finden sich, im Vergleich zu allen andern untersuchten Oxalisspecies, relativ die größten Säurequantitäten. Auch alle übrigen Organe der Pflanze, mit Ausnahme des durch Korkschichten geschützten, holzigen Stammes, sind ungleichmäßig sauerreich, so daß sich *O. carnosa* zur Orientierung über die Säureverteilung ganz besonders eignet.

Geringere, aber immer noch stark hervortretende Säuremengen treffen wir an, in den Blattepidermen von *O. crassicaulis*, *O. stricta*, *O. Ortgiesii*, *O. brasiliensis*; *O. lobata*, *O. Smithii*, *O. lasiandra*, *O. Deppii*, *O. corniculata*, *O. articulata* Savign. und *O. chilensis*. Die beiden letzteren Species speichern in den Epidermiszellen am oberen Rand der Teilblättchen geringere Säuremengen, als in der Oberhaut der übrigen Blattfläche. In den eben genannten, säurearmen Blattpartien be-

1) F. HILDEBRAND, Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena 1884.

finden sich rötliche Schwielen und Streifen eines harzigen Sekretes, welche am Blattrand rechts und links von der Einbuchtung der Teilblättchen in mehreren Reihen angeordnet sind. An der Unterseite des Blattes subepidermal gelegen, gleichen diese Sekretbehälter denen von *Lysimachia punctata* ¹⁾. Sie kommen bei vielen Sauerkleearten in Blättern und Zwiebelschuppen vor, und werden von HILDEBRAND ²⁾ als Schutzeinrichtungen gegen Tiere angesprochen.

Bemerkenswert ist fast bei allen Species, selbst bei den sauersten, die unbedeutende Säureanhäufung in den Epidermiszellen der Blatt- und Blütenstiele und der Stengelgebilde. Die *Oxalis*-arten übertreffen in dieser Beziehung die *Rumex*- und *Begonia*-species. Nur in den Epidermen basaler, flügelartiger und häutiger Blattstielverbreiterungen von *O. crassicaulis*, *O. variabilis*, *O. lobata* und *O. cernua* sind größere Säuremengen nachzuweisen. In den übrigen Fällen übernimmt, wie schon für *O. acetosella* hervorgehoben wurde, an Stelle der gering säurehaltigen Epidermis und des schwach entwickelten, subepidermalen Chlorophyllgewebes, das anstoßende Rindenparenchym, welches aus mehreren Schichten sehr großer Zellen besteht, die Speicherung bedeutender Säurequantitäten. Diese Eigenschaft des peripheren Parenchyms genannter Organe tritt ebenfalls bei den *Oxalis*arten mehr in den Vordergrund als bei den Arten der Gattungen *Rumex* und *Begonia*, und man kann die betreffenden Gewebeschichten, was Säurereichtum anbetrifft, mit den Wassergeweben hervorragend saurer *Begonia*blätter in eine Linie stellen. An die letzteren erinnern sie auch im Bezug auf Chlorophyllmangel und Ausdehnung ihrer Zellen, welche ich, um nur ein Beispiel anzuführen, in der Hauptachse von *O. incarnata* bis zu 2,3 mm Länge und 0,12 mm Weite angetroffen habe. Bei kleineren Arten findet man natürlich entsprechend geringere Dimensionen. Hinzufügen will ich noch, daß in Blattstielen und Blütenständen mit hervortretenden Markkörper erhebliche Säuremengen auch dieses Gewebe auszeichnen.

Die bei den meisten untersuchten *Oxalis*species zur Bewerkstelligung von Schlafbewegungen an der Basis der Teilblättchen und am Grunde der Blattstiele und Blütenstände vorhandenen Gliederungen oder Gelenke bestehen aus sehr schwach saurem oder säurefreiem Gewebe. Die sehr kleinzellige Epidermis des Gelenkes, ebenso das Parenchym sind gewöhnlich säurefrei, während die ober-

1) DE BARY, Vergl. Anatomie, p. 219.

2) F. HILDEBRAND, l. c. p. 125.

oder unter Stelle anstoßenden Partierhalb diesen die Säure in der für die betreffenden Organe charakteristischen Verteilung enthalten.

Die Zwiebeln der verschiedenen Oxalisspecies entbehren in ihren Schutz- und Nährschuppen vollständig der Säure. Nur *O. crassicaulis* macht hierin eine Ausnahme. Die durch Verwachsung der fleischigen Achse mit den ebenso fleischigen Blättern entstandenen, knollenähnlichen Zwiebeln derselben, denen Schutzschuppen und Korkschichten fehlen, besitzen zellsaftreiche, periphere Schichten, welche nach innen in stärkeführende übergehen. Diese Knollenrinde, nebst der zartwandigen Epidermis speichern geringe Säuremengen.

Als gering säurehaltige, unterirdische Organe führe ich schließlich noch die zu Wasserspeichern ausgebildeten, rübig angeschwollenen Wurzeln von *O. Deppii* und *O. lasiandra* an.

In allen Teilen fast säurefreie Species sind *O. rubella* und *O. hirta*. Aus dem Stengelsaft beider werden auf dem Objectträger minimale Kalkoxalatmengen ausgefällt, in der Pflanze jedoch ist der Niederschlag wegen der Anwesenheit großer Gerbstoffquantitäten, die durch Chlorcalcium schwärzlich gefällt werden, nicht erkennbar. Von saurem Geschmack ist bei beiden Species nichts wahrzunehmen, dagegen tritt der adstringierende hervor.

Zum Schluß gebe ich noch eine Darstellung der Säureverteilung in den Blüten und Früchten der Oxalisarten. Auch in diesen Organen ist dieselbe eine vorwiegend periphere. WARBURG's¹⁾ Angabe, dass die Blüten die relativ sauersten pflanzlichen Organe darstellen, fand ich, soweit es bei der angewandten Methode abzuschätzen war, wie schon bei den Begonien so auch bei den untersuchten Oxalisblüten bestätigt. Die Aciditätsverhältnisse derselben, die für die verschiedenen Species nahezu die gleichen sind, lassen sich sehr gut an Blüten von *O. Ortgiesii* beschreiben.

Der Blütenstiel ist in der Epidermis und den peripheren Gewebepartien sehr säurereich. Der Blütenboden besteht aus einem centralen, kleinzelligen und gering säurehaltigen Gewebe, dagegen haben sich die peripheren Gewebeteile, außer der Epidermis zu einem ziemlich mächtigen, sehr großzelligen, und zartwandigen Wassergewebe entwickelt. Dasselbe umfaßt an dem breitesten Teil des Blütengrundes, unterhalb der Insertion von Kelch- und Blütenblättern drei stark säurehaltige Schichten, während die überlagernde Epidermis von geringerer Acidität ist. Für die

1) O. WARBURG, l. c.

Kelchblätter sind ähnliche Verhältnisse beibehalten. Auf die ziemlich saure, äußere Epidermis folgt ein säurereiches, großzelliges Parenchym, dessen Mächtigkeit und dessen Säuregehalt sich nach den Kelchzipfeln zu etwas vermindert. Hieran grenzt säurearmes, grünes Gewebe, auf das die, ebenfalls geringe Säuremengen führende, innere Epidermis folgt.

Die Blütenblätter sind am Grunde in allen Gewebeschichten ziemlich sauer. Nach der Spitze zu bleibt das großzellige Parenchym das säurereichste, während in der Epidermis die Säure mehr und mehr zurücktritt, bis schließlich auch das übrige Gewebe nur minimale Säuremengen enthält. Die Filamente und die Griffelsäule sind in ihren basalen Partien in Epidermis und subepidermalem Gewebe säurehaltig, in ihren oberen Teilen ist dagegen keine Säure nachzuweisen. Am säurereichsten fand ich die Blütenteile von *O. carnosa*, und zwar besonders die succulenten Kelchblätter. Die beiden äußeren Kelchblätter, welche vor dem Aufgehen der Blüte die drei übrigen und außerdem alle anderen Blütenteile schützend umschließen, sind am säurereichsten.

Oxalisfrüchte, von denen mir nur solche von *O. stricta* und *O. acetosella* zur Verfügung standen, sind vor der Samenreife außerordentlich säurereich. Auf die äußere, säurereiche Epidermis der Fruchtwand folgt ein wasserreiches, großzelliges Gewebe, welches insofern eine merkwürdige Anordnung seiner langgestreckten Zellen zeigt, als die Längsachse derselben gegen die anstoßenden Gewebeschichten geneigt ist. Diese schiefe Lage der Zellen ist nur an den weniger mächtigen Gewebepartien, in der Nähe der Verwachsungsstellen der Carpelle und unterhalb der Rückennaht, an welcher Stelle zur Entlassung der Samen der Längsriß erfolgt, nicht vorhanden. Die Acidität der Kapsel­epidermis wird bedeutend von dem Säurreichtum der beschriebenen, wasserreichen Schicht übertroffen. Nur die Rindenparenchymzellen in den Blattstielen der sauersten Oxalisspecies können, was Säureinhalt anbetrifft, den Zellen dieses Gewebes an die Seite gestellt werden. Gegenüber den peripheren sind die inneren Schichten der Kapselaußenwand, nämlich das Chlorophyll führende Gewebe und die innere Epidermis mit ihren in den Fruchtraum hineinragenden, kurzen Haaren fast säurefrei; ebenso die Gewebe der radialen Fächerwandungen. Die Außenwand der Oxaliskapsel zeigt demnach in der Säureverteilung eine ziemliche Übereinstimmung mit den Kelchblättern. Bei beiden findet sich die Säure in der äußeren Epidermis und in den zellsaftreichen, subepidermalen Schichten, während das

angrenzende, nach innen gelegene Gewebe an ihrer Speicherung nur geringen Anteil nimmt.

V. Allgemeine Resultate.

Aus den im vorstehenden Kapitel mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich ohne weiteres als Hauptresultat, daß die Oxalsäure in der Epidermis oder doch vorwiegend in den peripheren Geweben der vegetativen Organe lokalisiert ist. Unterscheiden wir zuerst zwischen ober- und unterirdischen Teilen, so erhält man die allgemeine Regel, daß die in der Erde verborgenen Teile meist säurefrei sind oder wenn man Rücksicht nimmt auf Ausläufer, Rhizome etc., relativ weniger Säure speichern als die über der Erdoberfläche befindlichen. An den oberirdischen Organen ist die epidermale Ablagerung der Säure am deutlichsten in den Laubblättern ausgeprägt. Tritt die Säure zugleich im Assimilationsparenchym derselben auf, so geschieht dies gegenüber den in den Oberhäuten abgelagerten Quantitäten in sehr geringen Mengen. Die Haargebilde, vielleicht mit Ausnahme der *Begonia*zotten sind als säurespeichernd kaum anzuführen. In zarten und dünnen pflanzlichen Teilen [Nebenblättern, Blütenteilen der *Oxalis*- und *Begonia*arten] tritt neben der Epidermis auch das Parenchym und sogar dann hauptsächlich als säurespeichernd auf. Ebenso übernimmt in den Stengelgebilden, Blatt- und Blütenstielen die Epidermis nicht allein, sondern die Rindenpartie des Parenchyms gemeinschaftlich mit der ersteren die Speicherfunktion. Selbst das Mark kann in vielen Fällen erhebliche Säuremengen enthalten.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß in zellsaftarmen Zellen geringe Säuremengen gespeichert werden. Es zeigt sich dies im allmählichen Zurücktreten der Säure nach den jungen pflanzlichen Organen zu, im Mangel derselben an jungen Keimpflanzen, in den plasmareichen Zellen am Vegetationspunkt, in cambialen Geweben und in den von Krystalldrüsen, Chlorophyll oder Stärke erfüllten Zellen. Wenn das frühzeitige Erscheinen in jugendlichen pflanzlichen Organen als eine charakteristische Eigenschaft vieler Schutzsekrete gelten kann, so macht demnach die Oxalsäure in dieser Hinsicht eine Ausnahme. Die Säure ist erst in älteren Wachstumsstadien der Gewebe deutlich nachweisbar, sobald deren Zellen größere Zellsaftmengen aufzuspeichern vermögen. Je älter, saft-

reicher die Gewebe einer oxalsauren Pflanze sind, desto säurereicher wurden sie gefunden. Das beste Beispiel hierfür ist der Säurereichtum des Parenchyms in Stengeln und Blattstielen und die hohe Acidität der Wassergewebe ausgewachsener Blätter. WARBURG's Angabe, daß die Wassergewebe stets am wenigsten Säure, vor allem weniger als das grüne Gewebe enthalten sollen, hat sich demnach für unser, allerdings nur kleines Untersuchungsgebiet, nicht bestätigt¹⁾.

Wenn wir auf die in der Einleitung gegebene Fragestellung zurückblicken, so ergibt sich durch die eben angeführten Resultate der anatomischen Untersuchung, daß die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze sich thatsächlich im Einklang mit ihrer von STAHL auf Grund seiner Versuche behaupteten Schutzmittelfunction befindet. In der peripheren Verteilung der Oxalsäure auf dem Querschnitt der Organe besitzen oxalsäurehaltige Pflanzen ohne Zweifel eine vorteilhafte Einrichtung zum Schutze gegen die Angriffe kleiner Tiere. Es ist vielleicht nicht uninteressant, wenn zur Charakterisierung dieser biologischen Function der Oxalsäure noch einige weitere Beobachtungen mitgeteilt werden.

STAHL²⁾ hat mit Schnecken Fütterungsversuche nur an oxalsauren *Rumex*arten angestellt und damit gezeigt, daß letztere nur in großer Nahrungsnot oder nach Auslaugung des oxalsauren Sekretes genossen werden. Ähnliche Experimente habe ich mit Schnecken an den meisten untersuchten Species aller drei Gattungen vorgenommen, und ich führe ganz kurz einige der Versuchsergebnisse hier an.

Die bei uns wildwachsenden, oxalsäurehaltigen Species *Rumex acetosa*, *Rumex acetosella*, *Oxalis acetosella*, *Oxalis stricta* zeigen an ihren natürlichen Standorten seitens der Tiere niemals intensive Beschädigungen, die eventuell einen Rückgang des Individuums zur Folge hätten. Am wenigsten verletzt fand ich immer die an Acidität die beiden *Rumex*arten übertreffenden *Oxalis acetosella* und *Oxalis stricta*. Es gelang mir nicht eine einzige Tierspecies zu entdecken, die mit Vorliebe diese oxalsauren Species als Nahrungsmittel benutzte, jedoch kann vielleicht auch bei der für den Organismus allgemein

1) O. WARBURG, l. c.

2) E. STAHL, l. c. pag. 80.

als giftig erkannten Oxalsäure die gegenteilige Anpassung gewisser Tiere für dieses Schutzmittel nicht als ausgeschlossen betrachtet werden.

Aus den mit omnivoren Schnecken angestellten Experimenten im geschlossenen Raume geht hervor, daß sauerschmeckende Versuchsstücke, solange sie frisch sind, fast regelmäßig unberührt bleiben. Zufällig verhandene, abgestorbene und welke Partien der gereichten Objekte werden sofort verzehrt und das Zerstörungswerk genau bis zu den noch lebenden, säurehaltigen Gewebe ausgedehnt. Wenn weiterhin bei sich einstellender großer Nahrungsnot im Anfang die vorgelegten, oxalsauren Pflanzenteile versuchsweise verletzt werden, so wird das Zerstörungswerk jedoch von den Schnecken in kürzester Zeit wieder eingestellt. In der Folge wird erst das Welken und Eintrocknen der Verletzungsränder und der angrenzenden Blattpartien abgewartet und diese Stellen sieht man dann von den hungernden Tieren eifrig benagt werden.

Nur an den mit sehr geringem Säuregehalt versehenen und mit anderweitigen Schutzmitteln nicht ausgestatteten Pflanzenteilen, (z. B. Blumenkronenblätter der Oxalisarten in ihren oberen Hälften, junge Blätter der verschiedenen Species etc.) werden bei gänzlicher Abwesenheit zusagender Nahrungobjekte von ausgehungerten Schnecken nach kürzerer Zeit die Angriffsversuche wiederholt und die einzelnen Stücke langsam verzehrt.

Für die Wichtigkeit der epidermalen Säureablagerung in biologischer Hinsicht spricht ein Versuch mit *Oxalis Bowiei*, bei welcher es gelang, ohne Schädigung des Assimilationsgewebes die säurereiche Oberhaut der Blattunterseite abziehen. Während intakte Blätter an beiden Epidermen nur mit der Lupe bemerkbare Verletzungen seitens der Versuchstiere erkennen ließen, wurde das durch Abziehen der unteren Epidermis freiliegende grüne Gewebe sofort erheblich beschädigt. Die Fressversuche seitens der Schnecken wurden jedoch an diesem bequemen Angriffspunkt, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, sehr bald deswegen aufgegeben, weil es den Schnecken unmöglich gewesen war, Verletzungen der unterhalb des grünen Gewebes noch befindlichen säurereichen Epidermis zu vermeiden. Die Säure dieses Gewebes hatte sie schließlich zum Rückzug gebracht. Dieser Versuch kann außerdem als Beweis für die Säureleere des Assimilationsgewebes, einer in den Epidermen größere Säuremengen speichernden Species gelten.

Schnecken [*Limax agrestis* und *Helix hortensis*], die sich unter Glasglocken zusammen mit *Oxalis Bowiei* und *Oxalis carnosus* befanden, nährten sich drei Wochen von dem zur Feuchthaltung des Raumes benutzten Fließpapier, ohne die Pflanzen im geringsten anzufressen. Mit Hilfe des Mikroskops konnten allerdings bei beiden Species Verletzungen an verschiedenen Teilen der Blattepidermen leicht festgestellt werden, dabei war jedoch zu erkennen, daß es sich nur um ein einmaliges Anschneiden der Oberhautzellen handelte. Der hervortretende, stark saure Zellsaft hatte den Schnecken jeden ausgedehnten Zerstörungsversuch unmöglich gemacht. Ebenso unbedeutende, makroskopisch kaum wahrnehmbare Verletzungen an Blattstielen von seiten der Schnecken gingen, wie an Querschnitten zu sehen war, bis zu dem großzelligen Rindenparenchym, aus denen die Säure vollständig ausgetreten war.

Kommen die Mundteile ankriechender Schnecken mit einem Tropfen oxalsäuren Zellsaftes, dessen Hervortreten aus Epidermen und subepidermalen Geweben man mittelst eines Nadelstiches bewirkt hat, in Berührung, so werden die Tiere, selbst wenn schwache Säurekonzentrationen in Frage kommen, sofort zur Umkehr gebracht. *Helix hortensis* ließ sich bei Anstellen dieses Versuches an Blattstielen saurer *Oxalis*arten, unter schneller Ausscheidung von Schleim, in vielen Fällen direkt zu Boden fallen. Zuletzt sei darauf hingewiesen, daß alle zu den Versuchen verwandte Objekte, sobald in ihnen die Säure durch Chlorcalcium niedergeschlagen ist, nach sorgfältigem Auswaschen in Wasser sofort von den Versuchstieren vertilgt werden.

Sehr geschädigt werden sah ich oxalsäurehaltige Pflanzen (*Oxalis*arten) nur durch Blattläuse. Nach den Untersuchungen von BÜSGEN¹⁾ kann es jedoch nicht überraschen, wenn der giftige Säureinhalt gegen diese Tiere keinen Schutz bedeutet. Dieselben wissen einfach das Anstechen säurehaltiger Zellen zu vermeiden. Querschnitte der von den Aphiden befallenen Organe lassen deutlich analog den Resultaten von BÜSGEN den Verlauf des Stichkanals zwischen den Membranen säurereicher Zellen nach säurelosen Gewebepartien, nämlich nach dem Stärkeparenchym und dem Siebteil erkennen. Entsprechende Versuche zeigen, daß die Oxalsäure und das Kaliumbioxalat mindestens ein ebenso starkes Gift für Blattläuse darstellen, als sie es beide nach den eingehenden Versuchen STAHL'S

1) M. BÜSGEN, Der Honigtau. Jena 1891.

für die Schnecken sind. Schon schwach konzentrierte Lösungen beider Stoffe sind geeignet, das lästige Ungeziefer zu vertreiben.

Mein Interesse erregten auch die mir während der Arbeit vorgekommenen, und die Bedeutung der Oxalsäure als Schutzsekret charakterisierenden Fälle des Vikariierens derselben mit anderen Schutzmitteln. Die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sind zum erstenmale von STAHL ausführlich in seiner Arbeit behandelt worden, so daß zur näheren Orientierung auf die dort erörterten, interessanten Gesichtspunkte verwiesen werden muß.

Auf Seite 62 der citierten Abhandlung wird von STAHL die Regel aufgestellt, daß Pflanzenteile, welche den Schnecken der glatten Oberfläche und weichen Konsistenz wegen leicht zugänglich, also mechanisch nicht geschützt sind, chemischen Schutz aufweisen, und daß umgekehrt mechanisch geschützte Pflanzen chemisch schutzlos gefunden werden. Belege für die Richtigkeit dieser wohl nicht nur in Bezug auf Schnecken giltigen Behauptung kann ich nur nach einer Seite bringen, da unter den untersuchten Species solche mit hervortretendem mechanischen Schutze fehlen. Dieses Zurücktreten der mechanischen Schutzmittel war, die Richtigkeit der von STAHL aufgestellten Regel vorausgesetzt, bei den Oxalsäure speichernden Species zu erwarten. Als wenig wirksame mechanische Schutzmittel sind an dem vorgeführten Material höchstens die rauhen Oberflächen der Rumexarten und vielleicht die spitzen, mit Cuticularknötchen versehenen Haare der Oxalideen zu betrachten. In der That kann man an dem zur Untersuchung herangezogenen Material vorwiegend den Satz: Chemisch geschützte Pflanzen oder Pflanzenteile entbehren des mechanischen Schutzes, vollständig bestätigt finden.

Die durch starken Säuregeschmack ihrer Säfte sich auszeichnenden Arten besitzen gewöhnlich nicht die geringste Andeutung eines mechanischen Schutzes. Intensiv saure Organe derselben sind von weicher Konsistenz, ihre Gewebe außerordentlich dünnwandig, zart und durch Tiere leicht verletzbar. Als Beispiele seien unter anderen nur *Rumex scutatus*, *Rumex roseus*, *Oxalis carnosa*, *Oxalis variabilis*, *Begonia manicata* angeführt.

Weiterhin ist zu beobachten, daß ein sehr geringer Grad von Acidität oder das gänzliche Fehlen der Säure das Auftreten eines anderen Schutzmittels in den betreffenden pflanzlichen Organen im

Gefolge hat. An dem zur Untersuchung verfügbaren Material tritt fast durchweg der als Schutzstoff äußerst wirksame Gerbstoff¹⁾ mit der Säure im Vikariationsverhältnis auf. Fast immer entspricht einem Fehlen der Säure in irgend einem pflanzlichen Organ eine peripherische Anhäufung von Gerbstoff. Wechselbeziehungen der Säure mit anderweitigen Schutzmitteln sind selten.

Säure und Gerbstoff vikariieren miteinander entweder bei verschiedenen Arten innerhalb der Gattung oder in den Vegetationsorganen eines und desselben Individuums. Was die Vikariation der Schutzmittel innerhalb derselben Gattung anbetrifft, so möge zur Charakterisierung der Verhältnisse ein von STAHL gefundenes Beispiel nochmals angeführt sein.

Sedum acre führt ein brennend scharfes Alkaloid und außerdem sehr geringe, zur Schutzwirkung nicht geeignete Mengen Gerbstoff. *Sedum boloniense* (*sexangulare*) dagegen ist durch starken Gerbstoffgehalt ausgezeichnet, so daß demnach als Schutzmittel bei diesen beiden, sich sehr nahe stehenden Species das Alkaloid und der Gerbstoff vikariieren.

Ähnliche Beispiele begegnen uns innerhalb des vorliegenden Untersuchungsgebietes bei den *Rumex*arten. Wie schon hervorgehoben wurde, sind *R. alpinus*, *R. sanguineus*, *R. salicifolius* und *R. conglomeratus* säurefreie Species und *R. patientia* und *R. crispus* enthalten nur Spuren von Säure, durch welche die Immunität der Pflanze keineswegs bewirkt werden kann. Alle diese Arten sind dafür aber typische Gerbstoffpflanzen, welche den Gerbstoff in allen Teilen in beträchtlicher Konzentration, hauptsächlich auch in der Wurzel enthalten. Die Verteilung dieses Sekretes auf dem Querschnitt der Organe ist wie bei der Säure vorwiegend die periphere.

Dieselbe Erscheinung läßt sich innerhalb der Gattung *Oxalis* für *O. rubella* und *O. hirta* feststellen. Bei diesen konnten im Stengel minimale Säurequantitäten nachgewiesen werden, welche als Schutzmittel für die Pflanze gänzlich nutzlos sind. Dagegen ist als Schutzsekret bei beiden Arten der Gerbstoff in großen Quantitäten innerhalb derjenigen peripheren Gewebe abgelagert, welche bei oxalsauren Formen von der Säure eingenommen werden.

Eine größere Mannigfaltigkeit im Vikariieren von Gerbstoff und Säure läßt sich an einer und derselben Pflanze verfolgen. Bei keiner sauren Species war die Oxalsäure als Schutzmittel

1) E. STAHL, l. c. pag. 32 ff.

in allen Organen vorhanden, sondern Säureleere gewisser Teile ist an jeder Art nachgewiesen worden. In den meisten Fällen wird dann durch das Auftreten von Gerbstoff in den säurefreien Teilen die Pflanze allerorts gegen tierische Angriffe geschützt.

Ganz allgemein ist in dieser Hinsicht bei Oxalsäure führenden Formen die Vikariation des Gerbstoffs mit der Säure im Bezug auf die unterirdischen Organe.

Die säurefreien Wurzeln aller drei Gattungen sind gerbstoffreich und als speichernde Gewebe fungieren die Epidermis, Rinde und Schutzscheide. Ebenso enthalten die säurefreien Rhizome der Begonien stark adstringierende Säfte, und in den Oxaliszwiebeln, mit Ausnahme derer von *Oxalis crassicaulis*, welche, wie oben erwähnt wurde, in den peripheren Geweben Säure speichern, findet sich der Gerbstoff reichlich in den Schutz- und Nährschuppen abgelagert. Nebenbei bemerkt kommen bei verschiedenen Oxalisarten als chemische Schutzstoffe neben dem Gerbstoff auch noch klebrige, ölige Substanzen, welche an der Peripherie der Zwiebelschuppen ausgeschieden werden, in Betracht. Ferner ist ein rötliches Harz in den subepidermalen Gewebeschichten der Schuppen nicht zu vergessen, welches schon von HILDEBRAND¹⁾, wie erwähnt wurde, als Schutzmittel der Zwiebelschuppen gegen Tierfraß angesehen wird.

In den oberirdischen Organen saurer Species vikariiert gleichfalls der Gerbstoff mehrfach mit der Säure. Von Interesse in dieser Hinsicht sind hauptsächlich die Vikariationsverhältnisse an den des Schutzes gegen Tierangriffe in erster Linie bedürftigen, jüngsten, vegetativen Pflanzenteilen. An diesen wurde, wie man sich erinnern wird, innerhalb der drei Gattungen gewöhnlich ein gänzliches Fehlen der Säure oder das Vorhandensein nur geringer Quantitäten festgestellt, dagegen öfters auf den an diesen Teilen sich bemerkbar machenden, adstringierenden Geschmack hingewiesen. Thatsächlich übernimmt in diesen Fällen der Gerbstoff die Rolle als Schutzsekret, nur daß er an diesen Jugendstadien der Organe weniger in den Epidermen und später saure Säfte führenden Geweben, als vielmehr in den Haargebilden, Spaltöffnungen und den Chlorophyll enthaltenden Geweben abgelagert wird.

Junge, säureleere Blättchen von *Rumex acetosella* und *Rumex acetosa* sind in allen Geweben gerbstoffhaltig, vornehmlich in den Papillenhaaren, den zahlreichen Spaltöffnungen und

1) F. HILDEBRAND, l. c.

deren Nebenzellen. Die übrigen, sauren *Rumex*arten speichern in den von den *Stipulae* umschlossenen, säureleeren Blättern reichlich Gerbstoff und bei sämtlichen *Begonien* sind die jungen Organe innerhalb der breiten, stark sauren Nebenblattgebilde hauptsächlich in den dichtstehenden Zotten, den Köpfchenhaaren und im Assimilationsgewebe gerbstoffreich.

Bei den sauren *Oxalis*arten, mit Ausnahme von *Oxalis carnosa*, deren junge, aus dem Stamm hervortretende Organe schon sehr säurehaltig sind, treffen wir an den jüngsten Blättern und Blütenknospen auf eine dichte Höckerhaarbekleidung. Dieselbe schon durch die hervorgerufene rauhe Oberfläche als Schutzeinrichtung bedeutsam¹⁾, wirkt in letzterer Hinsicht außerdem durch den intensiven Gerbstoffgehalt der einzelnen Trichome. Die eng zusammenstehenden, dicht anliegenden Haare, welche stets säurefrei gefunden wurden, ersetzen aus dem genannten Grunde eine gerbstoffreiche Epidermis und, wie Versuche zeigen, werden in dieser Weise geschützte Pflanzenteile von Schnecken ebenso unverletzt gelassen, als säurehaltige Objekte.

Was fertig ausgebildete, pflanzliche Teile saurer Species betrifft, so giebt es nur wenige Fälle, in welchen als Schutzsekret ausschließlich der Gerbstoff in Frage kommt. Vikariationsbeispiele in dieser Hinsicht liefern allein die säurefreien Blütenteile von *Rumex acetosa* und *Rumex acetosella*, ferner die Samen von den Species aller drei Gattungen.

Mit dem Erscheinen der Säure in älteren Entwicklungsstadien jugendlicher Organe tritt die Bedeutung des Gerbstoffs als Schutzmittel zurück. Intensiv saure Pflanzenteile enthalten meistens nur ganz geringe, für die Schutzwirkung nicht in Betracht zu ziehende Gerbstoffmengen. Unbedeutenden Gerbstoffniederschlag erzielt man bei ihnen höchstens in den säurefrei oder säureschwach gefundenen, Chlorophyll führenden Geweben, in den Spaltöffnungen nebst deren Nebenzellen (*Rumex*arten, *Begonien*) und in den vereinzelt stehenden Haargebilden. Ein anderes Verhalten, auf welches zum Schluß in wenigen Worten noch eingegangen werden soll, bemerkt man jedoch vielfach an pflanzlichen Organen, denen eine geringe Acidität zukommt. In den Geweben derselben lassen sich oft Säure und Gerbstoff nebeneinander an-

1) Über die Bedeutung von rauen Oberflächen als Schutzmittel vergl. KUNTZE, l. c. und STAHL, l. c.

treffen, und da beide Sekrete auch in der Peripherie der Organe abgelagert werden, so ist die Immunität der letzteren ohne Zweifel beiden zugleich zu verdanken. Solche Pflanzenteile schmecken sowohl sauer als adstringierend. Säure und Gerbstoff stehen bei diesem gleichzeitigen Auftreten in den Geweben und innerhalb der Zellen in einem ähnlichen antagonistischen Verhältnis, wie es schon zwischen der Säure und anderen Zellinhalten angedeutet wurde. In vielen Fällen speichern die Zellen, in denen Gerbstoffreaktion eintritt, roten Farbstoff.

Von Pflanzen, welche diese Verhältnisse aufweisen, sind die beiden Ampferarten *Rumex acetosella* und *Rumex acetosa* zu nennen. Dieselben führen Gerbstoff in der gering säurehaltigen Epidermis und dem grünen Gewebe jüngerer Blätter. Im Blattstiel speichern die Epidermis nebst Collenchym und Rindenparenchym neben der Säure auch Gerbstoff, ferner ist die säurefreie Gefäßbündelscheide gerbstoffhaltig. Gleiche Verhältnisse zeigt der Stengel dieser Pflanzen, vor allem in der Blütenregion, in welcher Gegend den basalen Stengelpartien gegenüber sich stets eine Abnahme der Acidität feststellen ließ.

Die Begonien mittlerer Acidität (*B. Rex*, *B. ricinifolia*, *B. imperialis-smaragdina*, *B. scandens*, *B. Scharffiana*, *B. argyrostigma*, *B. fuchsioides*, *B. acerifolia*) speichern in den peripheren Geweben ihrer Blattstiele und Stämme (Epidermis mit Zotten, Collenchym, Rindenparenchym), ferner in der unteren Blattepidermis, am Blattrand und den Haargebilden neben der Säure oft große Gerbstoffquantitäten. Auch die Sproßachsen der Oxalisarten enthalten in ihren Geweben neben der Säure oft bedeutende Gerbstoffmengen (*O. carnosa*, *O. Ortgiesii*, *O. stricta* u. a.).

Die gegebene Darstellung von Vikariationserscheinungen schließt ohne Zweifel neue Beweisgründe für die hier in Frage kommende biologische Aufgabe der Oxalsäure in sich und so dürfte, wenn man das gesamte vorgeführte Thatsachenmaterial in Rechnung zieht, die Bedeutung der Oxalsäure als Schutzstoff sicher festgestellt sein. Am Schlusse der Arbeit möchte ich jedoch hinsichtlich der Untersuchungsergebnisse in kurzen Worten noch an die in der Einleitung gemachte Bemerkung anknüpfen, nach welcher die Schutzfunktion eines Sekretes in keiner Weise andere Leistungen desselben ausschließt. Beispielsweise kann die vorwiegend periphere Lokalisation der Oxalsäure mit einer weiteren

Funktion, als der des Schutzes und vielleicht sogar in erster Linie mit dieser anderen in Zusammenhang gebracht werden.

Wenn wir die Epidermis der vegetativen Organe nach WESTERMAIER¹⁾ als ein Wasserversorgungssystem für die übrigen, vor allem für das subepidermale Assimilationsgewebe auffassen, so läßt sich zweifellos zu dieser Funktion der Oberhaut die in ihr erfolgende Säureablagerung in engste Beziehung bringen. Die osmotisch äußerst wirksamen, organischen Säuren²⁾, also auch die Oxalsäure, vermitteln unter für die Wasseraufnahme günstigen Verhältnissen eine starke Füllung der Zellen, in denen sie enthalten sind. Bei eingetretener Trockenheit kommt dann das aufgespeicherte Wasser den übrigen Geweben zu gute. Bedenkt man, daß z. B. die succulenten Begonien und Sauerklearten³⁾ meist an den trockensten Standorten zu finden sind, so tritt diese Bedeutung der epidermal abgelagerten Oxalsäure als Schutzmittel gegen die Gefahren des Austrocknens in den Vordergrund.

• Diese Funktion der Oxalsäure gewinnt noch an Bedeutung, wenn man berücksichtigt, daß die mit hervorragender Acidität ausgestatteten Pflanzen oder deren Organe fast jedes sonstigen Schutzmittels gegen gesteigerte Transpiration entbehren. Je höher die Acidität der pflanzlichen Organe gefunden wird, desto geringer ist bei allen untersuchten Formen die Behaarung, desto dünnwandiger sind die peripheren Gewebe. Bei oberflächlicher Betrachtung scheinen die sauersten Species gegen die Verdunstung ihrer Zellinhalte vollständig wehrlos.

Das analoge Wechselverhältnis fand ich bei schwach sauren und säurelosen Organen, an denen dann unzweifelhafte Schutzeinrichtungen gegen Gefahren von Trockenperioden erscheinen, also Haarbekleidung, Membranverdickung und Peridermbildung, oder bei einigen Begonien (*B. argyrostigma*, *B. Scharffiana*) in der Epidermis collenchymatische Aussteifungsgerüste gegen ein Zusammenschrumpfen der Zellschichten bei starker Transpiration⁴⁾.

1) W. WESTERMAIER, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. PRINGSHEIM's Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XIV, Heft 1, 1883, p. 43 ff.

2) H. DE VRIES, Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. Bot. Ztg. 1879, p. 847.

— —, Über den Anteil der Pflanzensäuren an d. Turgorkraft wachsender Organe. Bot. Ztg. 1883, p. 849.

3) W. HILDEBRAND, l. c.

4) W. WESTERMAIER, l. c.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [NF_20](#)

Autor(en)/Author(s): Giessler Rudolf

Artikel/Article: [Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze. 344-378](#)