

IV.

Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate.

Von

H. Leitgeb.

Hierzu Taf. V.

dürfte
reten
enden
Kry-
ntung

nein-
Ein-
inlich
acht-)

OFER
zur

e der
Zel-
gel-
l ihr

Blü-
dings
lanze
üthe,
ll ist.

dfüh-
r auf
auch
leren

raea,
und
den
ische
enen
n ist.

Kry-
olgen,
häufig
ation
und
dem
aber
nmer

1. Das Verhalten isolirter Spaltöffnungsapparate¹⁾ gegenüber äusseren Agentien.

An abgezogenen Oberhäuten der Perigonblätter von *Galtonia candicans* sind die Spaltöffnungen auch der dem Lichte ausgesetzten Blütenblätter bald nach dem Einlegen der Präparate in Wasser geschlossen, oder zeigen mindestens einen sehr verengten Spalt. Es ist dies die schon von MOHL beobachtete und richtig gedeutete Erscheinung, welche dadurch hervorgebracht wird, dass die seitlich angrenzenden Epidermiszellen in Folge erhöhten Turgors die Schliesszellen zusammenpressen und so die Schliessung der Spalte veranlassen. Doch ist dies, wie N. J. C. MÜLLER zeigte, kein bleibender Zustand, indem nach einigen Stunden wieder ein Oeffnen, resp. eine Erweiterung des Spaltes eintritt, welche jedoch nicht mit der normalen Oeffnungsstellung aufhört, sondern constant und tagelang fortschreitend, meist erst dann ihr Ende erreicht, wenn jede der sich krümmenden Schliesszellen zu einem vollen Kreise zusammenschliesst (Fig. 6). Der Grund dieser Erscheinung liegt nicht allein in dem zunehmenden Turgor der Schliesszellen, sondern ebenso in dem abnehmenden Seitendrucke der angrenzenden Epidermiszellen in Folge ihres Absterbens, welches immer weit

1) Man bezeichnet gewöhnlich mit dem Ausdrücke „Spaltöffnung“ die Spalte sammt den beiden Schliesszellen, und reservirt den Ausdruck „Spaltöffnungsapparat“ für jene complicirter gebauten Organe, wo ausser den Schliesszellen noch „Nebenzellen“ vorhanden sind. Es ist jene kurze und Allen geläufige Bezeichnung auch ganz zweckmässig, wo es sich nur um eine allgemeine Hinweisung auf das Organ handelt; sie wird aber widersinnig, wenn Zustände oder Lebensäusserungen desselben in Betracht kommen. Es haben daher von MOHL an die Autoren in solchen Fällen immer den einfachen Ausdruck vermieden und von Spaltöffnungsapparaten, oder Spaltenapparaten gesprochen. Ich wende im Folgenden diese beiden Ausdrücke ebenfalls auf die gewöhnlichen Spaltöffnungen an, was um so unbedenklicher geschehen kann, als für die mit „Nebenzellen“ versehenen eine eigene Bezeichnung eigentlich überflüssig ist.

früher eintritt, als das der Schliesszellen. Dieses frühere Absterben der Epidermiszellen ist aber nicht immer Folge der Präparation; — es tritt ganz constant auch an unverletzten Blüthen ein, welche abgeschnitten in feuchter Atmosphäre gehalten werden: nach 3—4 Tagen beginnen die Perigonzipfel sich zu bräunen und zeigen alle Erscheinungen der beginnenden Verwesung, die allmählig nach dem Grunde der Zipfel fortschreitet. Die Epidermis lässt sich nun viel leichter abziehen als an frischen Objecten, und man findet an einem genügend langen Streifen, entsprechend dem grundwärts fortschreitenden Absterben der Oberhautzellen, alle Stadien der Oeffnungsstellung des Spaltenapparates von dem extremen, in Fig. 6—10 dargestellten Zustande an der Spitze der Zipfel bis zum vollkommen geschlossenen an deren Grunde, wo sämtliche Gewebe noch frisch sind.

In allen Stadien der Oeffnungsbewegung, von dem normalen an frischen Blüthen zu beobachtenden bis zu jenem oben erwähnten extremen Zustande, zeigen sich die Schliesszellen vollkommen lebensfrisch und es bietet die Beobachtung der deutlichen und schönen Circulationsströmung in denselben einen bequemen Maassstab nicht blos zur Beurtheilung der Lebensenergie im Allgemeinen, als sie uns anderseits auch in den Stand setzt, die Wirksamkeit jedes von aussen einwirkenden Reizes auf das Protoplasma als solches, mit den dadurch eventuell hervorgerufenen Veränderungen des Turgescenzzustandes der Schliesszellen, welcher ja in der Krümmungsbewegung zum Ausdrucke gelangt, zu vergleichen.

Alle diese Vortheile und namentlich die Möglichkeit, die Spaltenapparate so leicht von dem Einflusse der Epidermiszellen zu befreien und lebenskräftig zu erhalten, bestimmten mich, das besagte Object zu einer Reihe von Versuchen zu benützen, welche wesentlich den Zweck hatten, festzustellen, ob die äusseren Agentien, welche an unverletzten Blättern die bekannten Veränderungen in der Spaltweite hervorrufen sollen, auch an den vom Einflusse der angrenzenden Epidermiszellen befreiten Schliesszellen ihre Wirksamkeit äussern. Wenn dort die Entziehung von Licht, Wärme und electriche Reizung den Turgescenzzustand der Schliesszellen herabzusetzen vermag und dies Folge einer unmittelbaren Wirkung auf das Protoplasma dieser Zellen ist, so sollte man eigentlich erwarten, dass diese Erscheinung auch an dem aus dem Gewebeverbande losgelösten Spaltenapparate eintritt, wenn seine Zellen nur vollkommen lebensfrisch geblieben sind. Wohl weiss man, dass an solchen isolirten Spaltenapparaten, nach ihrem Einlegen in Wasser, in allen Fällen der erhöhte Turgor der

Schliesszellen ein Oeffnen resp. eine Erweiterung der Spalte bewirkt, aber es ist nicht recht verständlich, warum dieser erhöhte Turgor, der in anderen Fällen in der Regel ja eine Steigerung der Reizbarkeit zur Folge hat, und der hier, wie die lebhafteste Plasmaströmung beweist, das Leben des Zellenleibes nicht alterirt, diese Reizbarkeit ganz vernichten soll. Ist in solchen Fällen auch nicht zu erwarten, dass die als Reize wirkenden Factoren (Entziehung von Licht und Wärme) den vollkommenen Verschluss der abnorm geöffneten Spalte bewirken, so wäre eine vorübergehende geringe Herabsetzung der Turgescenz und somit eine kleine Veränderung in der Spaltweite immerhin möglich. In der That sollen ja nach N. J. C. MÜLLER¹⁾ Wärme und electricische Reizung in ähnlicher Weise wirksam sein, und die Spaltenapparate isolirter Epidermisstreifen nicht anders als die an unverletzten Blättern befindlichen reagiren.

Die Untersuchung des Verhaltens isolirter Spaltenapparate gegenüber äusseren Reizen und die Wiederholung der MÜLLER'schen Versuche schien mir somit als kein überflüssiges Unternehmen; letztere um so weniger, als gerade der Einfluss der Wärme auf die Erweiterung der Spalten, welche von MÜLLER so sehr hervorgehoben wurde, von SCHWENDENER²⁾ verneint wird.

Bevor ich zur Mittheilung der Versuche übergehe, möchte ich noch einige Bemerkungen über Bau und allgemeines Verhalten der Spaltöffnungen von *Galtonia* vorausschicken:

Die Spaltöffnungen an den Perigonblättern von *Galtonia* finden sich besonders zahlreich längs des mehr oder weniger grünen Mittelstreifens und nach der Spitze der Zipfel hin. An eben geöffneten Blüthen enthalten die Schliesszellen zahlreiche Gruppen grosser Stärkekörner, welche in oft kaum merklich grün gefärbten oder wohl auch ganz farblosen Plasmakörpern (Leucoplasten) eingebettet sind. Selten erscheinen die einzelnen Stärkekörner ausserdem von intensiver gefärbter Plasmasubstanz umschlossen und nehmen so das bekannte Ansehen der sogenannten zusammengesetzten Chlorophyllkörner³⁾ an. Auffallend ist ferner in jeder Zelle der grosse Oeltropfen, neben welchem sich öfters, aber wohl nie besonders hervortretend, mehrere kleinere befinden. Das übrige Protoplasma führt feine Körnchen, die theils der Oberfläche der durch das Zellumen gespannten Stränge

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. VIII.

2) Bau und Mechanik d. Spaltöffnungen pg. 863.

3) HOFMEISTER: Lehre v. d. Pflanzenzelle pg. 373.

aufsitzen, theils an der Innenfläche des Wandbeleges hingleiten. Während die Körnergruppen, wenigstens in Bezug auf nicht zu lange Beobachtungszeiten, vollkommen unbeweglich bleiben, beobachtet man an dem normal das Ende einer Schliesszelle (Fig. 2) einnehmenden Oeltropfen von Zeit zu Zeit eine ziemlich rasche Bewegung nach der Mitte der Zelle hin und zurück. Es rührt diese Bewegung zweifellos daher, dass derselbe, der beweglichen Schicht des Plasmas eingesenkt, von Zeit zu Zeit von einem der dem Zellkern zuführenden Ströme erfasst wird.

Eine andere an diesen Spaltenapparaten sehr häufig zu beobachtende Erscheinung besteht darin, dass die den Schliesszellen seitlich anliegenden Epidermiszellen von Fäden, Bändern oder Balken durchsetzt erscheinen, welche von der Rückenwand der Schliesszelle aus quer durch das Lumen zur gegenüberliegenden Wand verlaufen. Bald ist es ein zarter hyaliner einem Plasmastrange täuschend ähnlicher Faden, bald eine Gruppe solcher Fäden, bald sind es massigere Bänder, die gekörnt, oft wie von Canälen durchsetzt zu sein scheinen (Fig. 1—3). An den Ansatzstellen dieser Bildungen an die Seitenwände sind diese häufig in Fortsätze ausgezogen, so dass, wo dies an den Schliesszellen eintritt, die Spaltenapparate theils regelmässig — theils einseitig kreuzförmig (Fig. 2) erscheinen; wo sie aber an den Epidermiszellen auftreten, trichterartige Fortsätze der entfernteren Epidermiszellen in die den Schliesszellen anliegenden hinein gebildet werden. Auch kann es vorkommen, dass, ohne Entwicklung der verbindenden Fäden oder Bänder, die von den Schliesszellen oder den entfernteren Epidermiszellen ausgehenden Fortsätze direct an die betreffende Zelle herantreten, so dass die Schliesszellen durch die anliegenden Oberhautzellen hindurch mit den entfernteren in unmittelbare Verbindung zu treten scheinen (Fig. 4). Solche Verbindungen durch Stränge oder Fortsätze findet man öfters auch zwischen benachbarten und nur durch eine Epidermiszelle von einander getrennten Spaltenapparaten, und bei dichter Stellung der letzteren kann es vorkommen, dass ganze Gruppen (3—4) derartig mit einander in Verbindung treten und so einen ganz eigenthümlichen und überraschenden Anblick gewähren.

Die Entstehung dieser merkwürdigen Bildungen, deren Mannigfaltigkeit in Bezug auf innere Structur und Ausbildungen mit den obigen Mittheilungen lange nicht erschöpft ist, ist, soweit ich sie an Blütenknospen zu verfolgen Gelegenheit hatte, folgende: Bald nach Anlage der Spaltöffnungen wachsen die Schliesszellen sehr rasch in die

Breite und kommen so, die schmalen anliegenden Epidermiszellen einstülpend und zusammendrückend, mit deren abgekehrten Seitenwänden in Berührung. An diesen Stellen tritt nun eine mehr weniger innige Verwachsung ein. Wenn nun die Streckung der Zellen beginnt, werden in Folge der eintretenden Zerrung die derart in Berührung getretenen Zellen theils in Fortsätze ausgezogen, oder es wird die Wandsubstanz der zusammengedrückten Zelle, die nicht vollständig resorbiert wurde, zu Fäden oder Bändern gedehnt. Anfangs bestehen dieselben denn auch aus Cellulose und reagiren wie diese; später aber tritt Cuticulisierung ein, und es ist wahrscheinlich, dass das anliegende, diese Fäden umhüllende und bei Fadengruppen sie wohl auch durchsetzende Plasma direct durch Substanzablagerung an diesen Bildungen Theil nimmt ¹⁾).

Wenn — an isolirten Epidermisstreifen, feucht gehaltenen Perigonzipfeln oder abgeschnittenen Blüthen — die Spaltenapparate die Oeffnungsbewegung beginnen und bis zu jenem eingangs erwähnten Extreme fortsetzen, so nimmt zuerst im Protoplasma der Schliesszellen der Gehalt an Körnchen, an deren Bewegung man die Plasmaströmung verfolgen kann, auffallend ab. Zugleich beginnt auch der Verbrauch der angesammelten Stärkevorräthe und geht in der Weise vor sich,

1) Es kommen diese Bildungen wohl auch am Blüthenstiel und Schaffe, viel seltener aber an den Blättern vor, wo die Breite der Epidermiszellen bei gleicher Grösse der Spaltöffnungen viel bedeutender ist. Uebrigens finden sich dieselben ja wohl auch bei anderen Monocotylen (ich nenne *Amaryllis*, *Hyacinthus*, *Scilla*, *Iris*), mir ist aber nicht bekannt, dass über ihre Entstehung je Mittheilungen wären gemacht worden.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Bildungen auch mechanisch wirksam sein müssen, indem sie, bei stärkerem Ueberdrucke der Epidermiszellen, das Eingedrücktwerden der Schliesszellen verhindern. Man sieht dies sehr schön namentlich an den Blättern von *Amaryllis formosissima*, wo die Spaltenapparate in der Nachtstellung und ebenso in Folge rascher Einwirkung wasserentziehender Mittel häufig geigenförmige Gestalt annehmen, diese Einstülpungen sich aber nie an Schliesszellen finden, welche gegen den Ueberdruck in der angegebenen Weise geschützt sind.

Uebrigens findet man an vielen Schliesszellen auch noch eine andere Aussteifungs-Vorrichtung: sie besteht darin, dass von der Rückenwand aus Leisten in das Zelllumen vorspringen, die theils symmetrische Anordnung zeigen (Fig. 3), theils einseitig entwickelt sind (Fig. 2) oder in der Mitte der Rückenwand auftreten. Es sind diese Leisten nicht zu verwechseln mit Einfaltungen, welche an übermässig gedehnten Schliesszellen (und häufig an denselben Stellen) auftreten, wenn in Folge ihres Absterbens der Turgor zu sinken beginnt.

Mittheil. a. d. bot. Institut zu Graz.

dass zuerst die Körner der einzelnen Gruppen kleiner werden und endlich nach und nach ganz verschwinden. Die entstärkten Chromoplasten legen sich mit den eventuell noch stärkeführenden zu grösseren Klumpen zusammen, in denen nun die Abgrenzung der einzelnen Individuen nicht mehr erkennbar ist. Diese Klumpen erscheinen nun lebhafter grün gefärbt als die früher isolirten Körner, an denen man, wie oben erwähnt, häufig kaum eine Grünfärbung wahrnehmen kann. Ich glaube aber nicht, dass wir es hier mit einer Entstehung von Chlorophyll zu thun haben, sondern bin der Ansicht, dass die intensivere Grünfärbung daher rührt, dass in Folge des Verbrauches der Stärkeeinschlüsse die früher stark gedehnten Plasmakörper dichter werden und nun ihre Färbung stärker hervortreten lassen, für welche Ansicht die Thatsache spricht, dass die Erscheinung auch an im Dunkeln gehaltenen Objecten ganz in gleicher Weise eintritt. Endlich verschwindet auch der grosse Fetttropfen, aber immer erst dann, wenn entweder die Stärke vollkommen oder wenigstens zum grössten Theile schon verbraucht ist. An bis zum Extrem turgescirenden Schliesszellen ist endlich keine Spur von Stärke mehr nachzuweisen und auch die in früheren Stadien häufig im Zellkerne erkennbaren Krystalloide¹⁾ sind verschwunden. Aber auch das Protoplasma hat seinen Körnchengehalt fast vollständig verloren und man hat häufig Mühe, in demselben noch einzelne Körnchen aufzufinden, um durch deren Bewegung das Vorhandensein der immer noch lebhaften Circulationsströmung zu constatiren. Aber auch dort, wo bei gänzlichem Mangel von Körncheneinschlüssen eine Plasmaströmung nicht mehr erkennbar ist, kann man sich, wenn nicht schon das ganze Aussehen der Zelle dafür sprechen würde, von der noch vorhandenen Reactionsfähigkeit und somit vom Leben des Protoplasmas in verschiedener Weise überzeugen: lässt man auf derartig extrem turgescirende Schliesszellen Chlorophorm- oder Joddämpfe einwirken oder leitet man durch sie Inductionsschläge, so sinkt in Folge des eintretenden Todes sogleich die Turgescenz der Schliesszellen, und es erfolgt eine mehr minder weitgehende Ausgleichung der starken Krümmung und eine auffallende Bewegung des ganzen Spaltenapparates.

Ich bemerke gleich hier, dass ich mich bei allen später mitzutheilenden Versuchen über die Lebensfähigkeit der Schliesszellen und überall dort, wo eine Circulationsströmung nicht zu beobachten war, durch Anwendung der erwähnten Reizmittel von der noch vorhandenen Reactionsfähigkeit des Protoplasmas überzeugte.

1) Vergl. die Abhandlung über Krystalloide.

Solange die Spaltenerweiterung nicht zu weit über die normale Oeffnungsstellung vorgeschritten ist, gelingt es noch immer, die Spalten zum vollen Verschluss zu bringen. Ist aber dieser Oeffnungsgrad bedeutend überschritten, so ist dies nicht mehr der Fall und die Spalte bleibt in verschiedener Weite geöffnet, offenbar aus dem Grunde, weil in Folge der enormen Dehnung die Elasticitätsgrenze der Membran überschritten wurde. (Man vergleiche die Tabelle).

Ich habe den mechanischen Vorgang beim Oeffnen und Schliessen der Spalten nicht näher untersucht, habe aber nach dem Vorgange SCHWENDENER's ¹⁾ einige Messungen ausgeführt, die ich im Nachfolgenden mittheile. Ich bemerke dazu, dass, da die Breite der Schliesszellen häufig verschieden war, immer beide gemessen wurden (in der Tabelle die beiden unter einander stehenden Zahlen), dass ich ferner an der Vorhofspalte keine Messungen vornahm, weil bei derart erweiterten Oeffnungen die Umrisse zu wenig scharf hervortraten. Die Präparate waren aus verwelkenden Blüthen genommen; die Schliessbewegung wurde durch den electrischen Schlag eingeleitet.

Werthe in Mik.

| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 ²⁾ | | 5 ²⁾ | | 6 | |
|----------------------------|-------|---------|-------|---------|-------|---------|-----------------|---------|-----------------|---------|-------|---------|
| | offen | geschl. | offen | geschl. | offen | geschl. | offen | geschl. | offen | geschl. | offen | geschl. |
| Länge der Centralspalte | 17,5 | 20 | 20 | 25 | 17,5 | 22,5 | — | 20 | 12,5 | 22,5 | 5 | 20 |
| Breite der Centralspalte | 27,5 | 12,5 | 25 | 7,5 | 32,5 | 12,5 | 37,5 | 20 | 32,5 | 15 | 35 | 17,5 |
| Länge des Spaltenapparates | 42,5 | 45 | 42,5 | 45 | 37,5 | 42,5 | 32,5 | 37,5 | 40 | 42,5 | 30 | 35 |
| Breite der Schliesszellen | 22,5 | 23,5 | 20 | 22,5 | 20 | 22,5 | 17,5 | 17,5 | 20 | 22,5 | 20 | 20 |
| | 22,5 | 24 | 22,5 | 22,5 | 20 | 22,5 | 17,5 | 22,5 | 17,5 | 20 | 20 | 22,5 |

Was bei diesen abnorm geöffneten Spalten (gegenüber den SCHWENDENER'schen Messungen) besonders hervortritt, ist die Verlängerung des Apparates und die häufig eintretende Verbreiterung der Schliesszellen beim Uebergange in den spannungslosen Zustand; Erscheinungen, die in Folge der enormen Krümmung der Schliesszellen aber nothwendiger Weise eintreten müssen.

Ich habe schon eingangs auf die grosse Lebensfähigkeit der Schliesszellen aufmerksam gemacht: ich fand an abgezogenen im Was-

1) l. c. pg. 844.

2) Vergl. Fig. 9.

3) Vergl. Fig. 8.

ser gelegenen Epidermisstreifen noch nach 8 Tagen Spaltenapparate in der extremsten Oeffnungsstellung, also mit stark turgescirenden Schliesszellen. An abgeschnittenen und feucht gehaltenen Blüten waren nach 10 Tagen die Perigonzipfel anscheinend ganz verfault. Die Gewebe zeigten sich abgestorben und von Pilzfäden durchwachsen, und doch fanden sich einzelne Schliesszellen noch im weitestgehenden Turgescenzzustande.

Die Eigenschaft der grossen Lebensfähigkeit zeigen übrigens auch die Schliesszellen an den übrigen Theilen der Pflanze. Dafür ein Beispiel: Schaftstücke von 1 Cm. Höhe wurden im feuchten Raume (am Lichte) stehen gelassen. Nach einem Monate waren dieselben missfarbig geworden, verfault und von Pilzen durchwachsen. Die Zellen aller Gewebe waren abgestorben, nur die Schliesszellen waren lebhaft grün, stark turgescirend, und die Spaltenapparate, im extremsten Oeffnungszustande, reagierten auf den electrischen Schlag. Lässt man ähnliche Präparate längere Zeit am Lichte stehen, so erscheinen die geöffneten Spalten bald dicht mit lebhaft schwärmenden Bacterien gefüllt, während diese an anderen benachbarten Stellen des Präparates ruhen — ein Beweis der fortdauernden Assimilationsthätigkeit der Schliesszellen! (ENGELMANN'sche Sauerstoffreaction. Vergl. Bot. Zeitung, 1881 No. 28). Ganz ähnlich verhalten sich aber auch die Schliesszellen anderer Pflanzen, z. B. Irisarten!

Diese auffallende Lebensfähigkeit der Schliesszellen zeigt sich auch gegenüber extremen Wärmegraden. Ich führe diesbezüglich einige Beobachtungen an:

a) Ein von einer verwelkenden Blüthe genommener Epidermisstreifen zeigte die Spaltenapparate weit geöffnet. Derselbe wurde 1 Minute in Wasser von 53° C gehalten. Zahlreiche Schliesszellen waren lebend geblieben, und reagierten auf den electrischen Schlag. Die gleiche Behandlung ganzer Perigonzipfel oder Blüten ergab gleiche Resultate.

b) Frische Blüten, durch 1 Min. in Wasser von 55° C gehalten, zeigten nach 4 Tagen noch einzelne weitgeöffnete Spalten, mit deutlicher Protoplasmaströmung in den Schliesszellen. Die meisten Spaltenapparate waren aber getödtet; ihre Zellen schlaff, die Spalten daher geschlossen. (Mehrere wiederholte Versuche.)

Es ist eigentlich überflüssig hervorzuheben, dass bei der offenen Lage der Schliesszellen dieselben trotz der kurzen Versuchsdauer jedenfalls der angegebenen Temperatur ausgesetzt waren.

Es war zu erwarten, dass in Luft viel höhere Temperaturen ertragen werden:

Werden Blüten durch 5 Minuten einer Temperatur von 55°C ausgesetzt, so findet man am nächsten Tage die Schliesszellen noch vollkommen frisch und mit deutlicher Plasmaströmung. Auch bei einer Temperatur von 59°C und gleich langem Verweilen findet man immer noch lebende Schliesszellen, und als ich einmal eine Blüte durch 10 Minuten der Temperatur von 59°C aussetzte, fanden sich noch am nächsten Tage weit geöffnete Spaltenapparate, die auf electrische Schläge oder Chlorophormdämpfe reagierten. Es fand sich aber nicht eine lebende Epidermiszelle ¹⁾.

Uebrigens sind die Schliesszellen an den Blättern und Blütenstielen nicht weniger widerstandsfähig: Lässt man Blattstücke durch 5 Minuten in einer Temperatur von 57° , so werden die Schliesszellen nicht getödtet; ja auch bei 10 Minuten langem Verweilen findet man noch immer zahlreiche derselben am Leben. — Während nun aber ein nur 15 Minuten dauernder Aufenthalt in einer Temperatur von 57°C absolut tödtlich wirkt, werden wenig niedere Temperaturgrade stundenlang ohne Schaden vertragen. Dafür ein Beispiel: In einem SACHS'schen Wärmekasten war die Temperatur auf 54°C gestiegen. Nun wurde ein Blattstück eingeführt und der Apparat langsam erkalten gelassen. Das Objekt hatte durch mehr als 1 Stunde eine Temperatur über 52°C auszuhalten, die dann während einer Nacht allmähig bis auf 19°C sich erniedrigte. Das Stück wurde nun in einen feuchten Raum gegeben, und nach 8 Tagen untersucht. Die Schliesszellen waren bis zur extremsten Oeffnungsstellung gekrümmt (was sonst an Blättern nicht eintritt) und zeigten deutliche Proto-

1) Dass bei plötzlichen Schwankungen höherer Temperaturgrade die Widerstandsfähigkeit eine viel geringere ist, und dass dann weit tiefere Temperaturgrade Tödtung erzielen können, dafür möchte ich aus einer grösseren Anzahl von Versuchen nur einen anführen: ein Präparat wurde rasch nach einander folgenden Temperaturen ausgesetzt: 20° , 44° , 20° , 47° , 20° , 38° . Die Schliesszellen waren stark turgescient; die Protoplasmaströmung aber war bedeutend verlangsamt. Nun stieg die Temperatur allmähig auf 44° . Die früher auf 6 Mik. erweiterte Spalte begann sich nun ungemein langsam bis auf 1 Mik. zu schliessen und die Protoplasmaabewegung hörte auf; aber der Protoplasmakörper zeigte keine merkliche Contraction. Nach mehreren Stunden aber war diese eingetreten und die Spalte vollkommen geschlossen. Die Schliesszellen waren abgestorben.

plasmaströmung; alle übrigen Zellen — die der Oberhaut sowohl als der Innengewebe — waren dagegen abgestorben¹⁾!

Die Protoplasmaströmung in den Schliesszellen nimmt an in Wasser liegenden Präparaten von 8° C an, wo sie äusserst langsam ist²⁾, bis ungefähr 38° C an Lebhaftigkeit zu. Bei Temperaturen über 40° findet schon bedeutende Verlangsamung statt, auch wird die Körnchenbewegung viel unregelmässiger und nimmt immer mehr den Charakter der Glitschbewegung an. Bei 49° tritt meist schon nach kurzem Verweilen Wärrestarre ein. Es liegt aber die Erstarrungstemperatur weit höher, wenn Blüthen im Luftbade erwärmt werden, und ich beobachtete an rasch angefertigten Präparaten von Blüthen, die durch 5 Minuten einer Temperatur von 55° C ausgesetzt waren, in den Schliesszellen noch deutliche Plasmaströmung. An der oben erwähnten Blüthe, die durch 10 Minuten einer Temperatur von 59° C ausgesetzt war, war das Plasma der Schliesszellen noch am nächsten Tage wärrestarr und erst am zweiten Tage konnte in einigen Schliesszellen wieder deutliche Plasmabewegung nachgewiesen werden.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich nun das allgemeine Resultat, dass das Protoplasma der Schliesszellen gegen hohe Temperaturgrade über alles Erwarten widerstandsfähig ist, und dass von demselben Temperaturen ertragen werden, welche der ganzen Pflanze oder den einzelnen Organen absolut tödtlich sind. Es steht dies vielleicht mit der exponirten Lage der Schliesszellen im Zusammenhange, die der directen Insolation ausgesetzt, jedenfalls höhere Temperaturen auszuhalten haben werden, als die im Innern des Organes gelegenen Zellen.

Es handelte sich mir nun um Beantwortung der Frage, ob plötzliche Schwankungen der Temperatur innerhalb der von den Schliesszellen ohne Schaden ertragbaren Grenzen eine Veränderung in der Spaltenweite herbeiführen können. Es war dies im Vorhinein nicht zu verneinen. Da die Strömung des Protoplasmas, wie es mehrfache Beobachtungen ergeben haben, durch plötzliche Temperaturschwankungen beeinflusst wird, so wäre es immerhin möglich, dass die Rei-

1) Diese grosse Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturgrade zeigen übrigens auch die Schliesszellen anderer Pflanzen: DE VRIES fand für die Blätter von *Iris* (*florentina* und *sambucina*) als die niederste tödtliche Temperatur in Luft 57° C. Die Schliesszellen vertragen aber durch 10 Minuten diese Temperatur, ohne Schaden zu nehmen.

2) Für tiefere Temperaturgrade habe ich — als meinen Zwecken zu ferne liegend — keine Beobachtungen angestellt.

zung sich auch in einer Veränderung des Filtrationswiderstandes äussere. Nach meinen Beobachtungen ist dies aber nicht der Fall: Spaltenapparate, die unter dem Mikroskope und mit dem Mikrometer durch einige Minuten beobachtet, eine Veränderung in der Spaltenweite nicht wahrnehmen liessen, wurden nun bedeutenden und plötzlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt¹⁾, so von 34° C auf 8°, von 10° auf 38°, und in der jedesmaligen Temperatur einige Minuten beobachtet. In keinem Falle war irgend welche am Mikrometer wahrnehmbare Veränderung in der Spaltweite nachzuweisen.

Bringen somit plötzliche Temperaturschwankungen, gewissermassen als Reize wirkend, Veränderungen in der Spaltweite nicht hervor, so kann es anderseits keinem Zweifel unterliegen, dass die an Präparaten und abgeschnittenen Blüthen eintretende Oeffnungsbewegung durch höhere Temperaturen beschleunigt wird: An frischen Blüthen entnommenen Epidermisstreifen, an denen sich, wie schon erwähnt, im Wasser die Spaltöffnungen sogleich schliessen, wird die später eintretende Oeffnungsbewegung bei gewöhnlicher Zimmertemperatur meist erst nach Stunden bemerkbar, erreicht aber bei höheren Temperaturgraden in viel kürzerer Zeit ganz ansehnliche Werthe. Ein derartiges Präparat wurde (im dunklen Raume) durch 2 Stunden einer höheren Temperatur ausgesetzt, die in der ersten Stunde von 20° auf 40°, in der zweiten von 40° auf 45° stieg. Die Spalte war über die normale Oeffnungsstellung erweitert.

In einem ähnlichen, eine Stunde dauernden Versuche stieg die Temperatur von 20° auf 44°, und die Spalte erweiterte sich von 1 auf 5 Mik. Breite. Ein anderer Versuch war folgender: 2 von demselben Zipfel einer frischen Blüthe genommene Präparate wurden das eine bei 10°, das andere bei 34° gehalten. Die beobachteten Spaltöffnungen waren vor Beginn des Versuches an beiden geschlossen. Nach 2 Stunden war das bei 10° gehaltene (Präp. A) unverändert

1) Ich verwendete zu diesen Versuchen flache Glaskammern, deren obere Fläche, von einem Deckgläschen gebildet, als Objectträger diente. Die Erwärmung geschah durch hindurchfliessendes Wasser, dessen Temperatur unmittelbar vor Eintritt in die Kammer bestimmt wurde. Es wurde mit System VII von HARTNAK, also bei ziemlich weitem Linsenabstand beobachtet; die Temperatur des Objectes war daher von der durch das Thermometer angegebenen wohl nicht bedeutend verschieden. Uebrigens handelte es sich hier nicht um bestimmte Temperaturgrade, sondern nur um möglichst starke Temperaturschwankungen innerhalb der ohne Schaden ertragbaren Grenzen!

geblieben, das der höheren Temperatur ausgesetzte (Präp. B) hatte die Spalte auf 2 Mik. Breite geöffnet. Nun wurden die Präparate gewechselt. Nach weiteren 2 Stunden war die Spalte im Präparate A auf 2,5 Mik. erweitert, und dieselbe Weite zeigte die Spalte im Präparate B.

Ganz ähnliche Resultate ergaben die Versuche mit ganzen Perigonzipfeln: An einer dunkel und feucht gehaltenen frischen Blüthe waren die Spaltenapparate geschlossen. Von dieser Blüthe wurde nun ein äusseres Perigonblatt im feuchten Raume bei Tageslicht einer Temperatur von 10° C, ein zweites Blatt desselben Kreises bei gleichen Lichtverhältnissen einer Temperatur von 33° C ausgesetzt. Nach 5 Stunden zeigten die Epidermisstreifen des ersten Blattes geschlossene, die des zweiten fast bis zum kreisförmigen Umriss erweiterte Spalten (das dritte Blatt im dunklen Raume bei 33° gehalten, hatte die Spalten allerdings ebenfalls, aber weit weniger geöffnet).

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass — an isolirten Epidermisstreifen, ganzen Perigonzipfeln und Blüthen — das Bestreben der Schliesszellen, auseinanderzuweichen (also ihre Turgescenz), durch Einwirkung von Wärme gesteigert wird. Denn wenn bei einer Temperatur von 10° C, bei welcher, wie ich oben zeigte, das Protoplasma noch in Strömung und somit die Lebensthätigkeit der Zelle gewiss nicht wesentlich beeinträchtigt ist, das Licht für sich allein ein Oeffnen der Spalte nicht zu erzielen vermag, anderseits aber bei einer Temperatur von 33° C auch bei Lichtabschluss ein Oeffnen erfolgt, dies aber allerdings geringer ausfällt, als wenn auch noch das Licht einwirkt, so kann, wenigstens für dieses Object, die günstige Wirkung der Wärme wohl nicht geleugnet werden. Zu ähnlichen Ergebnissen kam übrigens auch N. J. C. MÜLLER¹⁾: er brachte Blattabschnitte einer Amaryllidee (*Haemanthus*?), an welchen die Spalten geschlossen waren, in 2 zum Theil mit Wasser gefüllte Bechergläser, und zwar so, dass ein Theil der Blattfläche unverrückbar unter Wasser, der andere über das Wasser ragte. Der eine Apparat wurde 2—3 Stunden in directes Sonnenlicht, der andere in ein dunkles Blechlufbad gesetzt, in welchem das den Blattabschnitt umgebende Wasser auf den in dem insulirten Wasser beobachteten Temperaturgrad erwärmt wurde. Nicht blos an den insulirten, auch an den im Dunkeln gehaltenen Blattabschnitten waren die Spalten aufs äusserste erweitert. Da diese Erweiterung auch an den

1) l. c. pg. 90.

über Wasser befindlichen Stellen zu beobachten war, wo die Schliesszellen der unmittelbaren Wirkung des Wassers nicht ausgesetzt waren und sich während der kurzen Versuchsdauer unter Verhältnissen befanden, welche von denen an der lebenden Pflanze nicht wesentlich verschieden waren, so kann hier die gesteigerte Turgescenz wohl nicht, wie SCHWENDENER¹⁾ will, der unmittelbaren Wirkung des im Uebermaasse dargebotenen Wassers zugeschrieben werden, um so weniger, als, wie schon MOHL zeigte, die Spaltenapparate der Amaryllideen sich beim Einlegen von Blattabschnitten oder Epidermisstreifen in Wasser nicht öffnen, sondern schliessen.

Uebrigens will ich gleich erwähnen, dass mir dieses Experiment mit ganzen Blättern von *Haemanthus puniceus* nicht gelang: Ein eben der Pflanze entnommenes Blatt wurde während einer Nacht mit der Schnittfläche in Wasser in einer Blechbüchse bei 15° C gehalten. Am Morgen untersucht, zeigten sich alle Spalten geschlossen. Nun wurde das Blatt in demselben Gefässe durch 7 Stunden in einer Temperatur von 31° C belassen. Aber die Spalten waren an den Stellen, wo die benachbarten Oberhautzellen nicht beschädigt waren, noch immer geschlossen, während sie allerdings dort, wo die Schliesszellen an angeschnittene Epidermiszellen grenzten, sich weit geöffnet zeigten. Es war hier also der Gegendruck der Epidermiszellen, der die Schliesszellen trotz ihrer starken Turgescenz hinderte, auseinanderzuweichen. Ganz gleiche Resultate erhielt ich mit *Amaryllis formosissima*: Zwei Stöcke, längere Zeit in einem dunklen feuchten Raume bei 15° C gehalten, hatten ihre Spaltöffnungen geschlossen. Der eine Stock, in die Sonne gestellt, zeigte schon nach 1 Stunde geöffnete Spalten, der zweite, der noch weiter im Dunkeln, aber bei 31° C gehalten wurde, hatte die Spalten nach 6stündigem Verweilen noch geschlossen. (Als dieser Stock nun an die Sonne gestellt wurde, waren die Spalten schon nach 1/2 Stunde merkbar geöffnet, aber auch an den noch geschlossen gebliebenen hatten die Schliesszellen ihre früher fast nirgends fehlenden Einbuchtungen der Rückenwand, welche dem ganzen Apparate geigenförmige Gestalt geben, verloren.)

Auch an den Blättern von *Galtonia* vermag die Wärme für sich die Spaltenapparate nicht zu öffnen²⁾, und es stimmen daher die Re-

1) l. c. pg. 865.

2) Die der Blattstiele verhalten sich jedoch wie die des Perigons, und öffnen sich unter Einfluss höherer Temperaturen auch im Dunkeln: Blüten, die zugleich mit jenem Amaryllisstocke dem Versuche unter-

sultate aller dieser Versuche mit den von SCHWENDENER erhaltenen überein, der fand, dass Pflanzen, deren Spalten sich in einem dunklen wasserdunstgesättigten Raum bei 15–17° C geschlossen hatten, auch bei einer Temperaturerhöhung auf 27–30° C geschlossen blieben¹⁾.

Es fragt sich nun, ob es nicht möglich ist, dies verschiedene Verhalten der an Blüten befindlichen Spaltenapparate gegenüber dem der an Perigonblättern und Blütenstielen von *Galtonia* befindlichen in Uebereinstimmung zu bringen.

Die oben mitgetheilten Versuche an vom Einflusse der anliegenden Epidermiszellen befreiten Spaltöffnungen zeigen einmal unwiderleglich, dass die Wärme innerhalb der gewöhnlichen Temperaturschwankungen auf die Turgescenz der Schliesszellen in günstiger Weise einwirkt, und somit die Oeffnungsbewegung derselben begünstigt. Völlig klar tritt diese günstige Wirkung auch an den noch im Gewebeverbande befindlichen Spaltenapparaten des Perigons und Blütenstiels hervor. Da nun nicht anzunehmen ist, dass die der Blätter gegenüber der Wärme sich anders verhalten sollten, so kann der Grund, warum trotzdem eine Erweiterung der Spalten nicht stattfindet, nur in dem überwiegenden Seitendrucke der angrenzenden Epidermiszellen gelegen sein, sei es nun, dass die Turgescenzsteigerung der Schliesszellen zu gering war, um den unverändert gebliebenen Gegendruck der Epidermiszellen zu überwinden, oder dass, was wahrscheinlicher ist, auch in diesen der Turgor eine Erhöhung erfahren hat. Dass in den Spaltenapparaten das Oeffnungsbestreben vorhanden ist, erhellt aus der Thatsache, dass überall dort, wo der Gegendruck der Epidermiszellen durch Verletzung derselben (an den Schnittändern) aufgehoben ist, die Spalten geöffnet erscheinen, und dies nicht blos an in Wasser

worfen wurden, zeigten nach Abschluss desselben die Spalten ebenso am Blütenstiele als am Perigone weit geöffnet.

1) Ich führe hier noch einige Versuche an, die ich nachträglich mit anderen Pflanzen anstellte: Dickere Flächenschnitte aus dem Blatte von *Orchis latifolia* mit geöffneten Spalten wurden (ohne Wasserzusatz) von 20° C rasch auf 6° C abgekühlt; die Spaltenweite blieb unverändert.

Ein ganzer Stock dieser Pflanzenart war über Nacht in einem doppelwandigen Blechkasten in einer Temperatur von 18° C gestanden. Nun wurde die Temperatur durch raschen Wasserwechsel auf 6° C erniedrigt; die Spalten blieben aber geöffnet.

Ein Blatt von *Polygonum bistorta* wurde aus directem Sonnenlicht in gewöhnliches Tageslicht und in eine Temperatur von 6° C gebracht. Die Spalten zeigten sich nicht geschlossen.

liegenden Schnitten, sondern auch an den trocken oder in Oel beobachteten.

So wie *Galtonia* und *Amaryllis* werden sich nun wohl noch viele andere Pflanzen verhalten und vielleicht alle, welche durch die Art der Einfügung ihrer Spaltenapparate in der Oberhaut gegen Turgorschwankungen in derselben sehr empfindlich sind. Andererseits zweifle ich gar nicht, dass bei anderen Pflanzen, ähnlich wie am Blütenstiele von *Galtonia*, auch an unverletzten Organen die günstige Einwirkung der Wärme auf die Spaltenerweiterung in der That zum Ausdrucke gelangen wird, wenn es auch mit grossen Schwierigkeiten verbunden sein dürfte, ihre unmittelbare Wirkung auf die Schliesszellen zweifellos nachzuweisen.

Ebensowenig als plötzliche Temperaturschwankungen verändern plötzliche Schwankungen der Lichtintensität die Spaltweite isolirter Spaltenapparate und somit den Turgescenzzustand der Schliesszellen. Ob an abgezogenen Oberhäuten die später eintretende Oeffnungsbewegung durch länger dauernde intensive Belichtung beschleunigt wird, konnte ich nicht mit Bestimmtheit nachweisen; es ist dies aber im hohen Grade wahrscheinlich nach der günstigen Wirkung, welche allen Erfahrungen nach Belichtung auf die Erweiterung der Spalten ausübt, und nach der oben pg. 132 erwähnten Thatsache der Assimilationsfähigkeit isolirter Spaltenapparate, welche letztere freilich zu gering ist, um den Verbrauch zu decken. (Vergl. pg. 130.)

Es war meines Wissens zuerst N. J. C. MÜLLER¹⁾, der die Empfindlichkeit des geöffneten Spaltenapparates gegen den electrischen Schlag untersuchte. MÜLLER fand, dass Inductionsschläge hinreichender Intensität und Dauer stets eine Schliessung des Spaltes herbeiführen. Es hat diese Erscheinung, insoweit sie als Folge des Todes der Zelle eintritt, nichts Auffallendes; denn es ist dieser ja immer mit Herabsetzung resp. Verlust des Turgors verbunden. Anders wäre es freilich, wenn die auf einen schwachen Inductionsschlag reagirende Zelle zwar nicht getödtet, aber doch vorübergehend ihren Turgor herabsetzen würde, wenn also der zum Verschluss gebrachte Spaltenapparat sich später wieder öffnen könnte. In den meisten von MÜLLER mitgetheilten Versuchen ist nun unzweifelhaft der Tod der Zellen eingetreten: so zeigt die im 20. Experimente mitgetheilte Tabelle (pg. 99), dass bei sämtlichen Pflanzen auch 4 Stunden nach der Reizung die Spalten geschlossen und die Plasmakörper der Schliess-

1) l. c. pg. 96.

zellen contrahirt waren, und auch im 21. Experimente, wo die Intensität der Schläge weit schwächer war, war nach 4stündiger Ruhe eine Wiedererweiterung der zum Verschluss gebrachten Spalten nicht zu beobachten, so dass wohl auch hier eine stattgefundene Tödtung der Zellen angenommen werden darf. Dagegen scheinen die im 22. Experimente mitgetheilten Thatsachen allerdings dafür zu sprechen, dass die Herabsetzung des Turgors auch an lebenden Schliesszellen eintreten kann. MÜLLER beobachtete, dass schwache Inductionsströme nur eine Verengung der Spalte bewirken können, welche dann aber successive durch Wiederholung der electricischen Reizung zum Verschluss gebracht werden kann. Es blieben also die Schliesszellen auch nach erfolgter schwacher Reizung noch reactionsfähig; sie antworteten abermals und zu wiederholten Malen durch Herabsetzung ihres Turgors, was selbstverständlich nur möglich ist, wenn der Protoplasmakörper nicht schon durch die erste Einwirkung getödtet wurde. Völlig sicher gestellt wäre diese Annahme aber erst dann, wenn es nachzuweisen gelänge, dass derartig zur Verengung oder zum vollen Verschluss gebrachte Spalten sich später wieder öffnen würden oder dass wenigstens irgend andere Kennzeichen sich auffinden liessen, aus welchen man auf das Fortleben des Protoplasmakörpers schliessen könnte. Aus den von MÜLLER gemachten Angaben ist nun nicht zu entnehmen, ob er in der That die Wiedererweiterung eines durch einen Inductionsschlag zur Verengung oder zum Verschluss gebrachten Spaltes beobachtet hat, und ebenso fehlt jeder Anhaltspunkt, um zu beurtheilen, ob die Zellen am Leben geblieben sind oder nicht, da in dem einzigen Umstand, dass es in einigen Versuchen nicht zur Contraction des Plasmakörpers gekommen war, ein untrügliches Kennzeichen des Fortlebens der betreffenden Schliesszellen nicht gefunden werden kann. Nun führt MÜLLER allerdings im 26. Experimente (l. c. pg. 111) eine Beobachtung an, welche zeigen soll, dass der „Reiz ein vorübergehender sein kann“: Der durch die Intercellularen und Spaltöffnungen eines Blattes geleitete Gasstrom, der unmittelbar nach erfolgter electricischer Reizung bedeutend geringer geworden war, vergrösserte sich nach 3stündiger Ruhe wieder. Aehnliche Resultate ergeben die folgenden Experimente, und sie alle sollen zeigen, dass die in Folge der electricischen Reizung zur Verengung oder zum Verschluss gebrachten Spalten später wieder erweitert werden. Ich bin weit entfernt, an der Richtigkeit der von MÜLLER mitgetheilten Daten zu zweifeln, glaube aber, dass, wenn man auch annehmen wollte, dass die aus dem Blatte austretende Gasmenge (beim Gleichbleiben aller äusseren Ver-

hältnisse) ausschliesslich durch die Spaltenweite bestimmt werde, die einige Zeit nach der electricischen Reizung zu constatirende Erleichterung des Gasdurchtrittes doch auch in anderer Weise erklärt werden kann. Ich werde später Gelegenheit haben, noch auf diese MÜLLER'schen Versuche zurückzukommen, und wende mich nun zur Mittheilung der von mir gewonnenen Ergebnisse:

Ich bemerke vorerst, dass die Schliesszellen in jedem Stadium der Oeffnungsstellung des Spaltenapparates und bis zu dem extremen Falle, wo jede Schliesszelle für sich zu einem vollen Kreise zusammenschliesst, auf electricische Schläge (deren genügende Intensität vorausgesetzt) reagiren. Ist die Spalte nicht zu sehr über die normale Oeffnungsstellung und höchstens bis zu dem Stadium erweitert, wo sie kreisförmig erscheint, so gelingt es meist noch immer, die Spalte zum vollen Verschluss zu bringen, während dort, wo dieser Zustand überschritten ist, es nicht mehr zum vollen Verschlusse kommt (Fig. 6—8) und wahrscheinlich wohl aus dem Grunde, weil in Folge der enormen Dehnung der Membran deren Elasticitätsgrenze überschritten wurde¹⁾.

Zur Beobachtung am günstigsten sind Spaltöffnungen, welche ihre Spalten bis nahe zum kreisförmigen Umriss erweitert haben. In diesem Stadium sind die Schliesszellen schon ziemlich stärkearm geworden²⁾ und anderseits führt das Plasma noch eine genügende Menge der feinen Körnchen, an deren Bewegung man die lebhafteste Circulationsströmung erkennen kann. Wenn man nun die Intensität der Inductionsschläge von der unteren Grenze an, wo sie vollkommen unwirksam sind, successive steigert, so treten ihre Wirkungen zuerst an Störungen in der Circulationsströmung des Protoplasmas zu Tage. Waren früher bevorzugte Richtungsbahnen, in welchen die Körnchen fortbewegt wurden, deutlich erkennbar, so sind solche jetzt kaum mehr aufzufinden, und die Körnchen bewegen sich ruckweise und mit eher grösserer als geringerer Geschwindigkeit nach den verschiedensten Richtungen; auch sieht man häufig im Zellsafte kleine Körnchen in Molecularbewegung. Oefters schien es mir, als ob sämtliche Körnchenbewegung im Protoplasma auf einige Zeit ganz sistirt werde; wenigstens konnte ich zu wiederholten Malen trotz aller Sorgfalt eine solche nicht bemerken, wogegen sie einige Zeit später wieder ganz

1) Der Vorgang der Verengung resp. der Schliessung des weit geöffneten Spaltes in Folge des electricischen Schlages lässt sich mittelst des Sonnenmikroskopes leicht einem grösseren Zuhörerkreise demonstrieren, und bildet wohl eines der interessantesten Vorlesungsexperimente.

2) Vergl. oben pg. 130.

auffällig hervortrat. So viel aber ist jedenfalls sicher, dass bei einer gewissen Stärke des Inductionsschlages der Protoplasmakörper der Schliesszellen insoweit gereizt erscheint, als die Circulationsströmung gestört wird und vielleicht zeitweilig ganz sistirt werden kann, ohne dass der Turgor der Zellen irgend welche merkbaren Veränderungen erleidet; denn die Krümmung der Schliesszellen und somit der Umriss des Spaltenapparates und des Spaltes selbst bleiben dabei vollkommen unverändert.

Lässt man nun noch stärkere Inductionsschläge einwirken, so erfolgen sogleich grössere Massenumlagerungen im Protoplasmakörper: die Gruppen von Stärkekörnern, die bei geringerer Reizung keinerlei Ortsveränderungen zeigten, verschieben sich häufig gegen einander, und die Stärkekörner der einzelnen Gruppen werden explosionsartig auseinander getrieben. Es ist wahrscheinlich, dass letztere häufig zu beobachtende Erscheinung daher rührt, dass die Stärkekörnergruppen einschliessenden Plasmakörper in Folge der raschen Vacuolenbildung zersprengt werden. Dieses Stadium der Reaction des Zellenleibes auf die electriche Einwirkung ist früher oder später mit einer Herabsetzung des Turgors der Schliesszellen und somit mit einer Veränderung des Spaltenumrisses verbunden. Je stärker die Inductionsschläge sind, um so näher zeitlich aneinander gerückt treten beide Erscheinungen ein und um so rascher erfolgt die Krümmungsausgleichung der Schliesszellen; während bei schwächeren Schlägen zwischen dem Sichtbarwerden der Störungen im Zellenleibe und der beginnenden Bewegung der Schliesszellen immer einige Zeit verstreichen kann, und letztere auch viel langsamer erfolgt. Die Bewegung der Schliesszellen ist anfangs am raschesten und wird successive langsamer, was um so deutlicher hervortritt, je weiter der Spalt geöffnet war, und natürlich durch die abnehmende Membranspannung nothwendigerweise bedingt erscheint. Oft verlangsamt sich die Bewegung so bedeutend, dass sie schon zum Stillstande gekommen zu sein scheint und man erst nach einiger Zeit eine weitere Verengung des Spaltes zu constatiren vermag¹⁾.

Ein Spaltenapparat, in welchen der Inductionsschlag eine Schliess-

1) Ich führe diesbezüglich nur eine Beobachtung an: eine Spaltöffnung mit einer Spaltweite von 15 Mik. begann einige Secunden nach electriche Reizung sich zu schliessen und verengte den Spalt auf 7,5 Mik. Nun wurde längere Zeit keine Verengung mehr wahrgenommen. Nach mehreren Stunden aber war der Spalt vollkommen geschlossen und die Protoplasmakörper erschienen contrahirt.

bewegung einleitete, vermag sich, soweit meine Beobachtungen reichen, nie mehr zu öffnen. So viele Mühe ich auch darauf verwandte, nie beobachtete ich in Schliesszellen, welche durch den electrischen Schlag in Bewegung gekommen waren, auch nur eine Wiederaufnahme der Circulationsströmung; immer trat früher oder später Molecularbewegung und in der Regel auch deutliche Contraction des Protoplasmakörpers ein. Die Zelle zeigte somit alle Erscheinungen des eingetretenen Todes.

Die Wirkung eines durch einen Epidermisstreifen geschickten Inductionsstromes äussert sich nicht gleichzeitig und gleichmässig auf alle an demselben befindlichen Spaltenapparate und dies ist es vorzüglich, was die Bestimmung des eben noch wirksamen Inductionsschlages so schwierig macht. Sehr oft kommt es vor, dass von zwei neben einander liegenden Spaltöffnungen die eine sich schliesst, während in den Schliesszellen der anderen die Circulationsströmung gar nicht alterirt wird. Ja es kommt sogar häufig vor, dass die eine Schliesszelle getödtet wird und ihre Krümmung ausgleicht, während ihre Schwesterzelle nicht einmal gereizt erscheint. Vielleicht können diese Thatsachen zur Erklärung der von N. J. C. MÜLLER im 26. Experimente¹⁾ gewonnenen Resultate herbeigezogen werden. MÜLLER fand, dass die in der Zeiteinheit aus dem Blatte austretende Luftmenge in dem Maasse abnahm, als die electrische Reizung verstärkt wurde, und schliesst daraus auf eine der zunehmenden Reizstärke entsprechende successive Verengung der Spalte. Dasselbe Resultat muss sich aber auch dann ergeben, wenn wir entsprechend den von mir gemachten Beobachtungen annehmen, dass die Turgorabnahme der Schliesszellen und somit die Verengung resp. Schliessung des Spaltes in Folge electrischer Einwirkung erst eintritt, wenn durch diese ein tödtlicher Eingriff erfolgt ist. Wir dürfen uns nur gegenwärtig halten, dass die Schliessung des Spaltes sehr langsam erfolgen kann, und dass mit zunehmender Reizstärke successive Spaltenapparate erreicht und getödtet werden können, welche bei schwächeren Schlägen verschont geblieben waren. MÜLLER gibt seine Erklärung allerdings unter Zugrundelegung der im 22. Experimente mitgetheilten directen Beobachtungen (l. c. pg. 100), nach welchen eine durch eine schwache Reizung zur Verengung gebrachte Spaltöffnung durch einen neuen stärkeren Reiz noch weiter verengt u. s. f., und endlich zum Verschluss gebracht werden kann. Es ist aber aus der Mittheilung nicht zu entnehmen, wie gross

1) l. c. pg. 111. Man vergleiche auch die folgenden Experimente.

die Ruhepausen zwischen zwei auf einander folgenden Reizungen waren. Haben diese, und so scheint es, nur wenige Minuten betragen, dann ist es ja möglich, dass der neue Reiz die noch in Schliessbewegung begriffenen Spaltenapparate und die erst im Absterben begriffenen Plasmakörper traf, die also natürlich auf den neuen stärkeren Reiz nochmals reagiren konnten, was um so leichter möglich ist, als bekanntlich electricische Eingriffe local und nur auf einzelne Partien des Zellenleibes wirken können.

Da sich aus meinen Beobachtungen ergibt, dass jener Grad der electricischen Reizung, welche wohl die Circulationsströmung in den Schliesszellen alterirt und sie selbst zeitweilig sistiren kann, den Turgor derselben noch nicht herabsetzt und somit keine Schliessbewegung einleitet, und dass diese Erscheinungen erst dann eintreten, wenn der Eingriff ein tödtlicher ist, so folgt daraus, dass ein durch einen electricischen Schlag zum Verschluss gebrachter Spaltenapparat sich später nie mehr öffnen kann. Damit stehen aber wieder die MÜLLER'schen Versuche im Widerspruche, die (im 26. Experimente) ergaben, dass der Gasdurchtritt durch ein Blatt, welcher in Folge electricischer Reizung bedeutend verlangsamt wurde, nach längerer Ruhezeit wieder nicht unbeträchtlich beschleunigt erscheint. Aber auch für diese Thatsache ist noch eine andere Erklärung möglich: wir dürfen uns nur erinnern, dass die Spaltweite nicht blos von dem Turgorzustande der Schliesszellen, sondern auch von der Grösse des Gegendruckes der beiderseits anliegenden Epidermiszellen abhängig ist, so dass, wo diese verletzt sind, die zwischen ihnen liegende Spaltöffnung immer weiter geöffnet erscheint. Bei der localen Wirkung des electricischen Schlages wird es nun häufig genug geschehen können, dass die Tödtung wohl die Epidermiszellen trifft, nicht aber die zwischen ihnen liegenden Schliesszellen, was um so leichter erfolgen kann, als diese, wenigstens an meiner Versuchspflanze, gegen electricische Schläge weit widerstandsfähiger sind als jene. An solchen Stellen wird nun der electricische Schlag einen gerade entgegengesetzten Effect erzielen und es wird eine successive Erweiterung des Spaltes eintreten, welcher Vorgang, wie oben bemerkt wurde, durch höhere (günstigere) Temperatur nur gefördert werden kann.

Aus diesem Allen ergibt sich, dass die Schliesszellen gegenüber electricischen Eingriffen eine specifische Reizbarkeit nicht besitzen. Sie verhalten sich diesbezüglich nicht anders als andere Blattzellen oder als die Zellen von *Nitella* oder die der Staubfadenhaare von *Tradescantia*, wo in dem durch electricische Schläge gereizten Protoplasma-

sich die Spaltöffnungen unter Wasser grossentheils nur auf eine sehr geringe Weite, während dieselben beim frischen Blatte ausnahmslos die Form einer sehr breiten Ellipse annehmen. Die von MOHL gegebene Erklärung dieser Erscheinung, dahin gehend, dass in Folge der länger dauernden Entziehung von Licht die Quantität der in den Schliesszellen vorhandenen osmotisch wirksamen Stoffe herabgesetzt wurde, ist gewiss richtig, aber es ist diese Verminderung der organischen Substanz in Folge der Athmung bei tagelang gehinderter Assimilation eigentlich selbstverständlich, und ich glaube nicht, dass man aus dem Zustande eines tagelang verfinsterten isolirten Blattes auf den eines am Pflanzenstocke befindlichen und nur wenige Stunden dem Lichte entzogenen einen Schluss zu machen berechtigt ist.

Die nächtliche Schliessung der Spaltöffnungen gibt UNGER¹⁾ für eine Reihe von Pflanzen an, die er — und wahrscheinlich an ihren natürlichen Standorten — zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten beobachtete. Er untersuchte die Spaltöffnungen um 5 und 7 Uhr Morgens, um 3 Uhr Nachmittags und um 7 und 10 Uhr Abends. Bei allen untersuchten Pflanzen fand er dieselben Abends sichtlich im Schliessen begriffen und um 10 Uhr vollkommen geschlossen. Auffallend ist es, dass UNGER, obwohl er ausdrücklich berichtet, dass er die Pflanzen an sonnenhellen und an durch Gewitterstürme getrübten Tagen beobachtete, einer etwaigen diesen wechselnden Beleuchtungsverhältnissen entsprechenden Differenz in der Spaltweite keine Erwähnung thut, und ein stetiges vom Morgen bis 3 Uhr Nachmittags dauerndes Fortschreiten der Spaltenerweiterung angibt.

Auch CZECH²⁾ experimentirte mit ganzen Pflanzen. Er fand die Spalten Nachmittags immer offen und im directen Sonnenlichte weiter als im diffusen. An trüben und bewölkten Tagen sah er dieselben nur wenig geöffnet. Ueber das Verhalten der Stomata während der Nacht theilt er zwar keine Beobachtungen mit, gibt aber für *Hyacinthus orientalis* an, dass die geöffneten Spalten nach kaum 1stündiger (künstlicher) Verdunklung geschlossen, die geschlossenen in ungefähr ebenso viel Zeit wieder geöffnet erscheinen.

Wesentlich zu denselben Resultaten führten die von SCHWEN-DENER³⁾ mit Stöcken von *Amaryllis formosissima* angestellten Versuche: im directen Sonnenlichte sind die Stomata stets geöffnet, da-

1) Sitz.-Ber. der Wiener Akademie LXIV pag. 335.

2) l. c. pag. 804.

3) l. c. pag. 862.

gegen ausnahmslos geschlossen, wenn die Pflanzen einige Zeit (beispielsweise 2 — 3 Stunden) im Dunkeln gestanden hatten. Dieselbe Wirkung bringt auch eine plötzliche Abnahme der Beleuchtungsintensität hervor, und eine Pflanze, die längere Zeit am Fenster im directen Sonnenlichte vegetirt und ihre Stomata geöffnet hatte, dann aber in demselben Zimmer dem gewöhnlichen Tageslichte ausgesetzt wurde, zeigte schon nach einer halben Stunde geschlossene Spaltöffnungen. SCHWENDENER erklärt sich diese Erscheinung des Schliessens, welche Thatsache für *Amaryllis* leicht zu constatiren ist, in ähnlicher Weise wie MOHL als Folge der directen Einwirkung des Lichtes (und nicht der Wärme) auf den Turgor der Schliesszellen, schreibt diesen jedoch diesbezüglich nicht eine specifische Reizbarkeit zu, sondern vergleicht die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören und langsam vor sich gehen, mit denen, wie sie auch in anderen parenchymatischen Zellen, als gewöhnliche Wirkungen äusserer Agentien, vorkommen.

Zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangte N. J. C. MÜLLER¹⁾. Wohl hatte schon MOHL Licht und Wärme als die die Spalten-erweiterung bedingenden und befördernden Agentien bezeichnet, aber es wurde später eine eventuelle Wirkung der Wärme nicht mehr in Erwägung gezogen und das Licht als der allein maassgebende Factor betrachtet. MÜLLER hatte in einer Anzahl von mit ganzen Blättern angestellten Versuchen gefunden, dass die Schnelligkeit des Gasstromes zwischen dem Intercellularraumsystem und der Atmosphäre bei gleichen Lichtverhältnissen durch Temperaturschwankungen modificirt werden kann, ja in einigen Versuchen zeigte es sich, dass die Wegsamkeit der Spaltöffnungen von der Beleuchtung völlig unabhängig war. Diese Ergebnisse, in Verbindung mit anderen auf mikroskopischem Wege erhaltenen Resultaten führten ihn zur Annahme, dass (wenigstens bei älteren Blättern) die Verengung und Erweiterung der Spaltöffnungen von der Wärme abhängen. Das Licht sei für die (dauernde) Functionirung des Apparates nur in so weit von Bedeutung, als es durch seine assimilatorische Wirkung die in Folge der häufigen Wiederholung von Schliessung und Oeffnung bedingte Abnahme von Colloiden in den Chlorophyll führenden Schliesszellen, und somit auch die Abnahme der bewegenden Kraft verhindere.

Wenn wir nun von der Streitfrage, ob es die leuchtende oder wärmende Kraft der Insolation sei, welche die Spalten erweitert und

1) l. c. pag. 114.

verengt, vorläufig absehen, so stimmen in so weit wohl alle Beobachter überein, dass die Spaltöffnungen im hellen Tageslichte unter normalen Verhältnissen stets geöffnet sind, und dass sie im directen Sonnenlichte ihre grösste Weite erreichen. Auch darüber herrscht wohl kein Zweifel, dass die Erweiterung mit einer Steigerung der Turgescenz der Schliesszellen verbunden ist. Aber ich glaube, dass bei dieser Spaltenerweiterung häufig auch eine Abnahme des Seitendruckes der Epidermiszellen mitwirkt, was um so wahrscheinlicher erscheint, wenn wir mit WESTERMEIER annehmen, dass ihnen unter so günstigen Transpirationsbedingungen nicht allein durch eigene Verdunstung, sondern auch durch Saugung der innen anliegenden Zellen Wasser entzogen wird. Die oben mitgetheilte Beobachtung (an *Scopolina*) spricht gewiss auch zu Gunsten dieser Annahme.

Wie nun das Licht durch unmittelbare Einwirkung auf die Schliesszellen deren Turgor erhöht, so soll die Licht- (und nach MÜLLER Wärme-) Entziehung durch Herabsetzung der Turgescenz in denselben den Verschluss der Spalten veranlassen. Es müsste also die Verdunklung in den Schliesszellen gerade den entgegengesetzten Effect erzielen, als etwa in den grünen Parenchymzellen der Bewegungsgeleitenke sämtlicher durch tägliche periodische Bewegungen ausgezeichneten Blätter; und während der Turgor im ganzen Organe steigt, müsste derselbe in den Schliesszellen eine Abnahme erfahren. Man müsste also eine ganz specifische, den grünen Zellen sonst nicht zukommende Reactionsfähigkeit des Protoplasmas der Schliesszellen voraussetzen, zu welcher Annahme man aber weder durch die bis jetzt bekannt gemachten Untersuchungen noch durch die im Folgenden mitzutheilenden Beobachtungen gezwungen ist. Wenn bei *Amaryllis* und anderen sich ähnlich verhaltenden Pflanzen die Spaltöffnungen der durch mehrere Stunden insolirten Stöcke im Dunkeln oder sogar schon im gewöhnlichen Tageslichte nach einiger Zeit geschlossen erscheinen, so kann der Grund ebensowohl in dem durch die herabgesetzte Transpiration erhöhten Turgor des Blattes und speciell der Oberhautzellen gelegen sein, der ja, wie wir seit MOHL wissen, in der That ein Verschliessen der Stomata veranlassen kann. Auch ist es leicht nachzuweisen, dass in den Blättern längere Zeit insolirter Pflanzen die Turgescenz geringer ist, als in denen beschatteter Stöcke, und dass am Abende dieselbe sich bedeutend steigert. Um diese Zeit quillt aus der Wundfläche durchschnittener Blätter ein mächtiger Schleimtropfen hervor, der, wie sein Reichthum an Krystallnadeln zeigt, den grossen Krystallschläuchen entstammt, und offenbar durch den

Druck des umgebenden Parenchyms hervorgepresst wurde. An insolirten Pflanzen ist aber die an Schnittflächen austretende Flüssigkeitsmenge bedeutend geringer, was wohl kaum anders als durch eine Abnahme der pressenden Kraft erklärt werden kann. An der Unterseite der Blätter insolirter Pflanzen treten die Nerven als längsverlaufende Riefen so scharf hervor, dass es nicht möglich ist, grössere Flächenstücke mit dem Messer abzutragen, während des Abends die Oberfläche fast glatt erscheint und die Anfertigung von Präparaten um so leichter gelingt, als sich auch schon bei der Schnittführung die grössere Straffheit der Gewebe in günstiger Weise geltend macht.

Und so möchte ich denn glauben, als ob (bei *Amaryllis* und anderen sich ähnlich verhaltenden Pflanzen) auch bei der Nachtstellung der Spaltenapparate der zunehmende Turgor der Epidermiszellen eine wesentliche Rolle spielt. Denn auch die in Folge von Dunkelheit geschlossenen Spalten erscheinen an Stellen, wo die Epidermiszellen verletzt sind, geöffnet, und gerade die so häufig zu beobachtende Geigenform¹⁾ der Spaltenapparate in der Nachtstellung spricht dafür, dass eine wesentliche Turgorabnahme in den Schliesszellen nicht stattgefunden hat, welcher ja in Folge der grossen Elasticität der Membran durch Verminderung des Volumens der Schliesszellen hätte entsprochen werden können. Setzt man längeren Epidermisstreifen aus dem Blatte von *Amaryllis formosissima*, deren Spaltenapparate sich in Nachtstellung befinden, an einem Ende Glycerin zu, so gelingt es leicht, Stellen aufzufinden, wo das von Zelle zu Zelle vordringende Reagens die Epidermiszellen früher erreicht als die zwischen ihnen liegenden Schliesszellen. Man beobachtet dann an diesen immer zuerst eine Ausstülpung der Einbuchtungen und der äussere Umfang der Porenzellen wird nahezu kreisförmig. Allerdings sah ich nur einige Male auch die Spalte sich öffnen, und in der Regel folgt der Ausgleichung der Geigenform sogleich auch die Contraction des Plasmas der Schliesszellen, womit natürlich das Oeffnungsbestreben eo ipso aufgehoben erscheint.

An den Blättern von *Conanthera Echeandia* haben die Spaltenapparate in der Tagesstellung nahezu kreisförmigen Umriss, in der Nachtstellung eine langgestreckt elliptische Form, die in Folge starker Abflachung der Rückenseiten der Schliesszellen öfters fast in die eines

1) Dass diese Einstülpungen der Seitenwände auch bei unter dem Einflusse der Dunkelheit geschlossenen Spaltenapparaten vorkommen, betont auch SCHWENDENER (l. c. pag. 846).

körper ebenfalls erst dann der Filtrationswiderstand sinkt, wenn der Eingriff ein tödtlicher war.

BARANETZKY¹⁾ hatte die Beobachtung gemacht, dass Erschütterungen der Pflanze die Transpiration in nicht unbedeutendem Maasse beeinflussen, und dass namentlich wiederholte, wenn auch leise mechanische Erschütterungen eine Abnahme der Transpiration hervorrufen. BARANETZKY sucht dies als Folge einer Reizwirkung auf die Schliesszellen darzustellen, der zufolge dieselben durch die Erschütterung in denselben Zustand versetzt werden, den sie auch im Finstern in der Regel annehmen. Nun hatte aber schon CZECH²⁾ nachgewiesen, dass der Zustand der Stomata weder durch Druck noch Zug eine Veränderung erfährt, und es ist auch a priori die Annahme einer solchen Reizbarkeit schon deshalb wenig wahrscheinlich, da, wie bekannt, bei Anfertigung von Präparaten (Abziehen der Oberhaut etc.) die Spaltenweite nicht merkbar verändert wird.

Ich habe ebensowohl mit isolirten Spaltenapparaten, wie auch mit solchen an dickeren Flächenschnitten und an unverletzten Blättern Versuche angestellt, um eine Wirkung von Stößen auf die Spaltenweite nachzuweisen; es ist mir aber in keinem Falle gelungen, eine messbare Verengung der Spalten zu erzielen.

II. Der nächtliche Spaltenverschluss.

Es ist eine, wohl von Niemandem bezweifelte Thatsache, dass die Spaltöffnungen der meisten Pflanzen unter verschiedenen Umständen verschiedene Weite besitzen, und ebenso ist es seit den MOHL'schen Experimenten festgestellt, dass an vom Einflusse der anliegenden Epidermiszellen befreiten Schliesszellen die Zunahme des Turgors unter allen Umständen eine Erweiterung des Spaltes, jede Abnahme eine Verengung eventuell den Verschluss des letzteren zur Folge hat.

Was den ersten Punkt betrifft, so ergibt eine einfache Ueberlegung, dass Veränderungen in der Spaltenweite ganz unabhängig von dem Turgescenzzustande der Schliesszellen schon in Folge des Wechsels des Turgors der ganzen Pflanze resp. des Blattes werden eintreten müssen. Denn es ist wohl zweifellos, dass die Zunahme des Turgors im Gesamttorgane auch von einer Zunahme des Turgescenzzustandes der Epidermiszellen begleitet ist, der sich nothwendiger Weise in einer

1) Bot. Zeitung 1872 pg. 87.

2) Bot. Zeitung 1869 pg. 804.

Mitth. a. d. bot. Institut zu Graz.

Erhöhung des Seitendruckes gegen die Schliesszellen wird äussern müssen. Auch zeigte schon AMICI, dass bei *Ruta graveolens* die Benetzung des unversehrten Blattes hinreicht, um die früher geöffneten Spalten zum Verschlusse zu bringen, und MOHL bestätigte dies durch seine Experimente an *Amaryllis*. Bei dieser Pflanze genügte es, das abgeschnittene Blatt mit der Schnittfläche in Wasser zu stellen, um die Schliessung der (Vormittags) geöffneten Spalten zu veranlassen. Wenn ein solcher Verschluss des Nachmittags nach mehrstündiger Besonnung nicht mehr erfolgt, ja isolirte Blätter, auch wenn sie sich ganz unter Wasser befinden, ihre Spalten weit geöffnet zeigen, so schreibt dies MOHL¹⁾ dem Umstande zu, dass unter dem Einflusse des Lichtes (und der Wärme) in den Schliesszellen, die durch ihren Chlorophyllgehalt sich den Parenchymzellen des Blattes nähern, solche Verbindungen ausgebildet werden, welche eine kräftige Endosmose einzuleiten im Stande sind, in Folge welches Umstandes das Ausdehnungsvermögen derselben so gesteigert wird, dass sie dem auch erhöhten Seitendrucke der Epidermiszellen nicht blos das Gleichgewicht zu halten, sondern denselben selbst zu überwinden vermögen. Wenn nun MOHL die Erscheinung des nächtlichen Schliessens der Spalten, die schon von AMICI im Gegensatze zu anderen früheren Beobachtern als eine allgemeine Eigenschaft sämmtlicher Spaltenapparate angesehen wurde, dadurch erklärt, dass die osmotisch wirksamen unter dem Lichteinflusse gebildeten Verbindungen bei Abwesenheit des Lichtes sich wieder verlieren sollen oder, allgemeiner ausgedrückt, dass in Folge der Lichtentziehung eine Herabsetzung der Turgescenz der Schliesszellen eintrete, so will mir scheinen, dass diese im Wesentlichen bis auf den heutigen Tag festgehaltene Anschauung sich weder aus den von MOHL angestellten Experimenten, noch aus denen der späteren Forscher mit Nothwendigkeit ergibt: MOHL stellte seine Versuche mit abgeschnittenen Blättern an, welche in feuchtes Papier eingewickelt über Nacht in einer Blechkapsel aufbewahrt wurden. Die Blätter zeigten Morgens ihre Spaltöffnungen geschlossen. Nun muss aber beachtet werden, dass bei derartig angestellten Experimenten einmal alle jene Pflanzen, welche wie *Amaryllis* ihre Spalten in Folge der Einwirkung des Wassers schliessen, unbedingt auszuschliessen sind, da eine solche Einwirkung bei allen derartig angestellten Versuchen

1) Bot. Zeitung 1856 pg. 717. Ich habe dieses Experiment mit dem gleichen Resultate wiederholt. Auf die übrigen MOHL'schen Versuche komme ich später zu sprechen.

kaum vollkommen fern gehalten werden kann, will man nicht der Gefahr ausgesetzt sein, dass in Folge zu geringer Befeuchtung denn doch eine Wasserabgabe aus dem Blatte stattfindet. Diesbezüglich sind aber gerade von MOHL die Beobachtungen früherer Forscher, dass beim Verwelken der Blätter zunächst die Schliesszellen von dem Wasserverluste getroffen werden, bestätigt worden, und es ist leicht nachzuweisen, dass unter solchen Verhältnissen ein Schliessen der Spalten schon erfolgen kann, wenn der Wassermangel der Pflanze resp. dem Blatte noch gar nicht angemerkt wird. Nimmt man Pflanzen mit zarten Blättern aus der feuchten Luft des Gewächshauses in das Zimmer, so schliessen sich die Spaltöffnungen auch im vollen Tageslichte und bevor noch ein merkbares Verwelken der Pflanze eingetreten ist. Es genügt in solchen Fällen, die Pflanze in feuchte Luft zu bringen, um sie auch im Dunkeln zur Oeffnung ihrer Spaltöffnungen zu veranlassen (*Adiantum tenerum*). *Eranthis hiemalis* und *Aconitum (variegatum)* sind Pflanzen, welche, wie ich später zeigen werde, ihre Spaltöffnungen bei Nacht nicht schliessen. Legt man Blätter über Nacht in feuchtes Papier eingewickelt, in eine Blechbüchse, so findet man die Spaltöffnungen auch Morgens geöffnet. Einmal aber fand ich dieselben geschlossen; doch erfolgte nach Befeuchtung der Flächenschnitte sehr rasch das Oeffnen. Es war hier eben die Verdunstung der Blätter nicht vollkommen gehemmt worden und der Wasserverlust traf in diesem Falle zunächst die Schliesszellen. Aber auch das Umgekehrte kann eintreten, und Blätter, welche bei Nacht gesammelt und untersucht, die Spalten verengt oder geschlossen zeigten, hatten dieselben des Morgens, aus der Büchse genommen, geradezu abnorm geöffnet (*Scopolina atropurpurea*, *Sc. viridiflora*, *Polygonum Bistorta*). Bei *Scopolina* zeigten sich die Epidermiszellen an Flächenschnitten eingesunken und geschrumpft. Es war hier also die Turgescenz der Epidermiszellen herabgesetzt worden, und dass in der dadurch bedingten Verminderung des Seitendruckes der Grund der Spaltenerweiterung gelegen war, glaube ich daraus schliessen zu dürfen, dass, als ich später durch Einpressen von Wasser mittelst Quecksilberdruck den Wassergehalt des Blattes steigerte, der Turgor der Oberhautzellen wieder hergestellt und die Spalten bedeutend verengt, zum Theile sogar geschlossen wurden¹⁾. Ich führe dies hier nur deshalb an, um

1) Bei *Polygonum Bistorta* tritt die Erweiterung der Spalten an isolirten und dunkel gehaltenen Blättern ganz constant ein, mag man die Blätter nun in feuchtes Papier einschlagen, oder mit in Wasser eingesenk-

zu zeigen, dass der Befund am isolirten und Morgens untersuchten Blatte noch keinen Rückschluss erlaubt auf den Zustand der Spaltenapparate während der Nacht an dem mit dem Stocke in Verbindung gebliebenen, wo ebenso Stoffabfuhr als auch der Wurzeldruck auf Wasservertheilung und Wassergehalt nothwendiger Weise werden von Einfluss sein müssen.

Obige Bedenken gegen die Sicherheit der Resultate hatte offenbar auch schon MOHL gehabt; und er nahm auch die für ihn entscheidenden Beweise der Richtigkeit seiner Annahme, dass durch die Entziehung des Lichtes die Turgescenz der Schliesszellen herabgesetzt werde, nicht von jenen Pflanzen, an deren Blättern der Antagonismus zwischen Epidermiszellen und Schliesszellen so auffallend in die Erscheinung tritt, sondern von jenen, „bei welchen die Schliesszellen durch ihre Umgebung an ihrer Ausdehnung und Zusammenziehung nicht gehindert werden, weil in Folge günstiger mechanischer Verhältnisse, in denen sie zu ihrer Umgebung stehen, von der letzteren kein stärkerer Druck auf die ersteren ausgeübt werden kann“. Bei solchen Pflanzen werden die Spaltöffnungen auch unverletzter Blätter bei Berührung mit Wasser nicht geschlossen, sondern erweitert, und es kommt diese Eigenschaft im hohen Grade den Blättern (vielleicht aller) unserer einheimischen Orchideen zu. Von den hierher gehörenden Versuchen führt MOHL nun einen an, dem er besondere Beweiskraft beilegt: „bei einem einige Tage lang bei zureichender Feuchtigkeit in völliger Dunkelheit aufbewahrten Blatte von *Listera ovata*“ öffneten

tem Blattstiele in trockener oder in wasserdunstgesättigter Luft halten. Und doch möchte ich auch hier auf eine Turgorabnahme in den Epidermiszellen denken, die ja wohl durch Saugung der Parenchymzellen hervorgerufen werden könnte. Es spricht dafür die Thatsache, dass Blätter, die auf Wasser gelegt werden, ihre Spalten (ich untersuchte immer die der Blattunterseite) viel weniger geöffnet zeigen, und, was zuerst überraschend ist, weniger, wenn die Oberseite auf Wasser liegt, als wenn die spaltöffnungsreiche Unterseite diesem zugekehrt ist. Der Grund dafür wird wohl in dem Umstande gelegen sein, dass in der ersteren Lage durch die benetzbare Oberseite ein Wasserbezug erfolgen kann, während dies durch die nicht benetzbare Unterseite nicht möglich ist. Setzt man der Blattunterseite einen Tropfen starker Salzlösung auf, so erfolgt durch längere Zeit keine Inhaltscontraction und ich konnte, durch den Tropfen hindurchsehend, durch längere Zeit deutlich die weit geöffneten Spalten beobachten. Auf Flächenschnitten aber werden dieselben ebensowohl durch Salzlösung als durch reines Wasser verengt, eventuell selbst geschlossen.

eingeleitete Exosmose und ebenso durch Verdunstung, wogegen aber die Lichtentziehung an sich eine solche Wirkung nicht hervorzubringen vermag, da ja die Spalten unter normalen Verhältnissen bei Nacht geöffnet bleiben. Ich zweifle aber keinen Augenblick, dass auch in freier Natur an manchen Blättern ein nächtlicher Spaltenschluss eintreten kann. Es wird dies dann der Fall sein, wenn durch zufällige Umstände eine freie Abdunstung der Blattfläche gehemmt erscheint, sei es, dass eine länger dauernde Berührung der Blattoberfläche mit Wasser stattfindet, oder dass über derselben eine mit Wasserdunst gesättigte Atmosphäre hergestellt erscheint, dass also mit einem Worte Verhältnisse der Umgebung geschaffen werden, welche den in oben mitgetheilten Versuchen künstlich herbeigeführten entsprechen.

Die oben gegebene Erklärung der Erscheinung des nächtlichen Spaltenschlusses scheint nun aber nur auf jene Pflanzen Anwendung finden zu können, bei denen nachweislich der zunehmende Turgor der Oberhautzellen den Verschluss der Spaltöffnung zur Folge hat. Dies ist aber, wie MOHL zeigte, nicht der Fall bei den einheimischen Orchideen und einigen Liliaceen, deren Spaltöffnungen sich beim Einlegen (von Epidermisstreifen oder ganzen Blättern) in Wasser nicht schliessen, sondern erweitern. Diese Angabe ist im Allgemeinen richtig; doch möchte ich auf einige Beobachtungen über den Verlauf des ganzen Vorganges aufmerksam machen. Es ist erstens leicht zu constatiren, dass auch bei diesen Pflanzen ein die Spaltenerweiterung hemmender Einfluss des umliegenden Gewebes ganz unverkennbar zu Tage tritt: An abgezogenen Oberhäuten (*Orchis*, *Lilium candidum*) erfolgt die Oeffnungsbewegung ungemein rasch unter dem Auge des Beobachters; an dickeren Flächenschnitten aber vergehen oft Stunden, bevor eine solche Erweiterung merkbar wird. Ja, wenn man an derartigen Schnitten verengte Spalten während der Einwirkung des Wassers beobachtet, so sieht man sehr häufig, dass dieselben sich vorerst schliessen, um sich erst später wieder zu öffnen. Eine solche vorerstige Verengung resp. Verschliessung der Spalten kann man ferner gar nicht selten dann beobachten, wenn man etwas dickere Flächenschnitte unter dem Deckglase und ohne Wasserzusatz untersucht. Hier ist die Verschliessung offenbar die Folge des ausgetretenen von der Schnittfläche aus in die Epidermiszellen eindringenden Zellsaftes, gegen dessen Einwirkung die Spaltöffnungszellen durch ihre isolirte Lage besser geschützt sind¹⁾. Ebenso ist ein solcher Verschluss wenig geöffneter

1) Man könnte allerdings auch an eine Reizwirkung denken, welche durch die bei der Präparation unvermeidliche Erschütterung hervorgebracht,

Spalten an Flächenschnitten zu beobachten, welche aus ganzen Blättern angefertigt werden, die unter Wasser ihre Stomata erweitert haben. Alle diese Erscheinungen zeigen unwiderleglich, einmal, dass auch bei den nach dem Orchideentypus (vergl. pag. 148) eingefügten Spaltenapparaten bei Wasserzufuhr ein grösserer von den Epidermiszellen ausgehender Seitendruck wirksam wird, und zweitens, dass es nicht gleichgültig ist, ob das Wasser die Oberhaut des unverletzten Blattes berührt, oder von innen aus derselben zugeführt wird.

Ich führe zur Unterstützung des Gesagten noch einige Beobachtungen an, welche ich mit Blättern von *Lilium candidum* anstellte, bei welcher Pflanze nach MOHL die Stomata bei Berührung mit Wasser ebenfalls, wenn auch im geringen Grade erweitert werden: Blätter, die ihre Spaltöffnungen theils geschlossen, theils kaum merklich geöffnet hatten, wurden unter der Luftpumpe mit Wasser injicirt und dann, in Brunnenwasser untergetaucht, im Dunkelschranke durch 24 Stunden belassen. Die Spaltöffnungen waren fast durchgehends geschlossen; und nur an den Schnittträgern, wo die angrenzenden Epidermiszellen geöffnet oder, wie der contrahirte Inhalt zeigte, verletzt erschienen, mehr weniger weit geöffnet. Aber auch an Blattabschnitten, die von Blättern mit normal geöffneten Spalten genommen waren, konnte an den Stellen, wo ein Theil des Mesophyllgewebes mit abgetrennt worden war, in der ersten Zeit (bis zu einer Stunde) eine Erweiterung der Spalten nur in den wenigsten Fällen constatirt werden. Wohl aber ist dies, wie schon MOHL hervorhob, an den Rändern der Blattabschnitte, wo nur die Epidermis abgetrennt wurde, der Fall; wie auch an abgezogenen Oberhäuten die baldige Erweiterung der Spalten leicht zu constatiren ist. Man könnte nun meinen, dass dieses verschiedene Verhalten der Spaltenapparate an isolirten Epidermistreifen und

in der Herabsetzung der Turgescenz der Schliesszellen ihren Ausdruck fände. Dass dies nicht der Fall ist, lehrten mich, wie schon pag. 145 erwähnt, zahlreiche Versuche mit Blättern, an denen vermöge ihrer Durchsichtigkeit die Spaltöffnungen ohne weitere Präparation beobachtet werden können. Ich führe noch folgende Beobachtung an: bei *Lilium candidum* und *L. Martagon* werden die auch im hellen Tageslichte wenig geöffneten Spalten an trockenen, nicht zu dicken Blattflächenschnitten ziemlich rasch geschlossen. Während einer solchen im Garten ausgeführten Untersuchung trat ein leichtes Hagelwetter ein. Ich untersuchte nun sogleich Blätter, welche durch fallende Schlossen ziemlich heftig erschüttert wurden. Aber die Spalten waren offen geblieben, und dies war in gleicher Weise der Fall bei *Fritillaria imperialis*.

dickeren Blattabschnitten (und ganzen Blättern) durch Beeinflussung des Parenchymgewebes zu erklären sei, welches hier als mitwirkender Factor bei Bestimmung der Spaltenweite in Betracht zu ziehen wäre. Dies ist aber nicht der Fall: die Erweiterung der Spalten ist hier, wie an den Perigonblättern von *Galtonia*, wesentlich Folge des abnehmenden Gegendruckes der Epidermiszellen. Man kann sich nämlich ganz leicht davon überzeugen, dass überall dort, wo wie an Schnitträndern oder abgezogenen Oberhäuten die Spaltöffnungen besonders erweitert erscheinen, in den angrenzenden Epidermiszellen eine Gerinnung des sonst wasserhellen Inhalts mit häufiger Contraction des Plasmanschlauches eingetreten ist. Die ungemeine Empfindlichkeit der Oberhautzellen also, ihre leichte Verletzbarkeit und die dadurch bedingte Turgorverminderung gegenüber den viel widerstandsfähigeren und in Folge der Berührung mit Wasser ihren Turgor steigernden Schliesszellen ist die Hauptursache der verhältnissmässig so rasch eintretenden Erweiterung der Spalten, wobei allerdings die von MOHL als einzige Ursache erklärte freie Lage der Schliesszellen als begünstigender Faktor mit in Betracht zu ziehen ist.

Wie sehr auch bei dieser Pflanze, wo die Schliesszellen vermöge ihrer freien Lage in ihrer Beweglichkeit von den umgebenden Epidermiszellen viel unabhängiger zu sein scheinen, die Spaltenweite von dem Turgor der Oberhautzellen abhängig ist, dafür möchte ich folgenden Versuch anführen. Von einer in lebhafter Vegetation befindlichen Pflanze wurden 3 unmittelbar auf einander folgende also ungefähr gleichalte Blätter genommen. Alle Spalten zeigten sich geschlossen. Das eine Blatt (*A*) wurde mit seiner Basis in den kürzeren Schenkel einer hufeisenförmig gebogenen Glasröhre eingekittet und durch den Druck einer Quecksilbersäule (von 10 cm Höhe) mit Wasser injicirt. Das zweite Blatt (*B*) wurde nur mit der Schnittfläche in Wasser gestellt; das dritte (*C*) in Wasser untergetaucht. Alle drei Blätter wurden nun in einen Glaszylinder eingeführt und dem vollen Tageslichte ausgesetzt. Nach 6 Stunden (3 Uhr N. M.) zeigte das Blatt *A* kaum merklich geöffnete, das Blatt *B* stark erweiterte Spalten; und dasselbe war, wie wohl in etwas geringerem Maasse, der Fall am Blatte *C*. Am Blatte *A* waren auf weite Strecken hin die Interzellularräume vollständig mit Wasser erfüllt und somit die nicht cutisirten Innenwände der Oberhautzellen mit diesem in unmittelbarer Berührung. Auch aus den Athemhöhlen war die Luft grossentheils vertrieben, während sie an sehr vielen Spaltenapparaten noch den Vorhof erfüllte. Würde nun die directe Berührung der Oberhaut mit Wasser unter

allen Umständen die Erweiterung der Spalten im günstigen Sinne beeinflussen, so hätten an dem Blatte *A*, wo das helle Tageslicht in gleichem Sinne einwirkte, die Spalten zum mindesten nicht weniger weit geöffnet sein können als am Blatte *B*, an dem nur die Lichtwirkung zur Geltung gelangen konnte.

Mag es nun nach diesen Versuchen und den oben mitgetheilten Beobachtungen nicht zweifelhaft sein, dass auch bei den Orchideen und Liliaceen eine Beeinflussung der Spaltenweite durch das umliegende Gewebe zur Geltung gelangt, so ist es anderseits ebenso sicher, dass es durch Benetzung von Präparaten in keiner Weise gelingt, den Turgor der Epidermiszellen so zu steigern, dass wie bei *Amaryllis* die weiter geöffneten Spalten zum Verschluss gebracht werden könnten. Diese Thatsache scheint nun der oben versuchten Erklärung des nächtlichen Spaltenschlusses zu widersprechen. Dem gegenüber möchte ich nochmals betonen, dass, da, wie oben gezeigt wurde, ein Verschluss eng geöffneter Spalten in Folge von künstlicher Wasserzufuhr erfolgen kann, eine Wirkung des Seitendruckes in der That vorhanden ist, dass aber anderseits die Verhältnisse am isolirten Blatte (oder am Flächenschnitte) denn doch nicht einfach auf das am Pflanzenstocke befindliche übertragen werden dürfen.

Uebrigens erfolgt auch bei Nacht an solchen Pflanzen kein voller Spaltenverschluss!

Die nachfolgenden Beobachtungen wurden an Pflanzen angestellt, welche Mitte März im Warmhause zum Treiben gebracht wurden; es waren *Orchis Morio* (4 Stöcke), *Orchis latifolia* (3 St.) und *Lilium candidum* (2 St.). Ich habe die Pflanzen unmittelbar an Ort und Stelle und zu allen Tages- und Nachtzeiten untersucht, und die Spalten immer geöffnet gefunden, allerdings im Tageslichte weiter als zur Nachtzeit. Bei den Orchideen war eine Differenz in der Spaltenweite häufig kaum nachzuweisen, wohl aber bei *Lilium*, wo die Spaltenverengung während der Nachtstunden an manchen Blättern sehr deutlich hervortrat. Ich habe später dieselben Beobachtungen an in Töpfen überwinterten Pflanzen von *Orchis papilionacea* und *Anacamptis pyramidalis* gemacht und habe auch über Nacht im Freien gehaltene Pflanzen untersucht; — das Resultat war dasselbe¹⁾.

Bei diesen und allen ähnlichen im Folgenden mitzutheilenden Untersuchungen müssen aber gewisse Vorsichtsmaassregeln beobachtet

1) Nachträgliche Anmerkung: Die Untersuchung wurde später noch auf andere im Freien wachsende Orchideen und Liliumarten aus-

Rechteckes übergeht. Lässt man auf Epidermisstreifen, deren Apparate sich in Nachtstellung befinden, in der früher erwähnten Weise Glycerin einwirken, so nimmt ausnahmslos die Breite des Apparates zu und es wird diese später, wenn es endlich in den Schliesszellen zur Plasmacontraction kommt, nur wenig geringer. In einem speciellen Falle betrug die Breite des Apparates in der Nachtstellung 25 Mik., erreichte nach Einwirkung des Glycerins auf die anliegenden Epidermiszellen 37 Mik. und sank nach Contraction des Plasmas in den Schliesszellen auf 35 Mik. Auch bei dieser Pflanze werden die in Nachtstellung befindlichen Spaltenapparate dort, wo die Epidermiszellen verletzt sind, auch ohne Einwirkung von Wasser freilich nur auf eine geringere Weite geöffnet.

Dieselben Erscheinungen: Verbreiterung der in Nachtstellung befindlichen Spaltenapparate nach erfolgter Contraction des Inhaltes der Schliesszellen und Oeffnung der Spalten nach Isolirung des Apparates — sind übrigens häufig genug zu beobachten. Für *Amaryllis formosissima* z. B. fand ich die Breite des in Nachtstellung befindlichen Spaltenapparates im Mittel mit 54 Mik., es verbreitert sich derselbe aber nach Einwirkung von Glycerin auf (im Mittel) 67 Mik. Auch bei *Leucojum vernum* konnte ich — allerdings nicht immer — unter ähnlichen Bedingungen eine Verbreiterung des Spaltenapparates constatiren¹⁾.

Es sind übrigens ähnliche Versuche schon von MOHL gemacht worden, der ja auch klar und bestimmt aussprach, dass die Oeffnung und Schliessung der Spalten nicht von der Thätigkeit der Porenzellen allein abhängt, sondern dass zwischen diesen und den Epidermiszellen ein Antagonismus existirt. Dass die Schliesszellen in der Nachtstellung einen etwas geringeren Turgor besitzen als am Tage, soll nicht geleugnet werden; es spricht dafür ja auch die Thatsache, dass in Nachtstellung befindliche und vom Einfluss der Epidermiszellen befreite Spaltenapparate ihre Spalten weniger weit öffnen als solche in Tagesstellung befindlichen; aber es wäre wohl möglich, dass diese Herabsetzung des Turgors erst eine Folge des starken Ueberdruckes der Epidermiszellen wäre, durch welchen der Filtrationswiderstand

1) Es ist übrigens selbstverständlich, dass die in Folge des durch Wasserzufuhr erhöhten Seitendruckes der Epidermiszellen eintretende Schliessung der Spalten nicht nothwendiger Weise von einer Verschmälerung des Umrisses des ganzen Apparates begleitet sein muss. Es wird dies von der Querschnittsform der Schliesszellen und von der Art ihrer Einfügung in den Oberhautzellen abhängig sein.

des Plasmaschlauches der Schliesszellen überwunden würde. Aber es soll hier nur die Möglichkeit ausgesprochen werden, dass es sich so verhalten kann; es würde diese Annahme aber an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es sich nachweisen liesse, dass auch in dem Falle, als die Schliessung des Spaltes auf künstlichem Wege (durch Einlegen von Epidermisstreifen in Wasser) erfolgt, in den Schliesszellen ebenfalls vorerst eine Abnahme von Zellflüssigkeit stattfände. Es würde sich dies aber kaum auf einem anderen Wege ermitteln lassen, als durch eine auf Messungen beruhende Abschätzung der Volumina der Schliesszellen und Vergleichung derselben bei weit geöffneten und derart künstlich geschlossenen Spaltenapparaten. Solche Vergleichen sind aber noch nie angestellt worden, und ebenso wenig hat man diesbezüglich die unter natürlichen Verhältnissen geschlossenen Apparate einer genaueren Untersuchung unterzogen. Man ging immer von der Voraussetzung aus, dass die in Folge künstlich herbeigeführter Turgorverminderung eintretende Schliessung der Spalten mit der in Folge natürlicher Ursachen (Verdunklung) bewirkten in Bezug auf Ursache und Wirkung vollständig übereinstimme, dass es sich also auch im letzteren Falle in erster Linie um Turgor- und Volumabnahme der Schliesszellen handle, was aber, wie ich glaube, eigentlich noch nie nachgewiesen wurde.

In letzter Beziehung ist namentlich das Verhalten der Spaltöffnungen an den schwimmenden Blättern von *Potamogeton natans* im hohen Grade lehrreich, und es ist mir keine Pflanze bekannt, bei welcher man in so überzeugender Weise wie hier die Abhängigkeit der Spaltweite von dem ausschliesslich durch Wasserzufuhr und Verdunstung bestimmten Turgor der Epidermis- und Schliesszellen nachweisen könnte. Einleitend sei bemerkt, dass hier der Spaltenapparat aus den Schliesszellen und noch aus 2 Nebenzellen besteht, die seitlich den Schliesszellen anliegend, dieselben jedoch nicht vollständig umfassen, so dass die beiden Längsenden jener („Kopf- und Fussende“) frei bleiben und an gewöhnliche Epidermiszellen grenzen. Durch diese Einfügung wird offenbar bewirkt, dass jeder Turgorwechsel in den Nebenzellen ausschliesslich die Grösse des gegen die Schliesszellen wirkenden Seitendruckes (quer zur Längsachse) wird beeinflussen und somit schon bei geringen Schwankungen in der Veränderung der Spaltenweite zum Ausdrucke gelangen müssen.

Die während der Nacht und Morgens vor Sonnenaufgang im Freien gesammelten Blätter haben die Spalten nicht viel weniger ge-

öffnet als im hellen Tageslichte¹⁾, und dasselbe ist der Fall an isolirten Blättern, die auf Wasser schwimmend in einem offenen Gefässe im Dunkelschranke gehalten werden. Schlägt man die Blätter aber in feuchtes Tuch ein oder stellt man über den schwimmenden Blättern durch Abschluss des Gefässes einen mit Wasserdunst gesättigten Raum her, so werden die Spaltöffnungen sehr verengt, wohl auch ganz geschlossen und dasselbe ist der Fall, wenn man die Blätter mit ihrer Oberseite auf das Wasser legt. Auch auf Flächenschnitten werden die Spalten geschlossen; ungemein rasch, wenn dem Präparate Wasser zugesetzt wird, langsamer, wenn dasselbe trocken unter dem Deckglase beobachtet wird, wo aber natürlich die Schnittfläche durch den aus den verletzten Zellen ausgetretenen Zellsaft benetzt erscheint. In allen diesen Fällen ist es zweifellos, dass der Spaltenschluss bewirkt wird durch den erhöhten Seitendruck der Nebenzellen in Folge ihrer Turgorzunahme. Es ergibt sich dies einmal aus dem Umstande, dass die Breite des ganzen Spaltenapparates (incl. der Nebenzellen) während des Spaltenschlusses vollkommen gleich bleibt, wogegen die Nebenzellen bedeutend an Breite zunehmen, und weiter aus der häufig zu beobachtenden Erscheinung, dass an solchen Spaltenapparaten, wo eine der Nebenzellen abgestorben ist, die Krümmung der Schliesszelle, deren convexe Rückenwand dann die Epidermiszelle berührt, keine messbare Veränderung erfährt. Die ungemein rasche Turgorzunahme der Nebenzellen also bewirkt die Verschliessung der Spalte. Es ist diese Wirkung des von den Nebenzellen auf das Schliesszellenpaar ausgeübten Seitendruckes vollkommen entsprechend jener von MOHL an *Amaryllis* studirten Erscheinung und von dieser nur dadurch graduell verschieden, dass bei *Amaryllis* der Spaltenschluss am mit der Pflanze in Verbindung stehenden Blatte von dem Feuchtigkeitszustand der Luft unabhängig ist, hier aber nur dann erfolgt, wenn dieser so sehr gesteigert wird, dass die Transpiration auch im Minimum herabgedrückt wird. Dass bei *Amaryllis* auch die nächtliche Schliessung der Spalten Folge des erhöhten Seitendruckes ist, konnte oben nur vermuthungsweise ausgesprochen werden, da die Experimente, durch künstliche Aufhebung des Seitendruckes (durch Anwendung wasserentziehender Mittel) wieder die Oeffnung der Spalten zu bewirken, in der Regel gar nicht oder nur unvollkommen gelingen (pag. 152). In vollkommen exacter Weise gelingt letzteres aber bei *Potamogeton*:

1) Sie werden auf Zusaz von Salzlösungen sehr verengt oder ganz geschlossen.

Blätter, welche auf Wasser schwimmend im feuchten dunklen Raume ihre Spalten geschlossen haben (vergl. oben), öffnen dieselben in kurzer Zeit auch im Dunkeln, wenn man einfach durch Abheben des Deckels des Gefäßes eine trockenere Atmosphäre schafft. Ja, man kann die rasche Oeffnung der Spalten selbst unmittelbar unter dem Mikroskope verfolgen: legt man Flächenschnitte solcher Blätter (mit geschlossenen Spalten) trocken auf den Objectträger und bedeckt sie nur zur Hälfte mit einem Deckgläschen, so sieht man, dass die Spalten an den unbedeckten Theilen in der kürzesten Zeit weit geöffnet werden, während dies an jenen, wo durch das Deckgläschen die Abdunstung gehemmt ist, viel später erfolgt. Setzt man nun solchen Präparaten mit erweiterten Spalten Wasser zu, so werden letztere sogleich wieder geschlossen und später wieder geöffnet, wenn durch Verdunstung des Wassers die Nebenzellen wieder wasserärmer werden. Später natürlich sinkt in Folge des weiteren Wasserverlustes auch der Turgor der Schliesszellen und es tritt eine bedeutende Verengung¹⁾, wohl auch ein voller Schluss der Spalten ein. Ganz in gleicher Weise lässt sich das Spiel des Oeffnens und Schliessens der Spalten bei Anwendung wasserentziehender Mittel unmittelbar verfolgen: setzt man rasch unter das Deckglas gebrachten Schnitten (mit geschlossenen Spalten) eine Salzlösung zu, so sieht man in dem Momente, als sich deren Wirkung in den Nebenzellen fühlbar macht, sogleich die oft bis zu 7,5 Mik. (die normale Spaltenweite im Tageslichte) fortschreitende Erweiterung der Spalten, welcher natürlich unmittelbar darauf wieder (in Folge der Turgorabnahme der Schliesszellen) eine starke Verengung, häufig selbst ein voller Verschluss der Spalten folgt.

Wir erkennen hier also auf das augenscheinlichste die Bedeutung der Nebenzellen und die Abhängigkeit der Spaltenweite von dem Turgescenzzustande derselben. Die durch Turgor gespannten und gekrümmten Schliesszellen sind zwei federnden Stahllamellen zu vergleichen, welche durch seitlichen Druck bis zur Berührung genähert werden können, aber stets ihre frühere Krümmung wieder zu gewinnen streben. Freilich kann eine Ausgleichung der Krümmung und somit ein Spaltenschluss auch dadurch erfolgen, dass durch Wasseraustritt aus den Schliesszellen deren Turgor sinkt. Dies kann erfolgen durch künstlich

1) Bei dieser Pflanze kommt es (wie auch bei anderen und nicht bloß Wasserpflanzen) bei Aufhebung der Turgescenz der Schliesszellen (in Folge Verdunstung oder Anwendung wasserentziehender Mittel) häufig nicht zum vollen Verschluss der Spalten. Vergl. später.

werden, soll man nicht zu unrichtigen oder unsicheren Resultaten gelangen: so sind abgezogene Oberhäute durchaus zu vermeiden, da die beim Abziehen eintretenden Zerrungen und Verletzungen der Epidermis selbst, und ebenso ihre Loslösung vom Gewebeverbande auf die Spaltenweite häufig entscheidenden Einfluss haben. Auch vermeide man vor der Untersuchung die Anwendung von Wasser, dessen Einwirkung, wie ja schon MOHL zeigte, so entgegengesetzte Effecte hervorbringen kann; ja es ist selbst bei trocken untersuchten Flächenschnitten eine möglichst rasche Beobachtung geboten, da — wie ich oben erwähnte — schon durch den den verletzten Zellen entstammenden Zellsaft der ursprüngliche Zustand der Spaltenapparate verändert werden kann. Wo immer möglich — und dies ist bei vielen dünnen Blättern der Fall — verwendete ich ganze Blätter oder Blattstücke; die betreffenden Pflanzen sind in den nachfolgenden Aufführungen mit g. B. bezeichnet. Natürlich muss auch auf den Entwicklungszustand

gedehnt. Bei *Orchis maculata*, *O. militaris*, *Platanthera 2-folia*, *Listera orata* (der Pflanze, mit welcher MOHL experimentirte) fand ich die Spalten stets geöffnet, mochten nun die Blätter um Mitternacht oder vor Sonnenaufgang gesammelt, oder von Stöcken genommen worden sein, welche über Nacht und bis zur Untersuchung (in den Vormittagsstunden) durch darübergestürzte Gefässe verdunkelt gehalten worden waren. Ebenso zeigten über Nacht in feuchtem Papiere eingewickelte und in einer Blechbüchse aufbewahrte Blätter dieser Pflanzen offene Spaltöffnungen. Nur bei *Cypripedium Calceolus* fand ich häufig die Spalten verengt oder geschlossen, ebenso bei natürlicher oder künstlicher Verfinsterung ganzer Pflanzen als auch isolirter in feuchtem Raume aufbewahrter Blätter. Bei *Lilium*arten aber waren die Erscheinungen nicht durchaus den im Warmhause gemachten Beobachtungen entsprechend: im Garten ausgesetzte Pflanzen von *L. candidum*, *L. testaceum*, *L. Martagon* zeigten während der Nacht bei wiederholten Untersuchungen fast stets geschlossene Spalten, und dasselbe war der Fall an Blättern, die über Nacht in feuchtem Papiere eingewickelt in der Blechbüchse aufbewahrt wurden. Wurden aber die im Freien stehenden Pflanzen durch darübergestürzte Gartentöpfe verdunkelt gehalten, so waren die Spalten am Morgen weit geöffnet, auch an jenen Stellen, wo die Blattflächen nicht benetzt erschienen, so dass eine directe Einwirkung des Wassers auf die Erweiterung der Spalten im Sinne MOHL's (vergl. pag. 148) nicht hatte stattfinden können. Es ist naheliegend, das Unterbleiben des Spaltenschlusses auf die im überdeckten Raume herrschende grössere Luftfeuchtigkeit zu setzen und es würde sich so auch das Verhalten jener im Warmhause gehaltenen Stöcke von *L. candidum* erklären. Bleiben dabei nun aber auch die näheren Ursachen des Unterbleibens des Spaltenschlusses zunächst noch unbekannt, so geht aus diesen Versuchen doch so viel hervor, dass die Lichtentziehung bei der Schliessung der Spalten nicht der maassgebende Factor sein kann!

Mittheil. a. d. bot. Institut zu Graz.

des Blattes Rücksicht genommen werden, da manche Blätter ihre Stomata erst verhältnissmässig spät öffnen. Bei Monocotylenblättern mit lange dauerndem Basalwachsthume sind natürlich auch die Spaltöffnungen in verschiedenen Blatthöhen ungleichen Alters, und man findet sie dann an der Spitze oft weit geöffnet, an tieferen Theilen des Blattes aber geschlossen ¹⁾).

Bei den Blättern der Dicotylen und namentlich der Farne liegen Spaltöffnungen ungleichen Alters nebeneinander und es kann daher

1) Aber auch an scheinbar vollkommen ausgebildeten Blattpartieen können die Spaltöffnungen auch bei Tage geschlossen sein: auf einer Wiese unseres botanischen Gartens war *Leucoium vernum* in voller Blüthe. Die Blätter waren schon über einen Decimeter über die Erde hervorgeschoben und an diesen Theilen lebhaft grün gefärbt. Ich untersuchte dieselben nach 6stündiger Insolation (Temperatur im Schatten 11° C) und fand alle Spalten geschlossen. Wahrscheinlich ist dies auch bei anderen Frühlingspflanzen der Fall, bei denen die Blätter sich erst nach der Blüthe vollkommen entfalten.

Ueber eine ähnliche Erscheinung berichtet SCHWENDENER (l. c. pag. 841). Er fand an sonnigen Apriltagen die Spaltöffnungen an jüngeren noch nicht ausgewachsenen Blättern und Phyllodien offen, an älteren geschlossen. Ich kann diese Thatsache nur bestätigen. Bei Pflanzen mit ausgeprägt periodischer Vegetation finde ich die Spaltöffnungen der vorjährigen Blätter auch nach mehrstündiger Besonnung geschlossen und dies noch zu einer Zeit, wo schon die Entfaltung der diesjährigen Laub- oder Blüthenknospen beginnt. So fand ich Ende März das letzte Blatt des vorjährigen Triebes um 1 Uhr Mittag nach 3—4stündiger Besonnung mit geschlossenen Spaltöffnungen bei *Theophrasta lussienii*, *Cinnamomum Reinwardti*, *Ficus venosa* (sämmtlich im Warmhause); ferner bei *Eucalyptus resinifera*, *Camellia japonica*, *Dryandra*-Arten *Desfontainia spinosa*, *Citrus medica*, *Viburnum Tinus* und *Escallonia floribunda*; ferner an den Phyllodien blühender Akazien etc. (im Kalthause); ebenso im Freien bei *Daphne Blagayana*, (blühend) und *D. Cneorum*, *Rhododendron hirsutum*, *Hedera Helix*, den überwinterten Blättern von *Helleborus niger* und *Scolopendrium officinarum*. Bei einer Mitte April vorgenommenen Untersuchung fand ich aber unter denselben Bedingungen bei *Viburnum Tinus* (Ende der Blüthezeit) und *Escallonia floribunda*, welche Pflanzen schon starke Laubtriebe entwickelt hatten, an denselben Blättern die Spalten geöffnet; ebenso bei dem schon austreibenden Epheu, bei *Scolopendrium officinarum*, und *Daphne Cneorum*.

Ich möchte glauben, dass der Verschluss der Spaltöffnungen während des Winters (ich beobachtete dies bei *Hedera Helix*, *Helleborus niger* und *Scolopendrium officinarum*; es dürfte aber wohl bei allen Pflanzen mit Winterruhe der Fall sein) Folge der eintretenden Wasserarmuth des Blattes ist, welche auch in den Schliesszellen zur Geltung gelangt und deren Turgor vermindert; und dass der stärkere Saftzufluss zu den über-

schon aus diesem Grunde ihr Oeffnungszustand verschieden sein. Aber auch dort, wo wie bei Monocotylen eine solche Altersdifferenz auf kleinen im Gesichtsfelde des Mikroskopes zu überschauenden Flächenstücken nicht hervortritt, findet man den Oeffnungszustand der Stomata nicht durchaus gleich und es können weit und eng geöffnete dicht neben geschlossenen vorkommen. Auch die Blätter eines Stockes verhalten sich nicht immer gleich: so fand ich einmal bei *Lilium candidum* unter 10 unmittelbar aufeinanderfolgenden Blättern an dem dritten sämtliche Spalten geschlossen, an allen übrigen geöffnet und es war ein äusserer Grund für diese Verschiedenheit nicht aufzufinden. Es ist dies eine Erscheinung, die etwa darin ihr Analogon hat, dass an demselben Pflanzenstocke öfters ein oder einige Blätter nicht die Nachtstellung der übrigen eingenommen haben.

Um also diesen und anderen ähnlichen Schwierigkeiten, welche leicht zu Täuschungen Veranlassung geben könnten, möglichst auszuweichen, stellte ich die meisten Beobachtungen in der Weise an, dass ich das Blatt Nachmittags untersuchte, und dann bei Nacht (11 bis 1 Uhr) die Untersuchung an einem Stücke wiederholte, das aus der entsprechenden Stelle der anderen Blatthälfte, eventuell des entsprechenden Fiederplättchens herausgeschnitten war; wo dies nicht thunlich, wurden die zunächst stehenden Blätter verwendet. Auch wurden immer mehrere Präparate untersucht. Noch möchte ich hervorheben, dass ich mich stets auch von der Beweglichkeit des Spaltenapparates (Verschluss der Spalten nach Einwirkung von Kochsalzlösung oder Glycerin) überzeugte.

Das überraschende Verhalten der Orchideenspaltöffnungen während der Nacht legte natürlich die Frage nahe nach der Verbreitung dieser Erscheinung im Pflanzenreiche. Die nachfolgenden Beobachtungen geben Antwort auf die Frage.

Die erste Beobachtungsreihe wurde im Warmhause angestellt, in welchem die Temperatur bei Tage um 20° C, bei Nacht um 15° C schwankte. Es wurden nur in lebhafter Vegetation begriffene Pflanzen

winterten Blättern erst nach der Entfaltung der diesjährigen Knospen beginnt, so dass also der ganze Wasservorrath der Pflanze zuerst den austreibenden Organen zu Gute kommt.

Für die Spaltöffnungen an den Blättern von *Aspidistra* gibt CZECH (l. c. pag. 805) an, dass dieselben auch im directen Sonnenlichte geschlossen bleiben. Vielleicht haben wir hier eine ähnliche Ursache; ich wenigstens fand an einem jüngeren Blatte die Spalten in der Sonne geöffnet.

gewählt, die Untersuchung an Ort und Stelle und zwischen 11 und 1 Nachts durchgeführt.

Ohne in die detaillierte Aufzählung aller einzelnen Befunde einzugehen, kann ich wohl sagen, dass mehr als die Hälfte der untersuchten Pflanzen ihre Spaltöffnungen nicht geschlossen, meist aber auch weniger als im directen Sonnen- oder hellen Tageslichte geöffnet hatten. Auch muss ich hinzufügen, dass verschiedene Stöcke derselben Pflanzenart nicht immer das gleiche Verhalten zeigten, was aber verständlich ist, wenn, wie ich glaube, die nächtliche Spaltenverengung wesentlich vom Seitendrucke der anliegenden Zellen, mittelbar also vom Turgorzustand des Blattes abhängig ist, der natürlich auch nach den Pflanzenindividuen verschieden sein kann, da Bodenfeuchtigkeit, Standort (frei oder zwischen anderen Pflanzen) etc. darauf Einfluss nehmen. So fand ich an jüngeren Blättern eines Stockes von *Blechnum occidentale* die Spalten sehr weit (wie im vollen Sonnenlichte) geöffnet, an einem anderen Stocke verengt; ähnliche Differenzen fand ich bei *Asplenium falcatum*, *Pteris cretica*. Sehr häufig fanden sich alle Zustände durcheinander am selben Blattstücke; doch war bei den genannten Pflanzen im Allgemeinen immer der Eindruck, die Spalten seien geöffnet, nicht von der Hand zu weisen. Dasselbe war der Fall bei *Adiantum tenerum*, *Selaginella hortensis* und *S. caesia*; während bei *Aspidium trifoliatum* (altes Blatt) nur schmal offene und geschlossene, bei *Lomaria Gibba* nur geschlossene vorhanden waren. Sehr schön offen fand ich die (kleinen) Spaltöffnungen an einem (in tiefer Schlafstellung befindlichen) Blatte von *Amicia zygomeris*, ferner bei *Rivina brasiliensis* und *R. tinctoria*, ebenso bei *Cobaea scandens*, *Passiflora coerulea* und *Fasconia van Volxemi*, bei welchen letzteren Pflanzen die Untersuchung an unverletzten Blättern ausgeführt werden kann. Eine Keimpflanze von *Ricinus communis* zeigte offene Spaltöffnungen mit geschlossenen untermischt, ein Steckling von *Gossypium arboreum* dagegen lauter geschlossene. Geschlossen zeigten sich ferner die Stomata bei *Cyperus laxus*, *Sansevieria carnea*, bei Canna-, Musa- und Peperomiaarten.

Andere Versuchsreihen wurden zu wiederholten Malen mit diesen und anderen Pflanzen in der Weise angestellt, dass dieselben Abends an Ort und Stelle durch darübergestürzte grosse Gartentöpfe verdunkelt und erst am nächsten Morgen (8—10 U.) untersucht wurden. Wo es thunlich war, wurden auch nur einzelne Triebe unter den Topf geleitet, um so das Vergleichsobject unmittelbar daneben und bei der Hand zu haben. Bezüglich der bei Nacht untersuchten Pflanzen blieb das Resultat dasselbe; von anderen Pflanzen erwähne ich noch *Achy-*

ranthes Verschaffeltii, *Tropaeolum peregrinum* (g. B.), *Ficus stipulata*, an welchen Pflanzen die Stomata um 9 Uhr Morgens untersucht, kaum weniger geöffnet waren als an belichteten und seit 7½ Uhr insolirten Exemplaren.

Höchst differente Resultate erhielt ich mit *Tradescantia discolor*: manche der unter einen Topf geleiteten und über Nacht und bis 10 Uhr Morgens dort gehaltenen (natürlich sorgfältig verdunkelten) Triebe zeigten ihre Stomata um diese Zeit kaum weniger geöffnet als die seit 2 Stunden insolirten Sprosse desselben Stockes, und erst nach weiterer 2stündiger Besonnung der letzteren war die Differenz der Spaltweite auffallend geworden. Andere verdunkelte Triebe hatten aber an gleichalten Blättern geschlossene Spalten, und ebensolche Differenzen erhielt ich, wenn ich Triebe in feuchtem Papiere eingewickelt die Nacht über in einer Blechbüchse gehalten, oder einfach in Wasser gestellt im Dunkelschranke aufbewahrt hatte¹⁾.

Da die frühe Jahreszeit (Mitte März) die Beobachtung von Freilandpflanzen noch nicht gestattete, untersuchte ich einige Pflanzen des Kalthauses, wobei ich natürlich wieder nur in lebhafter Vegetation begriffene Arten und gut gehaltene Exemplare auswählte.

Das Resultat war wieder wie im Warmhause: es fanden sich Pflanzen, wo die Differenz der Spaltenweite zwischen Tag- und Nachtstellung kaum merklich war, und wieder andere, wo es bei Nacht selbst zum Spaltenverschlusse kam. Doch war die Procentzahl der letzteren geringer als im Warmhause, welche Differenz natürlich ganz zufällig ist, da bei der Auswahl der Pflanzen die Lagenverhältnisse der Spaltöffnungen zu ihrer Umgebung nicht berücksichtigt wurden und nur der Vegetationszustand und die Eignung der Blätter zur Untersuchung ausschlaggebend waren. Wie bei der früheren Versuchsreihe wurde die Untersuchung zwischen 11 — 1 Uhr Nachts vorgenommen. Ich führe wieder nur die Pflanzen an, wo über das Resultat der Untersuchung kein Zweifel sein konnte.

Weit offen fand ich die Stomata der Blätter an 4 Stöcken von *Viola odorata* (blühend), an zwei Stöcken von *Cyclamen persicum*; ferner bei *Tropaeolum 5-phyllum* (g. B.) und *Hydrangea hortensis*,

1) Hält man Blätter, in Wasser untergetaucht, verdunkelt, so finden sich die Spalten geöffnet. So fand ich es auch bei *T. viridis*. Es verhalten sich also diese Pflanzen wie die Orchideen. Auf Schnitten werden aber schmal geöffnete Spalten nach Wassereinwirkung vorerst geschlossen. Vergl. oben pag. 157.

Medeslea asparagoides (g. B.), *Saxifraga sarmentosa*; enge offen bei *Fritillaria Meleagris*, *Lobelia inflata* (g. B.), *Reseda odorata*, *Cobaea scandens*, *Ricinus communis* (Keimpflanze), *Matricaria capensis* (g. B.), *Scilla sibirica*, geschlossen bei *Fritillaria uniflora*, *Pelargonium zonale* (2 Stöcke), ebenso an vielen Blättern von Monatrosen, während andere Blätter dieser Pflanzen geöffnete Spalten zeigten.

Wurden die Pflanzen über Nacht unter Töpfen gehalten, und morgens untersucht, so war der Befund in der Regel wie bei Nacht; aber bei nicht wenigen Pflanzen schien es mir, als ob die Spalten desselben Blattes am Morgen im Allgemeinen etwas weiter geöffnet gewesen wären als bei Nacht. So fand ich es bei *Ficaria verna*, *Pelargonium zonale*, *Genista ovata* (g. B.), *Reseda odorata*, *Euphorbia mellifera*¹⁾.

Ganz ähnliche Beobachtungen wurden später an Freilandpflanzen angestellt: die Blätter wurden in der Nacht abgenommen und sogleich untersucht, dann in feuchtes Papier gewickelt in einer Blechbüchse bis zum nächsten Morgen aufbewahrt und nochmals angesehen; anderseits wurden auch Freilandpflanzen Abends durch darübergestürzte Gartentöpfe gedeckt und erst Morgens untersucht.

Von den Nachts (11—1 Uhr) untersuchten zeigten vor allen die Blätter von *Erythronium Dens canis* ihre Spaltöffnungen ganz constant und unter allen Bedingungen geöffnet; ebenso in warmen und heiteren Nächten, als auch in kalten und feuchten, in welchen die Temperatur bis auf 5° C herabsank²⁾. Auch bis zum nächsten Mittag verdunkelte oder über Nacht in einer Blechbüchse aufbewahrte Pflanzen zeigten ganz dieselbe Erscheinung. Genau so verhielten sich die Spaltöffnungen von *Eranthis hyemalis*, von mehreren Delphinium- und Aconitumarten.

Offen fand ich ferner die Spalten an den Blättern von *Cirsium ciliatum*, *Doronicum caucasicum*, *Fritillaria imperialis*, *Tulipa syl-*

1) Ich habe diese Beobachtung auch an manchen Freilandpflanzen gemacht, kann aber nicht sagen, ob in dieser Erscheinung der Ausdruck einer gewissen dem Wechsel der Gewebespannung parallel laufenden Periodicität zu suchen ist, oder ob sie in der unmittelbaren Einwirkung äusserer Agentien (Wärme, Feuchtigkeit?) ihren Grund hat. (Verl. Anmerkung pag. 160).

2) Ich habe die Pflanze mehrere Male bei Nacht angesehen und immer mehrere Blätter untersucht. Einmal aber fand ich an einem Blatte alle Spaltöffnungen geschlossen und konnte einen äusseren Grund für diese Abweichung nicht auffinden.

vestris, *Primula acaulis*, *P. Cachmiriana* (Topfpflanze), *Ajuga reptans* und *pyramidalis*¹⁾ etc.

Einige Pflanzen zeigten aber nicht in allen Nächten dieselbe Erscheinung. So fand ich Blätter von *Scilla bifolia* mehrere Male mit ziemlich geöffneten, in der Regel aber mit geschlossenen Spalten; dasselbe war der Fall bei *Helleborus viridis*, *Ficaria ranunculoides*, *Anemone nemerosa*, *Solidago flexicaulis*. Sehr viele Pflanzen zeigten schmal offene Spalten mit geschlossenen untermischt, und man war häufig nicht im Stande, zu entscheiden, welcher von beiden Zuständen häufiger war. So fand ich es bei mehreren Ranunculusarten, bei *Caltha palustris*, *Viola odorata*, *Scopolina atropoides* und vielen anderen Pflanzen, und mir kamen überhaupt nur wenige Pflanzen unter, wo die Spaltöffnungen sämtlich geschlossen waren.

Hält man die Pflanzen durch mehrere Tage verdunkelt, so ist der Erfolg durchaus nicht immer derselbe. Im Allgemeinen kann ich sagen, dass eingewurzelte Pflanzen für nicht zu lange Verdunklungszeiten auf dem Zustande bleiben, in welchen sie die erste Verdunklung (Nacht) versetzt hat: eine durch 3 Tage im Freien unter Topfdeckung gehaltene Pflanze von *Veratrum album* zeigte die Blätter deutlich verbleicht, aber die Spalten waren noch ziemlich weit geöffnet. Ebenso unempfindlich zeigte sich *Erythronium Dens canis*, *Polygonum Bistorta*, *Eranthis hyemalis*, *Aconitum variegatum*, *Crocus vernus*; im Warmhause *Blechnum occidentale*, und *Scutellaria coccinea*.

Hält man isolirte Blätter, in feuchtes Papier gewickelt oder in Wasser gestellt, längere Zeit verdunkelt, so erhält man, wie schon oben erwähnt, ebenfalls nicht immer dieselben Resultate: es kann zum Verschlusse der früher eng geöffneten Spalten kommen, wie ich es wiederholt fand bei *Helleborus viridis*, *Urtica dioica*, *Ranunculus acris* und *bulbosus*; aber es kann auch eine Spaltenerweiterung Platz greifen, für welche allerdings öfters der Grund angegeben werden kann, (stärkerer Wasserverlust der Epidermiszellen, *Scopolina* pag. 147, oder früheres Absterben dieser, pag. 125 u. 159), während in anderen Fällen ein solcher mit Sicherheit nicht anzugeben ist. So hatte eine bei Nacht mit Wurzeln ausgehobene Pflanze von *Viola lutea* ihre Spalten geschlossen. Schon am nächsten Morgen waren dieselben enge offen und durch mehrere Tage nahm die Erweiterung zu. Bis zu diesem Zeitpunkte waren die in feuchtem Papier eingewickelten Pflanzen anscheinend

1) Bei *Ajuga reptans* und *A. genevensis* fand UNGER die Spalten bei Nacht geschlossen.

vollkommen frisch geblieben. Ich glaubte anfangs in dieser im Finsternen vor sich gehenden Oeffnungsbewegung den Einfluss der höheren Zimmertemperatur zu sehen, aber wiederholte Versuche mit dieser Art und mit der nahe verwandten *V. tricolor* zeigten mir, dass die Wärme diesen Effect nicht hervorzubringen vermag. Da bei dieser Pflanze die Spaltöffnungen auf Flächenschnitten bei Wasserzusatz sich nicht erweitern, also nicht das Verhalten der Orchideenspaltöffnungen zeigen, so kann die hier beobachtete Spaltenöffnung und Erweiterung auch nicht als Folge einer etwa stattgefundenen Benetzung der Blattfläche angesehen werden, welche übrigens mit aller Sorgfalt verhütet worden war. Manches aber spricht dafür, dass der Grund der Spaltenerweiterung in der um die Pflanze hergestellten feuchten Atmosphäre gelegen war. Wir hätten hier dann ein ähnliches Verhalten, wie es oben pag. 160 für *Lilium*-arten angegeben wurde, welche im Freien bei Nacht die Spaltöffnungen geschlossen hatten, in der feuchten Atmosphäre des Gewächshauses und unter Deckung dieselben aber offen behielten. Auch an manchen anderen Pflanzen konnte ich nachträglich dieselbe Erscheinung beobachten: *Impatiens nolitangere* hatte an in freier Luft gehaltenen Stöcken bei Nacht die Spaltöffnungen geschlossen¹⁾. Wurden die Stöcke aber die Nacht über in einen wasserdunstgesättigten Raum gebracht, so kam es zu keinem Spaltenschlusse. Ebenso verhielt sich *I. parviflora*, *I. Balsamina*, *Saponaria officinalis* u. a. Ich muss mich mit der Anführung dieser Thatsachen begnügen, und will darauf verzichten, Muthmaassungen darüber anzustellen, wie es kommt, dass die grössere Luftfeuchtigkeit in diesen Fällen, den Spaltenschluss verhindert, in anderen (*Potamogeton* pag. 155) aber denselben bewirkt.

So wie die nächtliche Verdunkelung soll auch eine künstliche viel kürzere Zeit dauernde den Verschluss der Spaltöffnungen veranlassen. Dass dies nicht allgemein richtig sein kann, ergibt sich schon aus dem Vorstehenden und zeigen viele der eben mitgetheilten Befunde. Ebenso wenig findet bei plötzlicher Abnahme der Beleuchtungsintensität immer ein Spaltenverschluss statt: die bei *Amaryllis formosissima* leicht zu beobachtende Erscheinung, dass längere Zeit im directen Sonnenlichte gestandene Pflanzen, dem gewöhnlichen Tageslichte ausgesetzt, schon nach einer halben Stunde geschlossene oder stark verengte Spaltöffnungen zeigen, ist gewiss nicht sehr weit verbreitet und dürfte

2) In Uebereinstimmung mit UNGER (l. c. pag. 335).

wohl nur jenen Pflanzen zukommen, deren Spaltenapparate gegen Turgorschwankungen in der Oberhaut höchst empfindlich sind.

Von den Pflanzen, welche um 12 Uhr Mittag nach mehrstündiger Insolation, durch übergestürzte Gartentöpfe verdunkelt und zwischen 3 und 4 Uhr Nachmittag untersucht, gar keine Veränderung in der Spaltweite erkennen liessen, führe ich an: *Achyranthes Verschaffeltii*, *Veltheimia viridiflora*, *Hydrangea hortensis*; kaum eine Verengung war bemerkbar bei *Cyclamen persicum*, *Matricaria capensis*, *Lobelia inflata*, und bei den in gleicher Weise behandelten Freilandpflanzen *Ficaria ranunculoides*, *Symphytum tuberosum*, *Ajuga reptans*, *Cystopteris fragilis*, *Tussilago Farfara*, *Heracleum Sphondylium*. In mit *Fritillaria imperialis* und *Scilla sibirica* bepflanzten Beeten wurde an einem sonnigen Tage um 12 Uhr Mittag ein Theil der Pflanzen in der oben angegebenen Weise verdunkelt. Nach 3 Stunden waren viele Stomata an den verdunkelten Pflanzen kaum weniger geöffnet als an den noch immer von der Sonne beschienenen, wenn auch enger offene und geschlossene öfters dazwischen vorkamen. Ebenso unempfindlich gegen plötzlichen Beleuchtungswechsel erwiesen sich die Spaltöffnungen bei *Aconitum variegatum* und *Eranthis hiemalis*, während wieder bei *Knautia arvensis* der Verschluss schon nach 2stündiger Verdunklung erfolgen, aber auch unterbleiben kann (Vergl. später).

Aus den im Vorhergehenden mitgetheilten Daten geht nun zweifellos so viel hervor, dass die dermalen herrschende Anschauung, die nächtliche Schliessung der Spaltöffnungen sei im Pflanzenreiche nicht bloss weit verbreitet, sondern es sei das Offenbleiben nur auf einige wenige Ausnahmen beschränkt, in dieser Allgemeinheit nicht richtig ist. Es geht übrigens aus zerstreuten Angaben verschiedener Forscher hervor, dass gegentheilige Beobachtungen zu wiederholten Malen waren gemacht worden. Ich sehe ab von diesbezüglichen Angaben älterer Botaniker und möchte nur betonen, dass selbst AMICI¹⁾ ausdrücklich erwähnt, dass unter Umständen auch nur eine Verengung der Stomata eintreten kann. Später glaubte BARTHELEMY²⁾ aus seinen

1) Ann. des sc. nat. I. II 1824 pag. 215.

2) Ann. des sc. nat. I. XIX pag. 151. Die Schliesszellen sollen wie die Klappen eines Ventils functioniren, welches beim Ausströmen von Luft (stärkerem Gasdrucke im Innern) geöffnet, beim Einströmen dagegen geschlossen wird. Dass dies nicht allgemein richtig sein kann, hatte schon PFEFFER (Pflanzenphysiologie I. 98) bemerkt. Ich habe bei ähnlicher Versuchsanstellung wie BARTHELEMY (l. c. 150) die Spaltöffnungen an unverletzten Blättern von *Orchis maculata*, *Lysimachia verticillata* und

Versuchen den Schluss ziehen zu können, dass bei hohem Gasdrucke im Innern der Pflanze die Spaltöffnungen auch im Finstern offen, bei geringerem auch im Lichte geschlossen sein können; ebenso behauptete MORREN auf Grundlage seiner allerdings nicht überzeugenden Versuche das Offenbleiben der Stomata bei Nacht und WIESNER¹⁾ fand durch directe Beobachtung an den Blättern von dunkel gehaltenen Exemplaren von *Hartwegia comosa* die Spaltöffnungen weit geöffnet. Die schon erwähnten Manometerversuche N. J. C. MÜLLER's ergaben ebenfalls eine Unabhängigkeit des Wechsels der Wegsamkeit von der Beleuchtung, und wenn auch, wie viele Versuche ergeben haben, die Transpirationsgrösse nicht einfach der Wegsamkeit der Spaltöffnungen proportional ist, so mag denn doch auf einige Beobachtungen BARANETZKY'S²⁾ hingewiesen werden, nach welchen in allerdings nur wenigen Fällen im Finstern selbst eine stärkere Transpiration als am Lichte constatirt wurde, wobei vielleicht denn doch ein Unterbleiben des Spaltenverschlusses mitgewirkt haben mochte.

Nehmen wir nun die Ansicht — der nächtliche Spaltenverschluss sei Folge einer unmittelbaren Wirkung des Lichtes auf den Turgor der Schliesszellen — als richtig an, so müsste dies nothwendiger Weise zur weiteren Annahme führen, dass bei einer nicht geringen

Funkia cordata untersucht, habe jedoch die Spaltenweite weder von der Stärke noch der Richtung des Gasstromes abhängig gefunden. Auch bei *Ficaria ranunculoides*, bei welcher Pflanze man nach BARTHELEMY die Bewegungen direct wahrnehmen kann, wenn man abwechselnd die Binnenluft des Blattes comprimirt oder verdünnt, konnte ich diese Erscheinung nicht beobachten. Bedeckt man, wie BARTHELEMY es gethan, die Blattfläche mit einer Wasserschichte, so treten allerdings auch schon bei sehr schwachem Drucke Luftblasen aus derselben hervor, aber nicht aus den Spaltöffnungen, sondern aus Wunden, die wohl keinem älteren Blatte fehlen. Schon mit freiem Auge sieht man die Blattunterseite übersät mit bräunlichen Flecken, die durch das Absterben einer Gruppe von Epidermiszellen hervorgebracht werden. In früheren Stadien (vor der Bräunung) erscheinen sie im auffallenden Lichte wie silberglänzende Schüppchen. Sind nun in diesen abgestorbenen Hautpartien schon Risse vorhanden, so treten beim schwächsten Ueberdrucke Luftblasen hervor; ist aber die Hautstelle noch intact, so kann sie vorerst blasig hervorgewölbt, und erst bei stärkerem Drucke endlich zerrissen werden. Die Lage der Schliesszellen ist hier ebenso oberflächlich wie bei den Orchideen, und es wird wohl auch hier die Wasseradhäsion am Aussenrande des Vorhofes den Luftdurchtritt verhindern.

1) Sitzber. der Wiener Akademie Bd. LXXIV. 1876 pag. 17.

2) Bot. Zeitung. 1872 pag. 99.

Zahl von Pflanzen das Protoplasma der Schliesszellen eine derartige Reactionsfähigkeit nicht besässe¹⁾. Es wäre dies allerdings nicht unmöglich, obwohl es schwierig wäre, sich vorzustellen, dass eine so ungemein wichtige Eigenschaft, welche die Spaltöffnungsapparate so recht erst befähigen würde, als Regulatoren der Transpiration zu fungiren, bei einer grossen Zahl von genau unter denselben Bedingungen lebenden Pflanzen sich nicht sollte ausgebildet haben oder dass sie später wieder verloren gegangen wäre. Auch wäre es auffallend, dass nächstverwandte Pflanzen diesbezüglich ein so ungleiches Verhalten zeigen sollten, und noch merkwürdiger wäre es, wenn ein und dieselbe

1) Zwar betont auch SCHWENDENER (l. c. pag. 853), dass bei einigen Pflanzen die Spaltöffnungen unter dem Einflusse der Dunkelheit nicht geschlossen werden. Es seien dies aber blos Wasserpflanzen (*Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Salvinia natans*), bei denen auch nach künstlicher Aufhebung des Turgors (Liegenlassen in Glycerin) die Spalten geöffnet bleiben. Diese Erklärung ist aber auf die von mir beobachteten Fälle nicht anwendbar, da ich mich, wie schon oben erwähnt, stets auch von der vorhandenen Beweglichkeit der Schliesszellen (Spaltenschluss nach Einwirkung wasserentziehender Mittel) überzeugt habe. Uebrigens sind auch bei *Alisma Plantago* und *Calla palustris* an jungen, aber vollkommen entwickelten Blättern die Apparate beweglich und werden nach Zusatz von Kochsalzlösung jedenfalls sehr verengt, häufig auch vollständig geschlossen. Allerdings nimmt an älteren Blättern die Beweglichkeit der Apparate rasch ab und sie bleiben dann im spannungslosen Zustande weiter geöffnet, doch findet man immer auch noch zahlreiche Spalten vollkommen geschlossen. Es ist dies jedoch keine allen Wasserpflanzen oder nur diesen zukommende Eigenthümlichkeit; auch bei den verschiedensten Landpflanzen findet man an älteren Blättern unter zahlreichen beweglichen Apparaten auch solche, wo die Spalten nach Aufhebung des Turgors der Schliesszellen nicht zum vollen Verschluss kommen, wenn auch die Erscheinung nicht so häufig und regelmässig eintritt wie bei jenen.

Auch bei langsamer und kümmerlicher Vegetation scheint die Elasticität der Membranen der Schliesszellen sehr bald abzunehmen. So fand ich an Zwergpflänzchen von *Pteris cretica* und *Aspidium falcatum*, wie sie nach zu dichten Sporenaussaaten so häufig auftreten, nur die jüngeren Spaltöffnungen durch Glycerinzusatz vollkommen verschliessbar, während die älteren nach Contraction des Inhaltes der Schliesszellen oder nach Anschneidung dieser ziemlich weit geöffnet blieben.

Eine Verminderung der Elasticität der Membranen der Schliesszellen scheint auch in Folge einer zu lange dauernden Verdunklung einzutreten. Ich vermag für jetzt allerdings nur einen solchen Fall mitzuthellen: bei *Impatiens parviflora* werden die Spaltöffnungen auch bei länger dauernder Lichtentziehung nicht geschlossen, wohl aber bei Zusatz von Salzlösungen. Ich habe in Wasser gestellte Sprosse durch 5 Tage im Dunkelschranke

Pflanze je nach Umständen in gerade entgegengesetzter Weise reagieren könnte. Ich möchte diesbezüglich daran erinnern, dass die im Kalthaus cultivirten 4 Stöcke von *Viola odorata* ihre Spalten nicht bloß während der Nacht, sondern auch noch länger dauernder Verdunkelung weit offen behielten, während die im Freien cultivirten theils geschlossene, theils sehr verengte Stomata zeigten, und ich füge noch bei, dass ebensolche Ungleichheiten auch bei Pflanzen vorkamen, die genau unter denselben Vegetationsbedingungen gezogen wurden. An auf einer Wiese gewachsenen Exemplaren von *Scilla bifolia* fand ich bei Nacht Blätter mit offenen, ein andermal solche mit geschlossenen Spalten und dasselbe

gehalten und die Spalten waren immer in gleicher Weite geöffnet. Die ersten Tage waren sämtliche Spaltöffnungen noch zum Verschlusse zu bringen, am 5ten Tage aber, wo an den Blättern schon Zeichen des Etiollements bemerkbar wurden, blieben die am weitest geöffneten Spaltöffnungen — anscheinend die ältesten — obwohl auch bei ihnen eine Verengung eintrat, immerhin noch ziemlich weit geöffnet.

Um nun nochmals auf die Wasserpflanzen zurückzukommen, so ist es richtig, dass die meisten derselben ihre Spalten bei Nacht nicht schliessen. Ich fand dieselben Morgens vor Sonnenaufgang geöffnet bei *Alisma Plantago*, *Calla palustris*, ferner bei *Potamogeton natans* (vergl. pag. 155); sie schliessen sich aber nach Aufhebung des Turgors oder werden zum mindesten sehr stark verengt. Die Spaltöffnungen von *Calla* bleiben auch an Blättern geöffnet, welche im feuchten dunklen Raume aufbewahrt werden, und können immer noch durch wasserentziehende Mittel zum Verschlusse, mindestens zu bedeutender Verengung gebracht werden. *Alisma* aber und ebenso *Sagittaria* schliessen in feuchtem Papiere eingewickelt und verdunkelt die Spalten (verhalten sich also diesbezüglich wie *Potamogeton*), was wohl damit zusammenhängen wird, dass bei *Calla* die offenen Stomata durch Benetzung von Flächenschnitten nur wenig verengt, bei *Alisma* und *Sagittaria* aber selbst zum vollen Verschluss gebracht werden können.

Bei *Calla*, *Alisma* und *Sagittaria* erfolgt der Verschluss der Spalten durch Ausgleichung der Krümmung der Schliesszellen, deren Bauchwände sich bis zur vollen Berührung nähern können, und in ähnlicher Weise erfolgt der Verschluss auch bei *Potamogeton*. Bei *Hydrocharis morsus ranae* aber und ebenso bei den Lemnaceen und Nymphaeaceen bleiben die Schliesszellen auch im spannungslosen Zustande gekrümmt; doch sind sie an jüngeren Blättern immerhin beweglich und es nähern sich die Bauchwände nach Aufhebung des Turgors in nicht unbeträchtlichem Maasse, so dass die Spaltweite oft um die Hälfte geringer wird. Bei *Hydrocharis* z. B. betrug dieselbe an einem dem hellen Tageslichte ausgesetzten Blatte 15 Mik. und sank nach Aufhebung des Turgors auf 6 Mik. Da nun bei allen diesen zuletzt genannten Pflanzen die äusseren Cuticularleisten (Hörnchen des Querschnittes) sehr stark vorgezogen sind (von ihnen aus geht der Porus, ohne sich zu einer Centralspalte zu verengen und ohne Aus-

war der Fall bei *Crocus vernus*, *Fritillaria imperialis* und anderen. Ebenso verschieden verhält sich häufig dieselbe Pflanze gegen Beleuchtungswechsel: die oben erwähnte *Knautia arvensis*, die nach 2stündiger Verdunklung ihre Spalten geschlossen hatte, zeigte an einem späteren Tage nach einer die Nacht durch und bis 8 Uhr Morgens dauernden Deckung dieselben weit geöffnet. Ich will gleich hier anfügen, dass der erste Versuch nach einem sonnigen Vormittag seinen Anfang nahm, dem eine regnerische Nacht und ein eben solcher Morgen vorausgegangen war, während der zweite in einer Nacht unternommen wurde, die einem trockenen, sonnigen Tag gefolgt war.

Schon dieses verschiedene Verhalten der Spaltöffnungen verschiedener, aber nahe verwandter und auf dieselben Existenzbedingungen angewiesener Pflanzen, ja derselben Individuen während der Nacht, und allgemein gegenüber verschiedenen Beleuchtungsintensitäten lässt es wohl gerechtfertigt sein, zu versuchen, ob sich denn nicht allein der (ja unleugbar vorhandene) Wechsel in der Spaltenweite, sondern selbst der Verschluss der Spalten nicht in anderer Weise, als durch die Annahme einer die Turgescenz der Schliesszellen unmittelbar beeinflussenden Wirkung des Lichtes erklären lasse. Nach meiner oben ausgesprochenen Vorstellung wäre nun der Wechsel im Turgescenzzustande des Organes und speciell der Oberhaut das vor allem bestimmende Moment, und es wäre der nächtliche Spaltenschluss resp.

bildung innerer Cuticularleisten unmittelbar in die Athemhöhle über), und jede Aenderung in der Krümmung der Schliesszellen auch an ihnen zur Geltung gelangt, so können sie schon bei bloßer Verengung des Porus bis zur Berührung genähert werden, wodurch ebenfalls ein Spaltenverschluss erzielt wird. Dies ist ziemlich häufig bei *Limnocharis* der Fall: die Weite des Porus beträgt hier durchschnittlich 12 Mik., während die Cuticularleisten nur 3 Mik. von einander abstehen. Nach Einwirkung der Salzlösung verengte sich der Porus bis auf 9 Mik., die Cuticularleisten näherten sich bis zur Berührung, womit der durch sie gebildete Vorhofeingang zum Verschlusse kam. Aehnlich ist es auch bei den Nymphaeaceen, wo aber die Krümmungsfähigkeit der Schliesszellen in Folge der über die ganze Fläche der Bauchwände sich erstreckenden Verdickung sehr rasch abnimmt und an alten Blättern auf ein Minimum sinkt, so dass hier auch die Cuticularleisten nach Aufhebung des Turgors der Schliesszellen kaum merkbar genähert werden. Ganz ähnlich verhalten sich die Spaltöffnungen der Lemnaceen, die — will man nicht überall aufzufindende Ausnahmefälle herausgreifen — ebenso in Bezug auf die Flächen- und Querschnittsansicht des ganzen Apparates und der einzelnen Schliesszellen im Wesentlichen mit denen der Nymphaeaceen (und *Limnocharis*) übereinstimmen,

die Spaltenverengung nicht eine und, wie man meint, die wesentliche Ursache der verminderten Transpiration und des dadurch bedingten höheren Turgors des Organes während der Nacht, sondern wäre erst die Folge dieser durch andere Factoren hervorgerufenen Zustandsveränderungen¹⁾.

Ich habe schon oben pag. 152 auf einige Momente hingewiesen, welche mir für diese Ansicht zu sprechen scheinen, und ich möchte diesen als bedeutungsvoll noch hinzufügen, dass bei allen jenen Pflanzen, bei denen die Spaltöffnungen während der Nacht geschlossen werden, auf Flächenschnitten der Wasserzusatz rasch eine Verengung resp. einen Verschluss der Spalten zur Folge hat, während jene, bei denen ein solcher Verschluss nicht zu erzielen ist, auch gegen die nächtliche Verdunklung mehr oder weniger unempfindlich sind, womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass es nicht auch unter den letzteren solche gibt, welche bei Benetzung von Flächenschnitten ihre Spalten verengen oder sogar schliessen.

Wenn ich annehme, dass die plötzliche Abnahme der Lichtintensität oder die nächtliche Verdunklung — in Folge einer unmittelbaren Wirkung auf das Protoplasma der Schliesszellen — deren Turgor nicht herabzusetzen vermag, dass also dort, wo durch geänderte Beleuchtungsverhältnisse ein Spaltenschluss oder eine Verengung erfolgt, dies eine secundäre Erscheinung sei, so soll damit die hohe Bedeutung des Lichtes für die dauernde Functionirung des Apparates nicht geleugnet werden. Auf eine solche Bedeutung weist ja auch der Chlorophyllgehalt der Schliesszellen hin, der sie — im Gegensatze zu den gewöhnlich nicht grünen Epidermiszellen — befähigt, als Assimilatoren zu fungiren, und durch stete Neubildung organischer Substanz die Ausgleichung der osmotischen Differenzen zwischen den beiden Zellenarten der Oberhaut zu verhindern. Vielleicht hängt auch damit die Thatsache zusammen, dass die noch grünen Blütenknospen von *Hya-cinthus orientalis*, wo die Schliesszellen ziemlich chlorophyllreich sind, die Spalten geöffnet zeigen, während dieselben an entwickelten Blüten, wo das Chlorophyll fast oder ganz verschwunden ist, wie schon CZECH beobachtete, und ich bestätigen kann, auch im Sonnenlichte geschlossen bleiben²⁾.

1) Auf eine solche Möglichkeit hat auch WIESNER (l. c. pag. 2 des Sep.-Abdr.) aufmerksam gemacht.

2) Dasselbe fand ich bei *Fritillaria Meleagris*, *Fr. uniflora*, *Scilla sibirica*.

Dass übrigens die Oeffnung des Spaltes auch bei gänzlichem Mangel an Chlorophyll in den Schliesszellen und ohne Mitwirkung des Lichtes erfolgen kann, zeigten mir die im Finstern entwickelten überverlängerten Blattstiele von *Crambe cordifolia*, an denen die Spaltöffnungen weit offen und die Schliesszellen mit Stärke erfüllt waren, während diese in den übrigen Geweben nur in Spuren aufgefunden werden konnte¹⁾.

Nach den im Vorstehenden mitgetheilten Anschauungen wirken also Licht und Wärme auf die im Gewebeverbande befindlichen Spaltenapparate nicht anders ein, als auf die vom Einflusse der anliegenden Epidermiszellen befreiten (vergl. Abth. I), und nicht anders, als auf andere grüne Parenchymzellen. So wie in diesen wird auch in den Schliesszellen bei Zunahme der Wärme bis zur Optimaltemperatur die Energie der Lebensvorgänge gesteigert, und bei günstigen Beleuchtungsverhältnissen die Ansammlung organischer Substanz gefördert, und es werden also in diesem Sinne beide Agentien den Turgor der Schliesszellen in günstiger Weise beeinflussen können. Andererseits aber wird eine plötzliche Temperaturabnahme bis an die ohne Schaden ertragbare Grenze und ebenso eine durch kürzere Zeit oder die Nacht über dauernde Lichtentziehung nicht im Stande sein, den Turgor der Schliesszellen in so weit herabzusetzen, dass dadurch eine merkliche Verengung der Spaltenweite erzielt werden könnte. Wo also in Folge der nächtlichen Verdunkelung oder der plötzlichen Abnahme der Beleuchtungsintensität (directes Sonnenlicht — gewöhnliches Tageslicht) ein Spaltenverschluss stattfindet, da wird dieser nach meiner Vorstellung durch den erhöhten Druck der Epidermiszellen bewirkt, in welchen in Folge der Abnahme der Transpiration der Turgor eine Zunahme erfahren hat. Diese Art des Spaltenverschlusses resp. der Spaltenverengung wäre also zunächst nicht von Turgescenzveränderungen der Schliesszellen abhängig, und wo eine solche nachgewiesen werden könnte oder würde, wäre sie eine secundäre Erscheinung. (Vergl. pag. 153).

Nun gibt es aber noch eine andere Ursache des Spaltenschlusses: Schon AMICI²⁾ hatte die Beobachtung gemacht, dass an verwelkenden

1) Es sind übrigens beide Thatsachen: das Auftreten von Stärke in den Schliesszellen etiolirter Pflanzen, und die volle Ausbildung der Spaltöffnungen auch in tiefer Finsterniss schon von SACHS (Bot. Zeitung 1862 pag. 369 und 1863 Beil. pag. 4) bekannt gemacht worden.

2) l. c. pag. 218.

Blättern die Spaltöffnungen geschlossen werden und MOHL¹⁾ hatte weiter gefunden, dass dieselben sich sogleich wieder öffnen, wenn man Abschnitte eines solchen Blattes in Wasser legt. Auch SCHWENDENER²⁾ zieht diese Erscheinung in Erwägung, hält sie aber im Leben der Pflanze für bedeutungslos, da allzurascie Wasserabgabe durch Verdunstung und das dadurch bedingte Welken der Blätter nicht zu den Bedingungen normaler Vegetation gehören. Kommt aber diese Art des Spaltenverschlusses unter normalen Verhältnissen wirklich nicht vor, und vermag sich die Pflanze eines so wirksamen Mittels, die drohende Gefahr der Vertrocknung abzuschwächen, wirklich nicht zu bedienen? Ich glaube ja; und es werden, wenn wir der Pflanze diese Fähigkeit zusprechen, so manche Angaben in der Literatur erklärbar, die man bei einer so leicht anzustellenden Beobachtung doch nicht auf eine Selbsttäuschung des Beobachters zurückführen kann. So gibt J. BANKS an, dass die Spaltöffnungen bei trockenem Wetter geschlossen, bei feuchtem geöffnet seien, und ebenso fand MOLDENHAUER beim Mais und Zuckerrohr die Spaltöffnungen nur am frühen Morgen geöffnet, wenn die Sonne auf die noch thauigen Blätter scheine³⁾. Auch für die Spaltöffnungen von *Thymus virginianus* und *Mentha citrata* war das Geschlossenein während der Tageszeit angegeben worden, wogegen sie AMICI später nur bei Nacht geschlossen fand. Diese und manche andere Beobachtungen können nicht einfach ausser Acht gelassen werden, zum mindesten war eine Nachuntersuchung geboten, um die Richtigkeit jener Befunde zu prüfen und eventuell die Umstände zu erforschen, unter welchen im Tages- und selbst im directen Sonnenlichte ein Spaltenverschluss erfolgen kann.

Ich führe eine Reihe diesbezüglich angestellter Beobachtungen und Versuche an:

Ich erinnere vorerst an jene schon pag. 147 erwähnte Beobachtung, dass Pflanzen, welche aus dem Gewächshause in die trockene Zimmerluft gebracht werden, ihre Spaltöffnungen oft tagelang geschlossen

1) l. c. pag. 715.

2) l. c. pag. 852.

3) Ich citire nach MOHL (l. c. pag. 698). Ich möchte aber bei dieser Gelegenheit hervorheben, dass MOHL den Angaben dieser Männer nicht widerspricht, sondern ausdrücklich betont, „dass die Spaltöffnungen unter gleichen äusseren Umständen sich sehr verschieden verhalten können, und dass alle untereinander so sehr in Widerspruch stehenden Angaben von BANKS, MOLDENHAUER und AMICI sich in einzelnen Fällen als durchaus richtig herausstellten“. (pag. 699).

halten, dass man aber die Oeffnung der Spalten dadurch erzielen kann, dass man die Pflanzen in eine feuchte Atmosphäre bringt: Stöcke von *Reseda odorata* und *Pelargonium zonale*, die nach ihrer Uebertragung aus dem Gewächshause, obwohl stark begossen und dicht am Zimmerfenster cultivirt, ihre Spalten geschlossen hielten, wurden an gleicher Stelle durch übergestürzte Glascylinder mehrere Tage lang in feuchter Luft gehalten. Die Spalten zeigten sich Nachmittags weit geöffnet und ebenso am nächsten Vormittag, bis zu welcher Zeit sie durch noch weiter übergestürzte Pappeylinder sorgfältig verdunkelt gehalten worden waren. Nun wurden beide Cylinder entfernt. Schon nach 4 Stunden (3 Uhr N. M.) waren an allen untersuchten Blättern von *Reseda* die Spalten geschlossen, am nächsten Morgen aber an denselben Blättern wieder geöffnet, als die Nacht über und bis zur Untersuchung in der früheren Weise der feuchte dunkle Raum wiederhergestellt worden war. Zu keiner Zeit war ein Welken des Stockes merkbar geworden. Bei *Pelargonium* waren an einem Blatte die Erscheinungen vollkommen übereinstimmend, an zwei anderen untersuchten Blättern aber minder auffallend. Ganz so wie jener Stock von *Reseda* verhielt sich ein solcher von *Oxalis Acetosella*; die Spalten waren im feuchten verfinsterten Raume geöffnet, im trockenen dem hellen Tageslichte ausgesetzten geschlossen. Auch an Pflanzen, bei welchen die Trockenheit der Luft bei genügender Bodenfeuchtigkeit einen Spaltenverschluss nicht hervorruft, erfolgt dieser, wenn man durch einige Zeit das Begiessen unterlässt, und bevor noch das Welken deutlich erkennbar wird: ein Stock des Gartenveilchens (*Pensée*) zeigte, nachdem er eine Nacht über und bis 8 Uhr Morgens im Dunkelschranke belassen worden war, die Spalten geöffnet. Die Pflanze wurde nun ans Fenster gestellt (wo sie von 7—10 Uhr Morgens dem directen Sonnenlichte ausgesetzt war) und durch einige Tage nicht begossen. Am dritten Tage war ein Welken noch nicht erkennbar, und nur beim Anfertigen der Schnitte merkte man die geringere Straffheit der Gewebe. Doch waren die Spaltöffnungen (3 Uhr N. M.) geschlossen. Die Pflanze wurde nun stark begossen und die Nacht über in einem feuchten dunklen Raum belassen. Am Morgen waren die Spalten wieder geöffnet. Aehnliche Versuche und mit gleichem Erfolge machte ich mit *Orchis maculata*.

Eine andere Beobachtung ist folgende: zwei im Warmhaus getriebene und dann am Institutsfenster weiter cultivirte und sehr trocken gehaltene Stöcke von *Amaryllis formosissima* hatten ihre Spaltöffnungen auch nach 3stündiger Besonnung (7—10 Uhr) geschlossen.

Mitthell. a. d. bot. Institut zu Graz.

12

Sie waren aber weit geöffnet an einem Blatte, welches in eine Eprouvette hineinragte, und ebenso geöffnet an Theilen von Blättern, die übergebogen in Wasser tauchten ¹⁾).

1) Die Centralspalte war bis auf 25 Mik. erweitert. Wie sehr dadurch die Verdunstung gefördert wird, zeigt die Thatsache, dass, als später wieder das ganze Blatt der Luft ausgesetzt war, der früher untergetauchte obere Blatttheil in kurzer Zeit ganz auffallend erschlaffte, und sich scharf von der noch immer straffen basalen Hälfte abhob. Nach kaum einer Stunde aber war das ganze Blatt wieder gleichmässig turgescens; die Spaltöffnungen waren aber auch in der oberen Hälfte wieder geschlossen! Dass dieser wie der erste Verschluss Folge des Wassermangels in den Schliesszellen ist, scheint mir nicht zweifelhaft zu sein; welche einzelne Momente aber zusammenwirken, um die Spalten unter Wasser zu öffnen, ist mir nicht vollkommen klar. Würde durch die Blattfläche überhaupt kein Wasser aufgenommen werden können, so könnte dieses nur durch Hemmung der Transpiration wirksam geworden sein, wodurch die Schliesszellen ihren Wasserverlust wieder hätten ersetzen und die Oeffnungsstellung annehmen können. Für wahrscheinlicher aber möchte ich es halten, dass in Folge der längeren Berührung mit Wasser und zwar gerade durch die Schliesszellen von aussen Wasser aufgenommen wurde. Die Epidermiszellen hatten aber jedenfalls das Maximum ihrer Turgescenz nicht erreicht, da auf in Wasser getauchten Flächenschnitten der Spaltenverschluss in normaler Weise erfolgte. Auch bei dem schon pag. 146 erwähnten Experimente MOHL's, wo ganze Blätter, in Wasser untergetaucht und insolirt, ihre Spalten weit öffnen, scheint eine directe Aufnahme von Wasser durch die Schliesszellen stattzuhaben, so dass die Berührung des unverletzten Blattes mit Wasser nicht, wie MOHL meinte, dem Oeffnungsbestreben der Schliesszellen entgegenwirkt, sondern dasselbe begünstigt. Denn nicht blos an sehr trocken gehaltenen, sondern auch an ganz normal cultivirten Stöcken werden die Spaltöffnungen an übergebogenen und in Wasser getauchten Blatttheilen weiter geöffnet als an den in Luft befindlichen Theilen derselben oder anderer gar nicht mit Wasser in Berührung gekommener Blätter. Ganz anders aber ist der Erfolg, wenn abgeschnittene Blätter mit ihrer Schnittfläche in Wasser gebracht werden. Hier kommt es, wie MOHL zeigte, durch Steigerung der Turgescenz der Epidermiszellen in Folge des erhöhten Seitendruckes dieser, selbst zum Verschluss der wenig geöffneten Spalten, doch erreicht er an insolirten und stark transpirirenden Blättern nie die Grösse, um die Erweiterung der Spalten zu verhindern. Freilich gibt MOHL an, dass unter diesen Umständen die Spaltenerweiterung auch dann erfolge, wenn der obere Theil des Blattes sich in sehr feuchter Luft befinde. Ich fand dagegen bei mehrfacher Wiederholung dieses Versuches die Spalten auch nach 3stündiger Insolation geschlossen, nicht blos an Blättern, deren Spalten schon im Beginne des Versuches geschlossen, sondern auch an solchen, wo sie schmal geöffnet waren. Es scheint also, dass in diesem Falle in Folge der gehemmten Verdunstung der Wassergehalt des Blattes und speciell der Oberhautzellen so sehr gesteigert wird, dass

Auch an Freilandpflanzen, welche, ohne gerade welk zu sein, eine mindere Straffheit der Blätter erkennen liessen (*Serratula pinnatifida*, *Solidago nutans*) fand ich um 12 Uhr Mittag im vollen Sonnenlichte die Spalten geschlossen. Die Liliaceengruppe unseres botanischen Gartens hatte Mitte April durch 8 Tage fast ununterbrochen von 9—4 Uhr directes Sonnenlicht. Ich hatte während dieser Zeit eine Anzahl der Pflanzen zu wiederholten Malen zwischen 12 und 3 Uhr N.M. untersucht. Tulipa- und Scilla-Arten, *Fritillaria imperialis* zeigten die Spalten weit geöffnet, bei *Lilium candidum* aber, *L. testaceum*, *L. chalcedonicum* und bei *Uvularia grandiflora* waren dieselben um die gleiche Beobachtungszeit in den letzten Tagen entweder vollkommen geschlossen oder kaum merkbar geöffnet. Die Beobachtung am nächsten Morgen (9 Uhr) ergab aber normal geöffnete, die um Mittag wieder sehr verengte und häufiger geschlossene Spalten, und nur ein Blatt von *L. candidum*, über welches Morgens eine Epruvette gesteckt worden war, hatte die Spalten normal offen. Der nächste Tag war hell, aber nicht sonnig, und die Spalten waren am Mittag geöffnet, ebenso am folgenden heiteren Tage, dem eine regnerische Nacht vorhergegangen war.

Die Blätter vieler Oxalisarten nehmen bekanntlich im directen Sonnenlicht eine der Nachtstellung habituell gleichende Lage ein. Ich untersuchte derartig im „Tagesschlaf“ befindliche Blättchen von *Oxalis Acetosella*, und fand die Spaltöffnungen häufig ganz geschlossen oder wenigstens sehr verengt. Dasselbe beobachtete ich auch bei anderen in unserem Garten cultivirten Oxalisarten, während sie, über Nacht unter einem Topf gehalten und am nächsten Morgen 8 Uhr untersucht, weit geöffnete Spalten zeigten (*O. repatrix*, *O. Boweana*). Auch bei der entschiedenen Schattenpflanze *Zahlbrucknera paradoxa* fand ich die, selbst bei länger dauernder künstlicher Verdunkelung offenbleibenden Spalten im Sonnenlichte geschlossen, bevor noch irgend ein Welken der Blätter bemerkbar war.

Die Alpenanlage in unserem botanischen Garten ist von 7 Uhr

die Spaltöffnungen in Folge des starken Seitendruckes auch im directen Sonnenlichte geschlossen bleiben. Freilich tritt eine solche Hemmung der Transpiration auch an untergetauchten Blättern ein, dass hier jedoch nichtsdestoweniger die Spalten geöffnet werden, erkläre ich mir, wie oben schon erwähnt, dadurch, dass die Schliesszellen, zur directen Wasseraufnahme von aussen befähigt, ihre Turgescenz rascher zu steigern vermögen als die Epidermiszellen, denen das Wasser von innen aus und nur unter Vermittelung anderer Gewebeelemente zugeführt wird.

Morgens bis in die Nachmittagsstunden ununterbrochen insolirt; trotzdem gedeihen dort manche entschiedene Schattenpflanzen ganz gut. Ich fand des Morgens (8 Uhr) an mehreren am Stocke belassenen Blättern von *Epimedium alpinum*, *Ranunculus aconitifolius* die Spalten geöffnet, nach mehrstündiger Insolation (um 1 Uhr Mittag) aber geschlossen. Auch bei *Cypripedium Calceolus* und ebenso an mehreren Pflanzen von *Lilium Martagon* waren die Spalten Mittags in der Sonne zum mindesten enger als am Morgen, nicht selten aber auch vollkommen geschlossen. Da die Anlage Morgens und Abends reichlich begossen wird und auch diese wie alle übrigen Pflanzen ein vollkommen frisches Ansehen zeigten, so konnte die Ursache des Spaltenschlusses nicht in einem durch die Wasserarmuth des Bodens bedingten Welken der Pflanze gelegen gewesen sein, und ich kann bei dem Umstande, als ich diese Erscheinung zu wiederholten Malen und an mehreren Individuen beobachtete, nicht daran zweifeln, dass wir in diesen Fällen des Spaltenschlusses im Sonnenlichte einen normalen und wohl noch vielen anderen Pflanzen zukommenden Vorgang zu erkennen haben ¹⁾.

1) Auch bei stärkeren trockenen Winden könnte als Folge einer durch stärkere Transpiration der Schliesszellen bewirkten Turgorabnahme eine Spaltenverengung oder wohl auch ein Spaltenschluss stattfinden. BARANETZKY (l. c. pg. 85) hat darauf hingewiesen, dass unter solchen Umständen durch die Spaltöffnungen ein sehr rascher Luftwechsel erfolgen muss: die in Folge der Erschütterungen und Biegungen der Laubfläche nach aussen gepresste feuchte Binnenluft wird fortwährend durch einströmende trockene Luft ersetzt, welche, an den Rändern der Schliesszellen vorbeistreichend, die Abdunstung aus diesen jedenfalls wird befördern müssen. Es könnten unter diesen Umständen wohl Zustände eintreten, wo der Wasserbezug aus den anliegenden Oberhautzellen dem Verdunstungsverluste nicht das Gleichgewicht zu halten vermöchte, was eine Turgorabnahme der Schliesszellen und somit eine Verengung eventuell einen Verschluss der Spalten zur Folge haben könnte. Thatsache ist es, dass bei länger dauerndem heftigem Winde manche Pflanzen auch im directen Sonnenlichte geschlossene Spaltöffnungen zeigen, und ich vermag bei dem Umstande, als eine durch die Erschütterung bedingte rein mechanische Einwirkung auf die Schliesszellen nicht nachgewiesen werden konnte (vgl. pg. 145), eine andere Erklärung für diese Erscheinung nicht zu geben. Ich kann für jetzt nur auf diese Thatsache aufmerksam machen und die wenigen Beobachtungen, die ich in dieser Richtung anzustellen Gelegenheit hatte, mittheilen. Am 4. Mai waren die Freilandpflanzen unseres Gartens während des ganzen Vormittags einem heftigen Winde ausgesetzt. Ich fand zwischen 12 und 1 Uhr Mittag an den Blättern mehrerer seit Morgens insolirter Sträucher, wie *Berberis vulgaris*, *Syringa vulgaris*, *Sambucus racemosa*, *Ribes aureum* die Spaltöffnungen geschlossen, bei *Sambucus nigra* aber geöffnet. Von ersteren Pflanzen wurden nun Sprosse

Ich glaube, dass alle diese Beobachtungen kaum eine andere Deutung zulassen, als die, dass der Verschluss der Spalten seinen Grund hatte in der Herabsetzung der Turgescenz der Schliesszellen, welche den durch Verdunstung bedingten Wasserverlust nicht in gleichem Maasse aus den Epidermiszellen ersetzen konnten. Es wird dies, wie bei einigen der oben mitgetheilten Versuche, einerseits dann der Fall sein, wenn in Folge nicht genügender Bodenfeuchtigkeit im Blatte eine gewisse Wasserarmuth Platz greift, welche den Schliesszellen den Wasserbezug aus den ebenfalls wasserärmer gewordenen Epidermiszellen erschwert, es kann aber anderseits ein Verschluss der Spalten auch dadurch bedingt sein, dass bei genügendem und disponiblen Wasservorrath im Boden und in der Pflanze die Verdunstung aus den Schliesszellen in Folge äusserer Einflüsse so gesteigert wird, dass der Wasserersatz nicht rasch genug erfolgen kann. In letzter Beziehung werden natürlich vor Allem jene Pflanzen in Betracht kommen, welche im Sinne von TSCHIRCH¹⁾ „unvertiefte Spaltöffnungen“ besitzen und wo die Cuticularbildungen an den Schliesszellen wenig entwickelt sind; — Organisationsverhältnisse, welche vor Allem den Schattenpflanzen zukommen.

Wenn, wie zuerst PFITZER gezeigt und später TSCHIRCH weiter ausgeführt hat, die Pflanzen so vielfache und complicirte Einrichtungen ausgebildet haben, um sich vor zu starker Verdunstung zu schützen, so wäre es denn doch eigentlich schwer verständlich, warum das

in Wasser gestellt und im feuchten Raume am Institutsfenster im gewöhnlichen Tageslichte gehalten. Die um 4 Uhr an den gleichen Blättern vorgenommene Untersuchung ergab bei *Ribes aureum* geöffnete Spalten; bei den übrigen Pflanzen aber waren sie auch jetzt noch geschlossen. An einem mehrere Stunden insolirten und von heftigem Winde bewegten Blatte von *Paeonia Moutan* waren die Spaltöffnungen geschlossen. Das Blatt wurde nun in feuchtem Tuche eingewickelt über Nacht in einer Blechbüchse aufbewahrt. Am Morgen waren die Spalten schmal geöffnet. Die Spaltöffnungen von *Saponaria officinalis* sind ziemlich gross und erscheinen geöffnet an Sprossen, die mit der Schnittfläche ins Wasser gestellt, über Nacht und bis zur Untersuchung im feuchten dunklen Raume aufbewahrt werden. An einem sehr windigen Tage fand ich nun an einem seit Morgen fast ununterbrochen insolirten Sprosse um 4 Uhr Nachmittags die Spalten geschlossen. Am nächsten Morgen aber zeigte der in ähnlicher Weise aufbewahrte Spross an den gleichen Blättern die Spalten ziemlich weit geöffnet.

1) Ueber einige Beziehungen des anat. Baues etc. Linnaea Bd. XLIII pg. 141.

einfachste Mittel, dies zu erreichen — der Spaltenverschluss event. die Spaltenverengung nicht sollte zur Anwendung gekommen sein ¹⁾).

Ueberblicken wir nun nochmals die in den vorstehenden Auseinandersetzungen mitgetheilten Erscheinungen:

1. Der grossen Zahl von Pflanzen, bei denen man bei Nacht die Spaltöffnungen geschlossen findet, steht eine wohl nicht minder grosse Zahl anderer unter denselben Vegetationsbedingungen lebender gegenüber, bei welchen es bei Nacht zu keinem Spaltenschlusse kommt.
2. Auch gegenüber einer kürzere Zeit dauernden künstlichen Verdunklung verhalten sich nicht alle Pflanzen gleich. Es kann zum vollen Spaltenschlusse kommen; es kann dieser aber auch unterbleiben.
3. Die Pflanzen beider Kategorieen zeigen aber schon in freier Natur nicht immer dasselbe Verhalten, und es gelingt bei manchen Pflanzen, das Offen- und Geschlossensein der Spalten im Lichte oder im Dunkeln nach Belieben hervorzurufen.
4. Ein Spaltenschluss erfolgt unter allen Umständen in Folge zu geringer Bodenfeuchtigkeit und häufig, bevor noch irgend ein Welken der Pflanzen bemerkbar wird.
5. Bei einigen Pflanzen verengen sich die Spalten — auch bei genügendem Wasservorrath — im directen Sonnenlichte.
6. Bei manchen Pflanzen wird — bei genügend vorhandener Bodenfeuchtigkeit — der Spaltenzustand durch den Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft bestimmt, und ist vom Lichte durchaus unabhängig. (Vergl. Punkt 3.) Aber es verhalten sich diesbezüglich nicht alle Pflanzen gleich, so dass z. B. eine wasserdampfgesättigte Atmosphäre bei einigen den Spaltenschluss hindert, bei anderen fördert.
7. Es ist also wahrscheinlich, dass auch der nächtliche Spaltenschluss — wo er eintritt — nicht als unmittelbare Folge der Lichtentziehung aufzufassen ist, in Folge welcher der Turgor

1) Andererseits werden aber auch alle jene Einrichtungen, welche auf Herabsetzung der Verdunstung der Pflanze hinzielen: die Einsenkung der Schliesszellen und Ausbildung von Vorhöfen etc., ihre Versenkung in Gruben und Rinnen, auch den Spaltenapparaten zu Gute kommen, und in Verbindung mit der starken Verdickung der Schliesszellenwände (wie sie ja fast immer mit jenen Einrichtungen Hand in Hand geht) eine zu rasche Wasserabgabe und somit einen vorzeitigen Verschluss der Ausführungsgänge verhindern!

der Schliesszellen herabgesetzt würde, sondern dass er durch den mit dem steigenden Turgor der Pflanze resp. des die Spaltöffnungen tragenden Organes sich steigernden Seitendruck der Oberhautzellen gegen die Spaltenapparate bewirkt wird.

Die Thatsache, dass der nächtliche Spaltenschluss bei manchen unter denselben Vegetationsbedingungen lebenden Pflanzengattungen ganz, bei anderen wenigstens zeitweilig unterbleibt, lässt die Annahme als wahrscheinlich erscheinen, dass demselben eine allgemein physiologische Bedeutung überhaupt nicht zukommt. Es spricht dafür auch die Erwägung, dass bei dem Umstande, als die Transpiration bei Nacht ohnedies und unabhängig von dem Oeffnungszustande der Spaltenapparate herabgesetzt wird, die Functionirung eines eigenen demselben Zwecke dienenden Apparates eigentlich überflüssig erscheint, wobei noch zu bedenken ist, dass die Schliessung der Spalten ja auch den durch die energische Athmung bedingten und nothwendigen Gaswechsel erschweren müsste. Ich möchte die Bedeutung der Beweglichkeit der Spaltenapparate hauptsächlich darin erblicken, dass der Pflanze dadurch die Möglichkeit geboten ist, die Transpirationsgrösse — unabhängig von der Tageszeit — ihrem Wassergehalte anzupassen und so die Gefahr eines zu weit gehenden Wasserverlustes abzuschwächen.

Graz, im Juni 1886.



event. die
in 1).
en Ausein-
Nacht die
ht minder
dingungen
nem Spal-
chen Ver--
Es kann
aber auch
in freier
elngt bei
r Spalten
afen.
Folge zu
rgend ein
auch bei
nte.
ener Bo-
ntigkeits-
m Lichte
verhalten
B. eine
Spalten-
Spalten-
olge der
Turgor
elche auf
ung der
in Gru-
und in
(wie sie
u rasche
führungs-

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel V.)

Die Präparate entstammen sämtlich den Perigonblättern von *Galtonia candicans*.

Fig. 1a (540). Querschnitt durch eine Spaltöffnung, mit den die Epidermiszellen *a* u. *b* durchsetzenden Membranbändern *i* u. *i*. Vergl. Text pg. 128.

Fig. 1b (540). Spaltöffnung mit der angrenzenden Epidermiszelle und dem Membranbände *i*, in Flächenansicht.

Fig. 1c (540). Epidermiszelle *b* mit dem Ansätze des Membranbandes *i*, in Seitenansicht.

Fig. 2 (540). Eine Spaltöffnung in Flächenansicht; an die Schliesszellen, von denen die linkseitige in einen Fortsatz ausgezogen ist, setzen sich Membranbänder (*i*) an; *o*: Oeltropfen.

Fig. 3 (540). Flächenansicht von 2 Spaltöffnungen mit Membranbändern. In einer Schliesszelle der linkseitigen Spaltöffnung zwei in das Lumen vorspringende Verdickungsleisten. Vergl. pg. 129 Anm.

Fig. 4 (540). Querschnitt einer Spaltöffnung; die abliegende Seitenwand *s* der Epidermiszelle *e* ist der Schliesszelle angewachsen; *D* Durchschnitt der Wand *s* bei anderer Einstellung. Vergl. pg. 128.

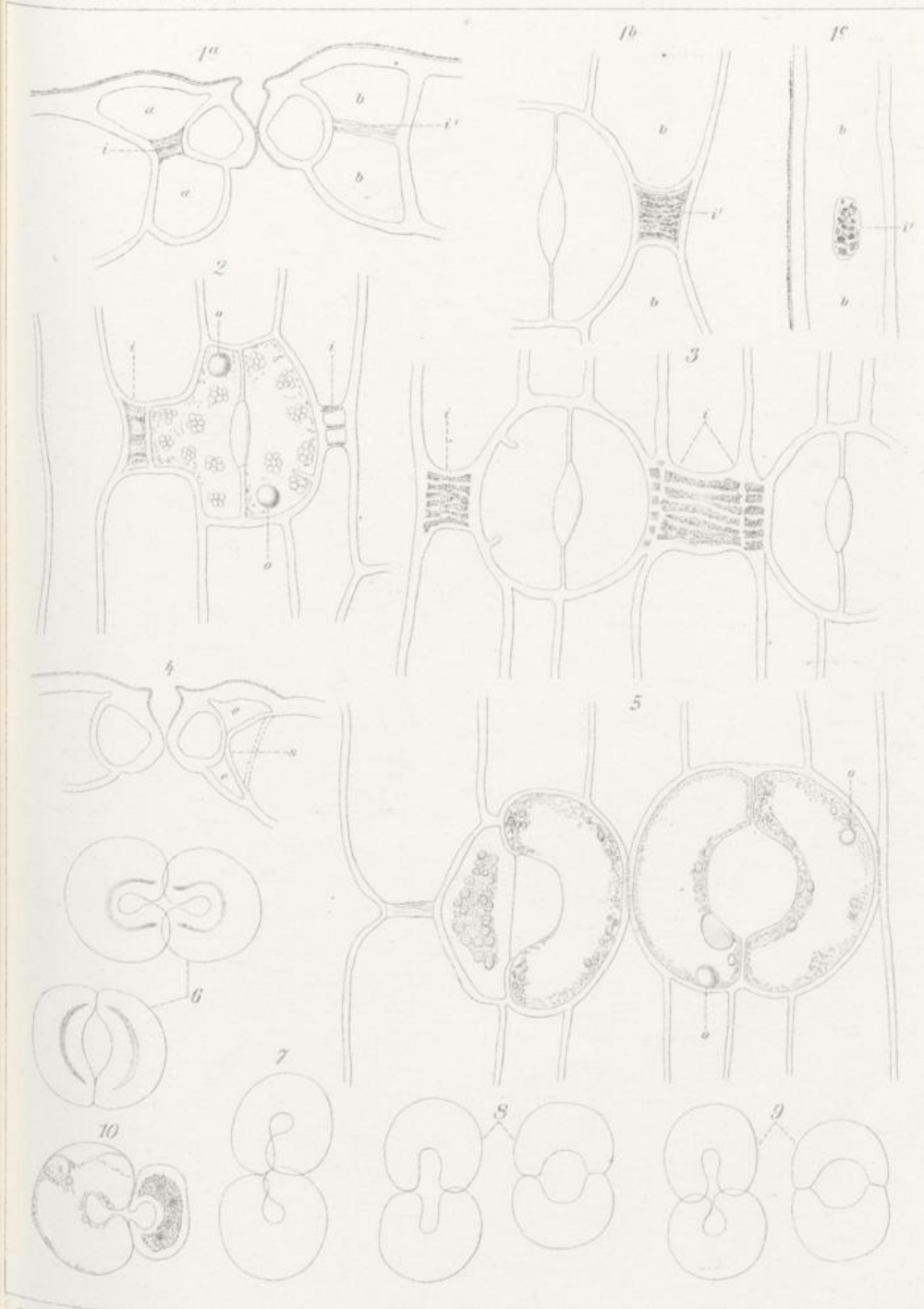
Fig. 5 (540). Stark erweiterte Spaltöffnungen an einem abgezogenen Epidermisstreifen. In 3 Schliesszellen ist die Stärke fast vollkommen verbraucht. Die 4. ist abgestorben, der Inhalt contrahiert.

Fig. 6 (350). Spaltöffnung mit aufs Aeusserste gekrümmten Schliesszellen; unten: nach Tödtung durch Chloroformdämpfe.

Fig. 7 (350). Ein ähnliches Stadium.

Fig. 8 u. 9 (350). Spaltöffnungen mit stark gekrümmten Schliesszellen; rechts nach Tödtung durch den elektrischen Schlag.

Fig. 10 (350). Spaltöffnung; eine Schliesszelle abgestorben.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena