halten bleibt; ein wurmähnliches Herausdringen wurde nur nach Anwendung von Kalilauge beobachtet. Solche Flügelrandzellen besitzen auch die Scheibenfrüchte, die Zellenreihe ist aber mehrfach unterbrochen.

Wegen des Vorkommens von Kristallsand in allen Epidermiszellen und von drei verschiedenen schleimgebenden Organen kann der *Anacyclus*-Frucht wohl zu den in anatomischer und biologischer Hinsicht interessantesten Früchten der Kompositen gezählt werden.

Erklärung der Tafel IV.

Fig. 1. *Crassocephalum flavum* Decaisne. *A* Haar (Haarzellenabschnitt) in Alkohol, *B* ganzes Haar in verdünntem Kali, *C* dasselbe nach längerer Einwirkung.

Fig. 2. *Erigeron alpinus* L. Haarabschnitte der unteren Hälfte auf der Oberhaut.

Fig. 3. *A*, *B Aster alpinus* L.; *C Aster Tripolium* L. Haarabschnitte der unteren Hälfte.

Fig. 4. *Ceruana pratensis* Forsk., unreif; Ankerhaare auf Blasenzellen.

Fig. 5. *Helichrysum plicatum* DC. *A* Haare in Alkohol; *B* in verdünntem Kali; Haare im Wasser in der Aufsicht (auf der Oberhaut).

Fig. 6. *Heliopsis filifolia* Watson. *A* Epidermis des Perikarps in der Fläche, *B* Querschnitt, *ep* Oberhautzellen mit Papillen *pa*, *tr*, tr_1, tr_2 Sklereidentrichome, bei *x* eine dritte, hinter den beiden Vorderzellen liegende Endzelle. Die reichliche Kutikularfaltenbildung auf *A* ist nicht gezeichnet.

Fig. 7. *A—D. Anacyclus Pseudopyrethrum* Aschers. *A* Flächenansicht einer Gewebepartie am Fruchtrande; *B* Trichomkomplexe in Wasser; *C* Querschnitt, *D* Längsschnitt durch die oberflächlichen Schichten des Perikarps. — *E Anacyclus Pyrethrum* DC. Trichomkomplex in Kalilauge. — *b* Basiszelle, b_1 zweite Basiszelle, *h* innere, h_1 äußere Haarzelle, *l* Lumen, *i* Insertionsstelle des Haares, *d* Drüsenhaar, *ep* Epidermis, *r* Flügelrandzellen, *sk* Bastfasern, *tr* Trichomkomplex.

Beiträge zur Kenntnis der Ombrophilie und Ombrophobie der Pflanzen.

Von **Dr. phil. Martina Haböck**, geb. von **Kink** (Wien).

Es ist eine bekannte Tatsache, daß verschiedene Pflanzen dem Einflusse des Wassers einen verschieden großen Widerstand entgegenzusetzen vermögen und je nach ihrer Befähigung hiezu trockene oder feuchte Standorte bevorzugen. Diese Tatsache, welche mit dem Klima eng zusammenhängt, beschäftigt schon lange die Pflanzengeographie, und Warming hat, sich auf sie beziehend, die Pflanzen in Xero- und Hydrophyten eingeteilt, wobei er hauptsächlich das im Boden liquid und in der Luft gasförmig enthaltene Wasser berücksichtigt.

In seiner „Ökologischen Pflanzengeographie“ beschäftigt er sich eingehend mit den Anpassungserscheinungen, die das Klima und alle äußeren Lebensbedingungen zur Folge haben und gibt eine ausführliche Beschreibung des Habitus und der Eigentümlichkeiten der Xero- und Hydrophyten; als schärfsten Typus der letz-

teren beschreibt er die Wasserpflanzen und die amphibischen Gewächse. Den wesentlichsten Grund für die Verschiedenheit des Blattbaues sucht er in der Regulierung der Transpiration und bespricht die Schutzvorrichtungen gegen zu starke Transpiration einerseits und die Mittel zur Förderung der Transpiration anderseits.

Schimper stellt neben Xero- und Hydrophyten den dritten Typus der Tropophyten auf, worunter er jene Gewächse versteht, deren Existenzbedingungen je nach der Jahreszeit die von Xero-, resp. Hydrophyten sind. Es beschäftigt sich besonders mit den oft sehr rasch zutage tretenden Anpassungen an ungewohnte Feuchtigkeitsverhältnisse im Laufe der Ontogenie.

Manches Einschlägige findet sich auch in den Werken Haberlandts, der ausführlich über Schutzvorrichtungen gearbeitet und den Begriff der Hydathoden geschaffen hat, Lotheliers, der u. a. die Stachelbildung als Folgeerscheinung starker Trockenheit auffaßt, Burgersteins, der hauptsächlich den direkten Zusammenhang zwischen Luftfeuchtigkeit und Transpirationsgröße studiert u. a. m.

Alle diese Arbeiten beziehen sich auf die Unterscheidung zwischen Hydro- und Xerophyten, welche hauptsächlich auf der Vorliebe oder Abneigung der Pflanzen für Feuchtigkeit oder Trockenheit des Bodens und der Luft beruht, womit ihr Verhältnis zu Regen, Tau und Wasser als umgebendem Medium kaum berücksichtigt erscheint. Alle diese Faktoren mit einbeziehend, hat Wiesner die Pflanzen in ombrophile und ombrophobe eingeteilt; er nennt diejenigen, die den atmosphärischen Niederschlägen, besonders dem Regen, lange widerstehen können, ombrophil, die anderen ombrophob.

Mit Ausnahme der Werke Wiesners, der den Begriff der Ombrophilie überhaupt erst geprägt und ihr eingehende Untersuchungen gewidmet hat, fehlt über dieses Thema die Literatur fast ganz, da hierüber noch kaum gearbeitet worden ist. In erster Linie berufe ich mich hier auf Wiesners Abhandlung: „Über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane.“ (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1893.)

Nach obigen Definitionen decken sich die Begriffe ombrophil und hygrophil, ombrophob und xerophil wohl meistens, aber nicht durchwegs. Es gibt z. B. Gewächse, die in feuchtem Boden wurzeln, deren Laub aber im Regen rasch verfällt, die also ombrophobe Hygrophyten sind; solche sind ausschließlich Schatten- und Waldespflanzen und sind als solche durch die sie bedeckenden und umgebenden Gewächse gegen starken Regen geschützt, wodurch sich Ombrophobie ausbilden konnte. Xerophyten scheinen durchwegs ombrophob zu sein, und zwar sind es die wasserarmen Blätter weit mehr als die Succulenten. Bodenwurzeln sind, selbst bei Pflanzen mit ombrophobem Laub, immer ombrophil, was ihrem Platz im Boden, der immer Wasser enthält, und ihrer Funktion, Wasser aufzunehmen, entspricht; so lassen sich Wurzeln von Land-

pflanzen submers erziehen, was bei oberirdischen Organen selten gelingt. Im allgemeinen sind bei Beginn eines Regens die ombrophoben Gewächse besser geschützt als die ombrophilen, indem erstere meist schwer, letztere leicht benetzbar sind und indem die Zellen der ersteren wenig gequollen sind und erst nach einiger Regendauer in jenen wasserreichen Zustand übergehen, in welchem sich die letzteren bereits befinden; erst bei längerem Regen treten alle Vorteile, welche die Natur den ombrophilen gegeben hat, hervor.

Die Grenze zwischen ombrophilen und ombrophoben Pflanzen ist, wie in der Natur überhaupt die Extreme stets durch Übergänge miteinander verbunden sind, nicht streng gezogen; so gibt es manche, die je nach ihrem Standort relativ ombrophil und ombrophob sind. Der ombrophile und ombrophobe Charakter der verschiedenen Pflanzen und Pflanzenorgane wird zweifellos durch Erblichkeit festgehalten und ist erst im Laufe phylogenetischer Entwicklung durch Anpassung an die gebotenen Wassermengen entstanden.

In einer anderen Abhandlung: „Über den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse" (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1894) geht Wiesner auf die Besprechung pflanzengeographischer Beobachtungen über. Im feuchtwarmen Tropenklima von Buitenzorg kommen vorherrschend ombrophile Gewächse vor, doch neben ihnen auch solche mit ausgesprochen ombrophobem Laube. Diese finden sich aber nur in sehr frei der Sonne exponierten Stellen, wo trotz der hohen Luftfeuchtigkeit eine beträchtliche Transpiration herrscht. Ombrophob sind z. B. die Schopfbäume, deren typische Schopfform auf dem raschen Absterben der Blätter im Regen beruht, ferner *Mimosa pudica* und *Pisonia alba*, bei denen Ombrophobie mit Benetzbarkeit, sonst ein Kennzeichen der Ombrophilie, verbunden ist. Erstere Pflanze schützt sich durch Schließen ihrer Blätter vor allzu starker oder zu lange währender Bewässerung, letztererer steht kein besonderes Schutzmittel zu Gebote, weshalb sie in Buitenzorg schlecht fortkommt. Die Blätter von Gewächsen aus feuchtwarmem Tropengebiete zeichnen sich gewöhnlich durch vollständige Benetzbarkeit aus; Ausnahmen hievon sind nur manche Blätter im ersten Jugendzustand, wie denn überhaupt der ombrophile Charakter der Blätter sich erst im Laufe der Entwicklung einstellt und meist knapp vor dem Lebensende erlischt.

Mir diese Beobachtungen vor Auge haltend, habe ich mir die Aufgabe gestellt, auf experimentellem Wege die Umstände zu prüfen, unter denen die Pflanzen der Einwirkung des Wassers einen größeren oder geringeren Widerstand entgegenzusetzen vermögen, verschiedene Entwicklungsstadien, verschiedene Organe in die Untersuchung einzubeziehen, diese Versuche auf Pflanzen der verschiedensten systematischen Gruppen auszudehnen und auf diese Weise

womöglich auf die Ursache der Erscheinung der Ombrophilie zu kommen.

Meine ersten Versuche gingen darauf aus, Pflanzen in Licht und in Dunkel zu ziehen, sie dann in Wasser zu bringen und die Verschiedenheit ihres Verhaltens in demselben zu beobachten. Diese Versuche erstreckten sich auf: *Lycopodinae* (*Selaginella*), *Coniferae* (*Picea excelsa*), *Gramineae* (*Zea Mays*, *Hordeum vulgare*), *Cyperaceae* (*Cyperus*), *Leguminosae* (*Pisum sativum*, *Vicia varia*), *Araliaceae* (*Hedera Helix*), *Lauraceae* (*Laurus nobilis*), *Labiatae* (*Mentha longifolia*, *Rosmarinus officinalis*, *Lamium maculatum*), *Caryophyllaceae* (*Dianthuschinensis*), *Balsaminaceae* (*Impatiens Balsamina*), *Compositae* (*Helichrysum arenarium*), *Polemoniaceae* (*Phlox*), *Commelinaceae* (*Tradescantia*), *Geraniaceae* (*Pelargonium*), *Onagraceae* (*Godetia*).

Zum Teil zog ich diese Pflanzen vom Samen aus, d. h. die ersten Tage zusammen in bedeckten Keimschalen, dann, sobald ich sie in Erde setzte, mit Trennung in solche, die im Licht, und solche, die im Dunkeln standen; zum Teil nahm ich Setzlinge, die alle im Licht aufgewachsen waren, und hielt die Hälfte von ihnen eine gewisse Zeit im Dunkeln, während ich die andere Hälfte im Licht beließ. Sobald ich sie der Wirkung des Wassers aussetzte, brachte ich alle unter Lichtabschluß, hauptsächlich um das Ergrünen der etiolierten zu verhindern; und zwar brachte ich sie alle in mit Wasser gefüllte Gefäße, in denen ich sie untergetaucht hielt und ließ das Wasser stagnieren. Ich nahm zu den Versuchen entweder ganze Exemplare oder einzelne Sprosse oder einzelne Blätter. Auch achtete ich sorgfältig darauf, immer gleich große und gleich alte, auch sonst gleiche Pflanzen miteinander zu vergleichen, sie derselben Temperatur und denselben anderen Bedingungen auszusetzen.

Dabei machte ich durchgehends die Beobachtung, daß bei sonst gleichen Faktoren die im Licht gezogenen Pflanzen im Wasser viel länger ausdauerten als die im Dunkel gezogenen. Als Beispiele führe ich an: Es hielten sich von *Balsamina* die einen Prüflinge, die einige Tage unter Lichtabschluß gehalten waren, 4 Tage, die anderen, die im Licht gezogen waren, 14 Tage im Wasser; von *Godetia* die ersteren 3, die letzteren 10 Tage, von *Helichrysum* die ersteren 5, die letzteren 8; von *Pelargonium* die ersteren 6, die letzteren 9; von *Mentha* die ersteren 5, die letzteren 7; von *Tradescantia* die ersteren 7, die letzteren 10; von *Hedera* die ersteren 10, die letzteren 21 Tage etc. Einen besonderen Unterschied im Verhalten der einzelnen zusammengehörigen, in derselben Wasserprobe befindlichen Blätter oder Sprosse konnte ich hiebei nicht wahrnehmen, wenngleich selbstverständlich bei Wiederholungen die Resultate kleine Variationen ergaben.

Auch habe ich versucht, die einzelnen Pflanzen verschieden lange im Dunkeln zu halten und habe hiebei beobachtet, daß die Widerstandskraft der Pflanzen gegen das Wasser umso mehr ab-

nimmt, je länger der Lichtabschluß gedauert hat. Z. B. hatte ich ein Exemplar von *Helichrysum* 2 Tage unter Lichtabschluß gehalten, dieses hielt sich im Wasser ungefähr ebenso gut als ein entsprechendes ganz im Licht gezogenes, d. h. ungefähr 8 Tage; hatte der Lichtabschluß aber 8 Tage gedauert, so war die Dauer des Widerstands gegen das Wasser um 2 Tage verkürzt. Bei *Phlox* verkürzte sich dieser Widerstand nach zweitägigem Widerstand um einen Tag, d. i. also auf ungefähr 10 Tage, nach fünftägigem um zwei; bei *Godetia* nach dreitägigem Lichtabschluß um einen, nach achttägigem um 4 Tage etc.

Ein etwas abweichendes Verhalten zeigen ganze, unverletzte Pflanzen gegenüber denjenigen, denen die Wurzeln abgeschnitten worden waren. Ich führe Beispiele an: Eine unverletzte junge Wicke dauerte unter Wasser 16 Tage aus, eine ohne Wurzeln nur 13; eine unverletzte junge Erbse ertrug die Einwirkung des Wassers 8 Tage bis zur Fäulnis, eine ohne Wurzeln nur 7. Doch verliefen diese Versuche, so lange ich sie in stagnierendem Wasser ausführte, nicht widerspruchslos, sondern ein deutliches, einwandfreies Resultat ergab sich erst bei solchen Versuchen, bei denen ich die Pflanzen nicht ganz unter Wasser brachte, sondern sie einem kontinuierlichem Regen aussetzte. Auf die weitere Bedeutung dieser Versuchsvariation komme ich gleich zu sprechen und erwähne jetzt nur so viel, daß ich unter Regen bei allen Pflanzen ausnahmslos die Beobachtung machte, daß Exmplare mit abgeschnittenen Wurzeln dem Wasser leichter verfallen als unverletzte. Eine unverletzte Maispflanze ging im Regen nach 27 Tagen zugrunde, eine ohne Wurzeln nach 22; eine unverletzte Gerste nach 28, eine ohne Wurzeln nach 25; eine unverletzte Wicke nach 18, eine ohne Wurzeln nach 15; eine unverlezte Erbse nach 37, eine ohne Wurzeln nach 33 Tagen. Ein ganz analoges Resultat ergaben diese Versuche mit etiolierten Exemplaren.

Es liegt auf der Hand, daß die Einwirkung des Wassers eine verschiedene sein wird, wenn man die Versuchspflanzen ganz unter Wasser getaucht hält, oder wenn man sie in ihrem natürlichen Medium, der Luft, läßt und nur ununterbrochen auf sie herabregnen läßt. Diesbezügliche Versuche führte ich in der Weise aus, daß ich die Pflanzen auf ein durchlöchertes Brett über einen Bottich legte, so daß das Wasser immer ablaufen konnte; mittels eines an der Wasserleitung angebrachten Schlauches, der mit einer Sprühvorrichtung versehen war, ließ ich kontinuierlichen Regen auf die Versuchspflanzen herabfließen. Leider war es mir nicht möglich, die Regenmenge zu messen, da der Druck in der Wasserleitung, mithin der Sprühregen beständig variierte. Auch hier bestätigte sich die Beobachtung, daß im Dunkeln gezogene Pflanzen im Wasser rascher verfallen als die grünen. Diese Versuche laufen denen in stagnierendem Wasser durchaus parallel, nur dauern die Pflanzen in ersterem Falle weit länger aus als in letzterem, und zwar ist dieser Unterschied ziemlich bedeutend. Z. B. dauert Wicke unter-

getaucht 11, beregnet 17 Tage aus; Mais untergetaucht 8, beregnet 27; Erbse untergetaucht 6, beregnet 30; Pelargonie untergetaucht 8, beregnet 12, *Mentha* untergetaucht 5, beregnet 20 Tage. Ferner konnte ich an denselben Versuchen feststellen, daß nicht alle Blätter derselben Pflanze gleich lang im Wasser oder im Regen ausdauern; vielmehr beobachtete ich bei den meisten, daß die älteren Blätter rascher verfielen als die jüngeren. Ein besonders schönes Beispiel dafür bot mir ein Exemplar von Pelargonie; ich brachte Blätter von verschiedenem Alter und einen Blütenstand unter Regen und konnte konstatieren, daß alle Vorstufen der Fäulnis, vom Verfärben, Injiziertwerden, Verlieren des Turgors bis zum Tode, graduell zuerst an den älteren, dann an den jüngeren auftreten, und zwar so, daß die Fäulnis beim ältesten Blatt am 9., beim jüngsten am 13. Tage eintrat, während der Blütenstand sich noch zwei Tage länger hielt.

Daß die Blätter in verschiedenem Alter verschiedene Turgeszenz, verschiedene Wachstums- und Lebenskraft haben, folglich schädigenden Einflüssen verschieden großen Widerstand zu bieten vermögen, ist leicht einzusehen; desgleichen, daß stagnierendes Wasser, in dem die Atmung der Pflanzen gehindert wird, rascher seine schädigende Wirkung ausübt als Regen. Viel schwerer kann man sich jene Erscheinung deuten, daß Pflanzen, die im Dunkeln gezogen worden sind, ombrophober sind als solche, die im Lichte gezogen worden sind. Es läge nahe, anzunehmen, daß das Chlorophyll eine konservierende Wirkung ausübt, die die Pflanze nach Zerstörung desselben entbehrt. Diese Vermutung wird aber durch zweierlei Tatsachen widerlegt; erstens ist nicht zu bemerken, daß solche Pflanzen, die im Dunkeln sehr stark etiolieren, weniger widerstandsfähig sind als solche, in denen das Chlorophyll nur teilweise zerstört wurde. Ferner ist dieselbe Erscheinung von dem raschen Verfallen der im Dunkeln gehaltenen Exemplare auch bei Koniferenkeimlingen zu beobachten, die bekanntlich auch im Dunkeln ergrünen und Chlorophyll entwickeln. So muß die Ursache dieser Erscheinung irgendwo anders gesucht werden, und zwar scheint mir die nächstliegende Erklärung die bakterizide Wirkung des Lichts zu sein. Bei Gegenwart von Wasser und bei reichlichem Vorhandensein von Nährstoffen, wie es bei meinen Versuchen der Fall war, sind die Bedingungen für die Entwicklung der Bakterien sehr günstig und die hemmende Wirkung der Lichtdesinfektion, die in der freien Natur eine so große Rolle spielt, ist für die Pflanze in solchen Fällen von besonderem Werte[1]).

---

[1]) Dr. Rich. Wiesner: „Wirkung des Sonnenlichts auf pathogene Bakterien“ (Archiv für Hygiene, Band LXI.). Bei Mangel an Nährstoffen und bei Exsikkation sterben die Bakterien rascher. Alle Abschnitte des Sonnenspektrums haben bakterizide Kraft. Die jenseits des sichtbaren Spektrums liegenden Anteile (ultrarot und ultraviolett) wirken stärker als die sichtbaren Anteile. Die kräftigste Wirkung kommt dem gesamten Tageslicht zu. Die Lichtstrahlen scheinen direkt auf das Protoplasma der Bakterienzellen schädlich zu wirken.

Der Grad der Ombrophilie und Ombrophobie stellte sich bei diesen Experimenten als ein sehr verschiedener heraus. So hielt sich *Lamium* nur 3, *Mentha* 7, *Phlox* 8—13, Balsamine 7—9, *Dianthus* 10—13 Tage unter Wasser. Verschiedene unserer Nutzpflanzen zeigen keinen hohen Grad der Ombrophilie; Mais hielt sich 6, Erbse 6—7, Gerste gegen 14, Wicke 12—16, *Tradescantia* hielt sich 11, Fichte 14 Tage, *Cyperus* war am 16. Tage noch vollkommen frisch; *Selaginella* hielt sich über 2 Monate und *Laurus* zeigte eine ganz besonders hohe Ombrophilie, indem ein Zweig, den ich Mitte Oktober unter Wasser brachte, Ende März noch ziemlich frisch war.

Für diese große Verschiedenheit eine Erklärung zu finden, ist sehr schwer; doch gibt einem hier eine Tatsache einen Fingerzeig. Es sind nämlich alle Bodenwurzeln, wie schon erwähnt, ombrophil, und an Pflanzen, die ich in ganzen Exemplaren unter Regen brachte, konnte ich bemerken, daß immer die Wurzeln sich länger hielten als die oberirdischen Organe. Halten wir dies zusammen mit der Tatsache, daß Pflanzen, denen die Wurzeln abgeschnitten wurden, eine verringerte Widerstandskraft gegen das Wasser zeigen und daß dies, wie aus späteren Versuchen hervorgeht, kaum auf die mechanische Verletzung zurückzuführen ist, so können wir vermuten, daß die konservierende Wirkung in vielen Fällen von der Wurzel ausgeht. Nun haben manche Wurzeln eine antiseptische Wirkung; so ist z. B., wie Hofrat Wiesner nach einer ihm von Billroth mitgeteilten Beobachtung erzählt, als Hausmittel bekannt, die gelbe Rübe, die sehr stark ombrophil ist, auf Wunden aufzulegen, wobei eine wundreinigende Wirkung wahrzunehmen ist. Antiseptische Substanzen sind meist sehr stark riechend; bei meinen Versuchen ergab sich nun auch, daß stark aromatische Pflanzen verhältnismäßig ombrophil sind. Z. B. zeigen Rosmarin und *Mentha*, stark aromatische Labiaten, eine weit größere Ombrophilie als das nahe verwandte *Lamium*, und *Laurus*, jene Pflanze von höchster Ombrophilie, ist ebenfalls reich an solchen Substanzen. Alles dieses bestätigt die von Hofrat Wiesner ausgesprochene Ansicht, daß die Ombrophilie in antiseptischen, die Fäulnis hintanhaltenden Substanzen ihren Hauptgrund haben dürfte; ebenso die Vermutung, daß diese Substanzen in den Wurzeln oder in aromatischen Blättern gelegen seien. Ich habe zu besserem Verständnis des Folgenden diese Deutungen, die durch spätere Versuche an Wahrscheinlichkeit gewinnen, vorweggenommen, und gehe jetzt zur Beschreibung anderer Versuchsreihen über.

Die folgenden Versuche begann ich zu Anfang des Wintersemesters 1907/08, also zur Herbstzeit, wo mir keine große Auswahl an frischem Material mehr zur Verfügung stand.

Die erste Versuchsreihe betraf das Verhalten der schwimmenden Blätter von Wasserpflanzen. Es ist selbstverständlich, daß Wasserpflanzen stark ombrophil sind; auch diese starke Ombrophilie wird bei Lichtabschluß beeinträchtigt. Meine Versuche erstreckten

sich auf *Lemnaceae* (*Lemna minor*), *Hydrocharitaceae* (*Hydrocharis morsus ranae*), *Nymphaeaceae* (*Nymphaea alba*), *Menyanthaceae* (*Limnanthemum nymphoides*), *Alismataceae* (*Alisma*), *Hydropterideae* (*Azolla*, *Salvinia*). Bei allen diesen Pflanzen ergab sich, daß die Zeit der Ausdauer ihrer Blätter auf der Wasseroberfläche abnimmt, wenn man sie im Finstern hält. *Lemna* hielt sich auf stagnierendem Wasser im Licht 4 Monate, im Dunkeln nur ungefähr $2^1/_2$; *Azolla* im Licht 32, im Dunkel 20 Tage; *Salvinia* im Licht 65, im Dunkel 36 Tage; *Alisma* im Licht 15, im Dunkel 10 Tage.

Desgleichen zeigt sich eine Abnahme der Ausdauer von Blättern von Wasserpflanzen, wenn man die normalen Daseinsbedingungen ändert, z. B. wenn man sie im Wasser untergetaucht statt schwimmend hält. Dies bewirkte ich durch Bedecken der einzelnen Pflänzchen oder Blätter mit umgekehrten Uhrschälchen, die sie durch ihr eigenes Gewicht am Grunde der mit Wasser gefüllten Gefäße hielten. Dies Verfahren verkürzte bei *Lemna* die Lebensdauer von 4 auf 3 Monate, bei *Hydrocharis* von 11 auf 9 Tage, bei *Nymphaea* von 12 auf 11, bei *Limnanthemum* von 27 auf 18, bei *Azolla* von 66 auf 58, bei *Salvinia* von 66 auf 52 Tage.

Diese Erscheinung zu erklären versuchend, verweise ich auf eine Arbeit von Karsten: „Über die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen.“ Karsten wendet sich gegen Franks Behauptung, daß bei den am Wassergrund wurzelnden Pflanzen die Ursache der Tendenz aller Schwimmblätter, die Wasseroberfläche zu erreichen, und der Tendenz der Stiele, dies durch starkes Längenwachstum zu ermöglichen, auf der Empfindlichkeit der Schwimmblätter für Druckdifferenzen und auf ihrer Unterscheidungsgabe hinsichtlich des Aggregatzustandes des ihre Blattoberfläche umgebenden Mediums beruhe. Karsten behauptet vielmehr, daß die Ursache des allen Schwimmblättern innewohnenden Triebs, die Wasseroberfläche zu erreichen, in der hohen Turgordehnung zu suchen sei, die infolge des in unbeschränkter Menge zu Verfügung stehenden Wassers vorhanden ist. Es erscheint also erlaubt anzunehmen, daß, wenn diese hohe Turgordehnung sich nicht in einer Steigerung der Lebenstätigkeit und besonders der Transpiration äußern kann, dies auf die Pflanze schädlich einwirkt.

Ebenso übt es einen schädigenden Einfluß auf die Schwimmblätter aus, wenn man sie umgekehrt, also mit der Oberseite auf das Wasser legt. Bei *Hydrocharis* verkürzte dies Verfahren die Lebensdauer von 11 auf 8 Tage, bei *Nymphaea* von 12 auf 7, bei *Limnanthemum* von 27 auf 21 etc.

Diese Schädigung ist leicht zu begreifen, wenn man bedenkt, daß die Spaltöffnungen bei den meisten Schwimmblättern ausschließlich auf der Oberseite liegen, und daß, wenn die Oberseite auf das Wasser zu liegen kommt, statt mit Luft in Berührung zu

stehen, die ganze intercellulare Transpiration gehindert erscheint. Wie wichtig für das Gedeihen der Gewächse die günstige Verteilung der Stomata ist, geht aus Versuchen hervor, die Hildebrandt mit einigen amphibischen Pflanzen, nämlich mit *Marsilia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Polygonum amphibium*, unternahm und die er in seiner Abhandlung: „Über die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen" beschreibt. Amphibische Pflanzen sind solche, die für gewöhnlich Landpflanzen sind; wenn aber ein Sproß von ihnen in ein Gewässer kommt, so wurzelt er sich am Grund desselben ein, entwickelt sich kräftig, wächst sogar rascher und üppiger als ein Landexemplar und bildet Schwimmblätter aus, während die Entwicklung von Fortpflanzungsorganen meist ganz unterbleibt. Bei den Luftblättern liegen nun die Stomata auf beiden Blattseiten, bei den Schwimmblättern entwickeln sich auf der Oberseite ungefähr doppelt so viele, als auf einer Seite eines Luftblatts, auf der Unterseite gar keine. Diese veränderte Lagerung der Stomata rührt von der für das Gedeihen der Pflanze notwendigen Anpassung an das Wasserleben her, und es ist anzunehmen, daß durch diese Veränderungen des Mediums angeerbte latente Eigenschaften wieder zum Vorschein gebracht werden.

Ich komme nun auf eine ganz andere Erscheinung zu sprechen, nämlich auf den Laubfall, der in enger Beziehung zur Ombrophilie zu stehen scheint. Die Beobachtung, daß bei manchen Wasserpflanzen kein Laubfall, d. h. kein organisches Ablösen der Blätter vom Stamme stattfindet, sondern die Blätter am Stamme selbst abfaulen, und daß Landgewächse ohne Laubfall, d. i. die immergrünen, sehr stark ombrophil sind, legt die Vermutung nahe, daß der Laubfall mit einem gewissen Grad von Ombrophobie verbunden und durch ihn bedingt ist. Hofrat Wiesner hat eingehende, vielfältige Beobachtungen über die Erscheinung des Laubfalls gemacht, zu deren Besprechung ich nun übergehe.

Der Laubfall beruht auf einer organischen Loslösung der Blätter vom Stamme und kommt hauptsächlich bei Holzgewächsen vor. Die Loslösung geschieht, indem von einem Meristem oder Folgemeristem am Grunde der Blätter oder der Blattstiele aus sich eine Trennungsschichte ausbildet, und hängt eng mit der Transpiration zusammen. Die Bildung von Trennungsschichten wird durch eine bestimmte Verminderung der Wassermenge der Blätter oder durch beginnende Zersetzung in den Geweben bewirkt und die Hemmung der Transpiration, die meist durch das Sinken der Temperatur im Herbste erfolgt, bedingt dann die Loslösung der Zellen innerhalb dieser Gewebsschichten, indem diese Hemmung eine Stagnation des flüssigen Zellinhalts und damit das Entstehen von reichlichen Mengen organischer Säuren hervorruft. Diese Säuren lösen die Mittellamelle der Zellen der Trennungsschichten auf, wodurch die Zellen sich mit unverletzten Membranen vonein-

ander abheben[1]). Hier verweise ich auch noch auf Kubarts Arbeit „Über die organische Loslösung der Korollen," deren Experimente das Resultat ergeben, daß bei der Loslösung der Korollen ein Zusammenwirken von Turgor und Säuren stattfindet.

Der enge Zusammenhang der Transpiration, also indirekt auch der Ombrophilie geht aus verschiedenen Tatsachen hervor. Z. B. erleiden die Pflanzen mit raschem Laubfall eine verhältnismäßig weit stärkere Verminderung der Verdampfung als die Gewächse mit trägem Laubfall, welche letztere auch durch künstliche Druckkräfte nur eine geringe Steigerung der Transpiration erfahren. In den herbstlich abfallenden Blättern bleiben ferner diejenigen Parenchymzellen, die den wasserzuführenden Geweben, also den Gefäßbündeln, am nächsten liegen, am längsten grün und frisch, während die an den Rändern und an der Spitze gelegenen Teile, die der Transpiration am stärksten unterworfen sind, am frühesten verfallen. Die Herabsetzung der Transpiration begünstigt den Laubfall umso mehr, je stärker die gewohnheitsmäßige Transpiration ist.

Der Laubfall tritt ein, wenn die Blätter absterben, oder wenn ihre normalen Funktionen durch kürzere oder längere Zeit sistiert werden, oder wenn der Bestand der betreffenden Gewächse, in erster Linie das Lichtbedürfnis, die Beseitigung des Laubes fordert. In der Regel haben krautige Gewächse keinen Laubfall, wohl aber Holzgewächse, doch kommen beiderseits Ausnahmen vor[2]). Wiesner hat außer dem herbstlichen Laubfall verschiedene andere Formen des Laubfalls unterschieden: Den Sommerlaubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses, der umso stärker ist, je empfindlicher die Blätter gegen Verdunklung sind und der zumeist die innersten, am schlechtesten beleuchteten Blätter betrifft; den Hitzelaubfall, bei dem nur das direkt von der Sonne getroffene Laub „verbrennt", und zwar das tiefer in der Krone gelegene, meist häufiger als das peripher gelegene, weil ersteres einer weniger starken Wärmeausstrahlung unterliegt; den Frostlaubfall, bei dem das Protoplasma durch Erfrieren getötet wird, wobei es einen großen Teil des Zellsafts ausscheidet, der beim Erstarren eine Eislamelle bildet; und den Treiblaubfall, der besonders deutlich seine Beziehungen zur Ombrophilie aufweist[3]). Dieser ist eine partielle Entblätterung immergrüner, d. i. starkombrophiler Holzgewächse und dient dazu, den Laubknospen genügend Licht zu ihrer Entfaltung zukommen zu lassen. Er tritt am stärksten zur Zeit des stärksten Treibens der jungen Sprosse auf und ist neben dem Ablösen altersschwacher Blätter das einzige.

---

[1]) Wiesner: „Über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse." (Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1871.)

[2]) Wiesner: „Zur Laubfallfrage." (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1905.)

[3]) Wiesner: „Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse." (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1903.)

u. zw. ererbte Hilfsmittel, welches den immergrünen Gewächsen, die wegen ihrer Ombrophilie keinen eigentlichen Laubfall haben, zur Beseitigung ihres überflüssigen Laubes zu Gebote steht.

Meine ersten Versuche ergaben, daß tatsächlich alle unsere Laubbäume, die dem herbstlichen Laubfall unterliegen, einen gewissen Grad von Ombrophobie aufweisen. Ich steckte längere Zweige von *Cornus*, *Corylus*, *Philadelphus*, *Weigelia*, *Deutzia* in einen großen mit Wasser gefüllten Zylinder; anfangs mußte ich sie mit angehängten Porzellanscherben beschweren, um sie am Emportauchen zu verhindern; am 5. Tage waren sie schon so stark mit Wasser injiziert und hatte ihre eigene Schwere hiedurch so zugenommen, daß ich die Scherben entfernen konnte. An allen Zweigen starben die ältesten Blätter zuerst, u. zw. starben die meisten am Stamme selbst, ohne sich vorher abzulösen. Die Blätter von *Deutzia* waren nach 13 Tagen sämtlich abgestorben, die von *Cornus* nach 14, von *Corylus* nach 19, von *Philadelphus* mit Ausnahme der zwei jüngsten Blättchen, die sich zwei Monate hielten, nach 20, von *Weigelia* nach 22 Tagen.

Hiemit wäre wohl dargetan, daß unsere dem Laubfall unterliegenden Bäume nicht ausgesprochen ombrophil sind, aber nicht die Beziehung zwischen Laubfall und Ombrophilie erklärt, da wie erwähnt bei dieser Art der Versuchsanstellung nur wenige Blätter abfielen, sondern die meisten ohne organische Ablösung am Stamme abfaulten. Einen Anhaltspunkt zur Erklärung dieser auffälligen Tatsache findet man in der Arbeit Furlanis: „Über den Einfluß der Kohlensäure auf den Laubfall.“ (Österr. bot. Zeitschr., 1906.)

Furlani zeigt, daß Kohlensäure den Laubfall verzögert und daß das Optimum der Existenzbedingungen für das Blatt nicht im normalen Kohlensäuregehalt der Luft, sondern in einem 15prozentigen Gehalt liegt. Bei einem etwas höheren oder geringeren Gehalt tritt ein erhöhter Laubfall ein; doch wenn er größer wird als 3%, verringert sich der Laubfall, weil die ganze Lebenstätigkeit des Blattes durch den schädigenden Einfluß der Kohlensäure verringert wird. Bei einem 40—100prozentigen Gehalt tritt überhaupt kein Laubfall mehr ein, sondern es erscheint die ganze Lebenstätigkeit „gelähmt“, und ein Absterben tritt erst einige Tage später mit Degeneration des Chlorophylls ein.

Da bei den oben beschriebenen Versuchen in stagnierendem Wasser der Kohlensäuregehalt offenbar ein hoher sein muß, modifizierte ich sie in der Weise, daß ich die Versuchspflanzen teils unter Wasser hielt, dieses aber täglich mit frischem wechselte, teils unter Regen brachte. Den ersteren Versuch machte ich mit zwei Zweigen von *Ligustrum ovalifolium*. Der eine, der in täglich gewechseltem Wasser lag, hatte bis zum 15. Tage von 97 Blättern 68 vollkommen frische Blätter abgeworfen, der andere in stagnierendem Wasser hatte bis zu diesem Tage von 118 nur 31 abgeworfen, welche wie die am Zweig noch haftenden fast alle bereits „matsch“ waren.

Der hiebei zutage tretende, den Laubfall befördernde Einfluß des Wassers ist umso auffälliger, als sich *Ligustrum ovalifolium* unter normalen Existenzbedingungen, d. h. im Freien, den Winter über hält, also keinen Laubfall aufweist.

Den zweiten Versuch machte ich mit Buchen- und Ulmenzweigen. In stagnierendem Wasser warf der Buchenzweig von 55 Blättern nur 21 ab, u. zw. bis zum 25. Tage, die übrigen waren bis zum 40. Tage sämtlich abgestorben, ohne sich loszulösen; der Ulmenzweig warf von 35 Blättern bis zum 19. Tage 16 ab. die übrigen starben nach weiteren 5 Tagen, ohne sich abzulösen. Unter Regen aber fielen vom Ulmenzweig bis zum 14., vom Buchenzweig bis zum 15. Tage alle Blätter lebend ab. *Robinia pseudacacia*, *Cornus sanguinea*, Ahorn und Birne warfen, unter Regen gebracht, ebenfalls alle ihre Blätter lebend ab, u. zw. *Robinia* bis zum 19., *Cornus* bis zum 20., Ahorn bis zum 14., Birne bis zum 35. Tage. Leider konnte ich aus Mangel an frischem Material diese Zweige nicht mit solchen in stagnierendem Wasser vergleichen.

Aus diesen Versuchen ergibt sich deutlich, daß in stagnierendem Wasser das organische Loslösen der Blätter gehindert ist und daß die Kohlensäure, die darin in größerer Menge vorkommt, jener eine Faktor sein dürfte, der die Lebentätigkeit des Blattes so weit hemmt, daß es nicht zur Ausbildung einer Trennungsschichte kommt. Auch der Mangel an Sauerstoff dürfte hiebei eine Rolle spielen.

(Schluß folgt.)

Über geformte eiweißartige Inhaltskörper bei den Leguminosen.

Von stud. phil. **August Mrazek**, Assistent am landwirtschaftlichen Institute der deutschen technischen Hochschule in Prag.

(Mit Tafel V.)

Herr Professor Molisch hatte bei seinen Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen die Beobachtung gemacht, daß bei Verletzungen des Blattgelenkes von *Mimosa Speggazzinii* aus der Wundfläche ein milchig getrübter Safttropfen austritt, im Gegensatz zu *Mimosa pudica*, die bei der Verletzung einen hellen, ungetrübten Tropfen hervorquellen läßt. Diese Trübung rührt, wie ich mich überzeugt habe, unter anderem von einer Menge kleiner, in ihrer Form und in ihrem Verhalten auffälliger Körper her, die zu untersuchen ich auf Anregung des Herrn Prof. Molisch übernahm. Es war also festzustellen, wo sich diese Körper befinden, ob sie in allen Organen der Pflanze vorhanden sind und ob sie in Beziehung gebracht werden können zu jenen Gebilden anscheinend ähnlicher Natur, die bei den Papilionaceen und Caesalpiniaceen von anderer Seite her bekannt waren, aber freilich noch nicht chemisch analysiert worden sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 060

Autor(en)/Author(s): Haböck Martina

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Ombrophilie und Ombrophobie der Pflanzen. 187-198