

14. Juli. Gesamtsitzung der Akademie.

Hr. Schwendener las:

Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen.

Obschon die Spaltöffnungen der Pflanzen sowohl anatomisch als entwicklungsgeschichtlich zu den bekanntern Objecten gehören, lag es doch in der bisherigen, vorzugsweise beschreibenden Richtung der Anatomie begründet, dass naheliegende Fragen bezüglich der Wechselbeziehung zwischen Bau und Function unberücksichtigt blieben. Man wusste, dass die Schliesszellen unter gewissen Umständen ihren Turgor steigern und dadurch jene Formveränderungen veranlassen, welche das Öffnen der Spalte bedingen; aber man fragte nicht nach den anatomischen Thatsachen, welche die zur Erhöhung des Turgors erforderliche Wasseraufnahme ermöglichen oder erleichtern. Man kannte den Zusammenhang zwischen Epidermis und Schliesszellen und konnte nicht im Zweifel darüber sein, dass beim Öffnen der Spalte häufig auch die angrenzende Region der Epidermis mit ihrer oft sehr verdickten Aussenwand eine entsprechende Verschiebung erfährt; aber man versäumte es, den Formverhältnissen nachzugehen, welche der Ausdruck der zur Verschiebung nöthigen Beweglichkeit sind¹⁾. Man war auch hinlänglich orientirt über die eigenthümlichen Membranverdickungen der Schliesszellen selbst, da hierüber schon Mohl²⁾ sorgfältige Untersuchungen veröffentlicht hat; aber man kümmerte sich allzuwenig um die Bedeutung, welche diesen Verdickungsleisten im Mechanismus der Spaltöffnungen zukommen könnte. Selbst N. J. C. Müller³⁾, welcher das Spiel des Öffnens und Schliessens in neuerer Zeit am eingehendsten untersuchte, legt das Hauptgewicht auf den Gegensatz zwischen Cuticula und Cellulose, nicht auf die Verdickung selbst.

Diese Lücken theilweise auszufüllen, ist der Zweck der folgenden Mittheilung.

1) Abbildungen hierher gehöriger Formverhältnisse finden sich natürlich hin und wieder, so z. B. bei Strasburger (Jahrb. f. wiss. Bot. V, Taf. 40, Fig. 114 u. 115); doch legen die Autoren hierauf kein Gewicht.

2) Bot. Zeitg. 1856, p. 697 ff.

3) Jahrbücher f. wiss. Bot. VIII, p. 75 ff.

I.

Ich beginne mit der Hervorhebung derjenigen Einrichtungen, welche die Beweglichkeit der Schliesszellen auf der convexen oder Rückenseite bedingen, speziell mit Rücksicht auf die Stelle, wo sie mit der Epidermis-Aussenwand verwachsen sind. Man könnte diesen Apparat, da er in manchen Fällen die Bewegungsart eines Charniergelenkes, in andern wenigstens die elastische Nachgiebigkeit einer Synchondrose besitzt, als Hautgelenk der Spaltöffnungen bezeichnen. Betrachten wir z. B. die Querschnittsansichten Fig. 1—5, 8, 13, so fällt sofort die verdünnte Stelle der Epidermiswand rechts und links von den Schliesszellen in die Augen (man vergl. die Erklärung der Figuren). Bald ist es nur eine äusserst schmale Rinne in der dicken Aussenwand, welche bloss eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle gestattet, so z. B. bei *Prunus Laurocerasus* (Fig. 1). *Myrtus communis*, *Calothamnus torulosus* (Fig. 18) u. a., bald eine etwas breitere Membranallemelle von gleichmässiger Dicke, bei den Cyperaceen z. B. die ganze Aussenwand der Nebenzelle (Fig. 8), und in solchen Fällen ist die Erweiterung der eigentlichen Spalte mit einer Auswärtskrümmung dieser Lamelle, der Schluss der Spalte dagegen mit einer Streckung verknüpft. Sehr fest gebaute Blätter besitzen allerdings zuweilen auch ziemlich derbwandige Gelenke, denen man nur eine beschränkte Beweglichkeit zuschreiben darf; aber nirgends habe ich an Organen mit starker Epidermis das gänzliche Fehlen einer weniger verdickten Stelle constatiren können. Nur wo die Aussenwand der Epidermis sehr schwach ist und in Folge dessen einem seitlichen Druck leicht nachgiebt, fehlt die fragliche Einrichtung vollständig, weil sie in diesem Falle überflüssig wäre.

Von diesen gelenkartigen Verbindungen mögen einzelne Formen, welche als charakteristische Eigenthümlichkeiten gewisser Pflanzen Beachtung verdienen, noch besonders erwähnt werden. Bei *Prunus Laurocerasus*, *Westringia longifolia*, *Eucalyptus cordata* und *teretiformis*, *Ilex Aquifolium*, *Chamaerops humilis* u. a. befindet sich im Gelenk auch auf der Aussenseite der Epidermiswand eine rinnenförmige, von der Cuticula ausgekleidete Vertiefung, welche der von innen vorspringenden ungefähr entspricht. Dieselbe erscheint zuweilen als eine scharfe Falte, mit nach innen gerichtetem spitzen Winkel, häufiger jedoch als muldenförmige Einsenkung,

welche durch alle Abstufungen der Verflachung in die ebene Epidermis übergeht. Hieran schliessen sich gewissermassen auch die Spaltöffnungen von *Aloë soccotrina* und *nigricans*, *Templetonia glauca* (Zweige), *Allium altaicum* und *Cepa* (Fig. 10), *Pimelea decussata*, *Fusonia hakeaeformis* (Fig. 5), welche jedoch in Folge der vertieften Lage der Schliesszellen und der aussergewöhnlichen Dicke der Epidermis-Aussenwand ein merklich abweichendes Bild gewähren. Die Schliesszellen sind gleichsam aufgehängt an den Rändern der Spalte oder der rundlichen Öffnung, welche die Aussenwand der Epidermis durchsetzt, und zwar mittelst zarter Membranlamellen, welche zu den benachbarten, rechts und links an die Spaltöffnung grenzenden Zellen der Epidermis gehören. Eine ähnliche Aufhängung beobachtet man auch bei manchen „eingesenkten“ Spaltöffnungen, d. h. bei solchen, wo auch die Mittelpunkte der Schliesszellen im Vergleich mit denjenigen der benachbarten vertieft liegen, so z. B. bei *Dioon edule*, *Cycas revoluta*, *Makrozamia cylindrica* (Fig. 13) *Araucaria brasiliensis*, *Pinus Laricio* (Fig. 12) etc.

Weitere beachtenswerthe Formen, die sich theils an *Allium* und *Templetonia*, theils den bezeichneten Gymnospermen anreihen, bieten *Laurus nobilis* u. *Camphora*, *Olea europaea*, *Accacia acinacea* und *leprosa* (Fig. 3), *Viminaria denudata* — sämtlich Pflanzen, deren Schliesszellen wirklich oder scheinbar kleiner sind als die benachbarten Epidermiszellen und in Folge dessen etwas vertieft zu liegen scheinen, obschon ihre Mittelpunkte, wie bei *Allium* und *Aloë*, mit denen der Epidermiszellen in gleichem Niveau liegen. Die Übereinstimmung mit den Gymnospermen bezieht sich also nur auf die Art der Aufhängung, nicht auf die vertiefte Lage.

Es mag noch besonders betont werden, dass in allen Fällen, wo die dicke Aussenwand der Epidermis über den Schliesszellen unterbrochen ist, sei es in Form einer länglichen Spalte, wie bei *Allium*, oder in derjenigen eines vertieften Trichters, wie bei *Hakea*, *Pinus* etc., die dickwandigen Ränder solcher Unterbrechungen als durchaus starre Gebilde zu betrachten sind, die sich weder näher rücken, noch von einander entfernen können. Die Bewegung des Öffnens und Schliessens der Spaltöffnungen wird also einzig und allein durch die im Vorhergehenden erwähnte gelenkartige Verbindung ermöglicht, sofern nicht etwa anderweitige Formänderungen der Schliesszellen, die keine Horizontalbewegung

voraussetzen, sich innerhalb gewisser Grenzen als ausreichend erweisen.

Eine zweite Eigenthümlichkeit, welche für den Bau der Spaltöffnungen ebenso charakteristisch ist, liegt darin, dass der diosmotische Verkehr zwischen Schliesszellen und benachbarten Epidermiszellen durch die Zartheit der trennenden Wand oder doch eines Theiles derselben erleichtert wird. Bei mechanisch schwach gebauten Schliesszellen ist diese Wand in ihrer ganzen Ausdehnung dünn und leicht permeabel; bei den stärkern ist es wenigstens ein Längsstreifen auf der Rückenseite der Zelle. Selbst wenn das Lumen der Schliesszellen im Querschnitt nur noch als enge Spalte erscheint, grenzt der Aussenrand dieser Spalte an die bezeichnete, oft überaus zarte Membranlamelle (Fig. 1, 2, 4, 8 u. a.). Man darf getrost behaupten, dass alle Abbildungen der Lehrbücher und Originalabhandlungen, welche diese verdünnte Stelle nicht zeigen (was häufig genug vorkommt), in diesem Punkte unrichtig sind.

In einzelnen Fällen weist auch die chemische Beschaffenheit der Wand an dieser verdünnten Stelle auf ihre Bedeutung für den Säfteverkehr hin. So ist z. B. bei *Makrozamia cylindrica* (Fig. 13) die stark verdickte Wand der Schliesszellen in ihrem ganzen Umfange cuticularisirt; nur diese eine Stelle (bei *i* in unserer Figur), welche die Aufnahme und Abgabe von Wasser ermöglicht, besteht aus gewöhnlicher Cellulose und wird dem entsprechend von concentrirter Schwefelsäure gelöst. Ähnlich verhalten sich auch *Pinus Laricio* und wie es scheint auch die übrigen *Pinus*-Arten (so z. B. *P. Pinaster*, *P. Pumilio*, *P. palustris* Ait.) und manche andern Coniferen. Auch hier ist die Membran der Schliesszellen bis auf die fraglichen Verbindungsstreifen cuticularisirt. Der Streifen selbst gewährt bei *Pinus* auf Querschnittsansichten ungefähr das Bild eines grossen Porus (Fig. 12 bei *i*); man überzeugt sich jedoch bei genauerer Untersuchung, dass der vermeintliche Porenraum mit einer das Licht schwach brechenden Cellulose ausgefüllt ist, welche in Jod und Schwefelsäure bläuliche Färbung annimmt. Andere der untersuchten Coniferen dagegen, wie z. B. *Podocarpus salicifolia*, zeigten bei etwas abweichenden Umrisslinien die normale Verdünnung der Membran, die übrigens auch hier nur an dieser verdünnten Stelle nicht cuticularisirt ist.

Ebenso constant, wie auf der Rückenseite, zeigt die Wandung der Schliesszellen auch auf der Bauchseite, wo sie die eigentliche Spalte begrenzt, eine dünne Stelle, die sich freilich in vielen Fällen auf einen äusserst schmalen Streifen reducirt. So oft nämlich das Lumen der Schliesszellen sehr verengt ist, erreicht diese Verengung auf der Spaltenseite einen höhern Grad als auf der entgegengesetzten, und nicht selten bilden hier die inneren Grenzflächen der Membran geradezu eine scharfe Kante (Fig. 4, 11, 17, 18). Das Lumen hat alsdann im ganzen mittleren Theil die Form einer Messerklinge. Aber auch abgesehen von diesen kleinen Eigenthümlichkeiten, unterscheidet sich die verdünnte Membranstelle auf der Spalten- oder Bauchseite in einem wesentlichen Punkt von derjenigen auf der Rückenseite. Wenn nämlich die Cuticula, wie es öfter vorkommt, nicht bloss den Vorhof auskleidet, sondern auch die Bauchwand der Schliesszellen bis zur Athemhöhle überzieht, dann zeigt dieselbe auch an der fraglichen verdünnten Stelle keine Unterbrechung. Hier steht also offenbar die Zartheit der Membran nicht etwa mit einem auf diese Stelle angewiesenen Säfteverkehr in Beziehung, weil ein solcher die theilweise oder gänzliche Verkorkung ausschliessen würde; auch lässt sich ein derartiger Verkehr zwischen den Schliesszellen und der luftführenden Spalte von vornherein nicht erwarten. Der betreffende Membranstreifen kann also nur eine mechanische Bedeutung haben, und es soll später gezeigt werden, in welcher Weise derselbe bei den Bewegungen der Schliesszellen betheiligt ist.

Ob die spaltenförmig verengten Lumina der Schliesszellen in eine mit der Epidermis parallele Ebene fallen oder aber gegen dieselbe geneigt sind, ist offenbar von untergeordneter Bedeutung und mag hier unberücksichtigt bleiben. Für die im Vorhergehenden angedeuteten Gesichtspunkte ist diese Neigung irrelevant.

Weniger leicht lässt sich die eigenthümliche Verdickung der Schliesszellmembranen kurz characterisiren; denn das Gemeinsame der hierher gehörigen Vorkommnisse liegt in der That fast nur im Vorhandensein irgend welcher Verdickungsleisten, während Form, Stärke und Anordnung derselben mannigfach variiren.

Die gewöhnliche Form, welche namentlich bei Mono- und Dicotylen mit mechanisch schwach gebauter Epidermis ungemein

häufig vorkommt, ist die in Fig. 6, 9, 11 dargestellte. Die Verdickungsleisten liegen hier auf der Bauchseite der Schliesszellen und erscheinen in der Querschnittsansicht als drei- oder viereckige Massen mit den bekannten vorspringenden Hörnchen. Mit Rücksicht auf eine durch das Centrum der Schliesszelle und rechtwinklig zur Blattfläche gelegte Ebene nehmen sie eine entschieden asymmetrische Lage ein; sie entsprechen mehr oder weniger den Kanten der Fugenfläche, deren Widerstandsfähigkeit gegen Zug sie natürlich bedeutend verstärken. Unter den Formveränderungen, welche die Erhöhung des Turgors hervorruft, wird dementsprechend eine stärkere Verlängerung der dünnwandigen Rückenseite und eine dadurch bedingte Krümmung der Schliesszellen am augenfälligsten hervortreten. Diese Wirkung ist zugleich, wie ich in der Folge noch näher darlegen werde, eine der mechanisch wichtigsten, weil in vielen Fällen hauptsächlich, in manchen ausschliesslich darauf die Erweiterung der Spalte beruht.

Neben dieser gewöhnlichsten Form, welche grosslumige Schliesszellen und eine zarte Rückenwand voraussetzt, kommt aber auch eine zweite nicht gerade selten vor, welche gewissermassen das entgegengesetzte Extrem darstellt. Sie findet sich namentlich bei manchen derben Phyllodien und immergrünen Blättern, hin und wieder auch bei Glumaceen, und ist ausgezeichnet durch spaltenförmig verengte Lumina der Schliesszellen und durch halbeylindrische, zuweilen mit mächtigen Cuticularleisten ausgestattete Verdickungsstreifen, deren Schwerpunkte annähernd in die vorhin erwähnte Medianebene fallen (Fig. 3, 16 a, 18). So z. B. bei den ältern Phyllodien von *Acacia leprosa*, *farinosa* und *acinacea*, den Blättern von *Melaleuca uncinata*, *Hakea suaveolens*, *Carex hirta*.

Dieser nahezu symmetrischen Formverhältnisse wegen ist hier eine Krümmung der Zellen als Folge stärkerer Längenausdehnung der Rückenseite bei gesteigertem Turgor entweder vollständig ausgeschlossen oder doch sehr erschwert. Die Beweglichkeit solcher Spaltöffnungszellen scheint denn auch thatsächlich eine erheblich geringere zu sein als im Jugendzustande, da das Lumen noch deutlich keilförmig war (vgl. Fig. 3 mit Fig. 2). Mechanisch betrachtet, kann indess eine Krümmung immer noch zu Stande kommen; sie kann bedingt sein durch das Verlängerungsbestreben der Schliesszellen, beziehungsweise durch den Gegendruck der ober- und unterseits angrenzenden Epidermiswände auf die meist sehr

erweiterten Enden jener Zellen, wobei die letzteren in ihrem mittleren Theil nach Art einer überlasteten Säule seitlich ausbiegen würden. Eine solche Ausbiegung wird aber selbstverständlich nur dann in einer bestimmten Ebene stattfinden, wenn die Säule schon im spannungslosen Zustande eine gleichsinnige Krümmung zeigt, oder genauer ausgedrückt: wenn die Schwerpunkte der successiven Querschnitte in einer Curve liegen, welche in die genannte Ebene fällt. Diese Bedingung erfüllen die Schliesszellen theils durch die Dickenzunahme nach der Mitte hin, theils durch die Einschaltung jener Zwischenräume, welche als Vor- und Hinterhof beschrieben werden.

Zwischen diesen beiden extremen Formen finden sich nun die mannigfachsten Übergänge, auf deren Beschreibung ich indessen verzichte, da sie für das Verständniss des Spaltöffnungsapparates nichts wesentlich Neues bieten würde. Man braucht nur in Gedanken das grosse rundliche Lumen der ersten Reihe (Fig. 6) in die Birnen- oder Keilform (Fig. 5) überzuführen, dann allmählig bis zur schmalen Spalte sich verengern zu lassen, um die hier in Betracht kommenden Zwischenformen zu construiren. Die Verdickungsleisten gewinnen hierbei ganz von selbst an Masse und nähern sich gleichzeitig der Mittellinie, wobei der dünnwandige Membranstreifen der Bauchseite schon früh, die zarte Rückenwand dagegen erst zuletzt auf das Minimum der Breite reducirt wird. Als Beispiele solcher Übergangsformen, die sich aber schon mehr dem kleinlumigen Extrem nähern, erwähne ich die Spaltöffnungen von *Eriophorum alpinum* (Fig. 8), *Scirpus natalensis*, *Heleocharis palustris*, *Camellia japonica*, *Prunus Laurocerasus* (Fig. 1 u. 16), *Laurus nobilis*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*, *Westringia longifolia*, *Templetonia glauca* (Fig. 17), *Viminaria denudata*.

Bei manchen der genannten Pflanzen ist übrigens der periphere Theil des Spaltöffnungsapparates, d. h. der ganze Vorhof nebst den Cuticularleisten in Folge der starken Verdickung der Epidermis-Aussenwand und der bloss charnierartigen Beweglichkeit des Gelenkes ein nahezu absolut starres Gebilde, welches beim Öffnen und Schliessen der Centralspalte, wie schon oben angedeutet wurde, gänzlich unbetheiligt ist. Hier sind es also nur die dem Blattinnern zugekehrten Verdickungsleisten, welche einer Krümmung fähig sind; der Vorhof behält im geschlossenen wie im geöffneten Zustande seine constante Form und Grösse; in der

Flächenansicht erscheint er gewöhnlich als ein Oval von immer gleicher Breite und Länge, so z. B. bei *Myrtus communis*, *Prunus Laurocerasus* (Fig. 16 c), *Camellia japonica*, *Ilex Aquifolium*, *Calothamnus torulosus* (Fig. 18) etc.

Wie übrigens auch die Abstufungen zwischen den beiden Extremen sich gestalten mögen, soviel ist von vorne herein klar, dass bei den Schliesszellen mit beiderseits zugeschärfem spaltenförmigem Lumen (Fig. 3) jede andere Wirkung des Turgors, als die vom Druck auf das Kopf- und Fussende herrührende, ausgeschlossen ist. Die Analogie führt daher unwillkürlich zu der Vermuthung, dass eben diese Druckwirkung auch in andern nicht extremen Fällen, wo eine stärkere oder schwächere Krümmung schon durch die asymmetrische Lage der Verdickungsleisten bedingt ist, mitspielen könnte. Und wenn dies der Fall, dürfte sich der Antheil, den die beiden mechanisch wohl zu unterscheidenden Factoren an dem schliesslichen Effect haben, auch an günstigen Objecten nur selten genau bestimmen lassen. Wir werden uns also mit dem Nachweis begnügen müssen, dass entschieden grosslumige Schliesszellen solchen Druckwirkungen auf die beiden Enden in der Regel nicht ausgesetzt sind.

Den Längsverlauf der Verdickungsleisten betreffend, so ergibt sowohl die Combination der Querschnitte, als die directe Beobachtung radialer Längsschnitte, dass dieselben sich gegen die beiden Enden hin verlieren. Die Enden selbst sind also dünnwandig, überdies in vielen Fällen beträchtlich erweitert, zumal in der Richtung senkrecht zur Blattfläche. Bei Gramineen und Cyperaceen beträgt z. B. die Höhe der Schliesszellen an den beiden Enden nicht selten das Zwei- bis Dreifache der Medianhöhe. Die Zellen erhalten dadurch auf Längsansichten, wie man sie auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche findet, ein mehr oder weniger hantelförmiges Aussehen (Fig. 16, b und 24), zuweilen verbunden mit einer schwachen Krümmung nach aussen oder innen. Die absolute Stärke der Verdickungsleisten scheint in den meisten Fällen im ganzen mittleren Theil ziemlich constant zu sein (Fig. 16, b), zuweilen jedoch in der Mitte selbst ein Maximum zu erreichen und nach beiden Seiten hin etwas abzunehmen. Über die Art und Weise, wie die Enden der Verdickungsstreifen im erweiterten Theil der Schliesszellen auslaufen, habe ich genauere Untersuchungen deshalb nicht angestellt, weil mir die Bedeutung

der beobachteten Verschiedenheiten bis dahin dunkel geblieben ist. Ich beschränke mich daher auf die Bemerkung, dass die paarweise nebeneinander liegenden Verdickungsstreifen zusammengehöriger Schliesszellen auch da, wo diese letztern anatomisch verbunden sind, gewöhnlich nicht mit einander verschmelzen, sondern durch eine Rinne getrennt sind (Fig. 7), — eine Einrichtung, die ganz unverkennbar auf die Möglichkeit einer schwachen charnierartigen Bewegung hindeutet, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde. Selbst die letzten Ausläufer der Verdickungsleisten (Fig. 20) erscheinen als isolirte Anschwellungen zu beiden Seiten der Mittelwand.

Die erweiterten Enden der Schliesszellen scheinen bei allen fester gebauten Blättern unbeweglich zwischen die angrenzenden Epidermiszellen eingeklebt zu sein. In einzelnen Fällen ergibt sich diese Unbeweglichkeit ohne Weiteres aus den anatomischen Verhältnissen, welche eine merkliche Längenänderung gar nicht gestatten; in andern ist sie wenigstens wahrscheinlich oder doch jedenfalls annähernd vorhanden. Während also das Schliesszellenpaar in der Querrichtung mehr oder weniger augenfällige Dimensionsänderungen einzugehen vermag, erscheint dasselbe an den beiden Enden meist unbeweglich festgehalten, einem Brückenbogen gleich, der sich beiderseits gegen feste Widerlager stemmt.

II.

Im Vorhergehenden glaube ich die wichtigsten anatomischen Thatsachen, soweit sie mit bekannten Formveränderungen der Schliesszellen im Zusammenhang stehen, angedeutet zu haben. Daran würde sich nun naturgemäss die experimentelle Prüfung der Bewegungen reihen, welche thatsächlich beim Öffnen und Schliessen der Spalten stattfinden. Nach dieser Seite sind indess meine Untersuchungen keineswegs abgeschlossen. Namentlich hatte ich bei den Pflanzen mit kleinlumigen Schliesszellen mit Hindernissen zu kämpfen, die ich bis dahin nicht zu beseitigen vermochte. Mag auch die ungünstige Jahreszeit (die Beobachtungen fallen vorzugsweise auf Herbst und Winter) dieses Verhalten theilweise erklären, zumal bei Pflanzen mit ausgeprägt periodischer Vegetation, so belehrte mich doch andererseits die an sonnigen Apirltagen angestellte Vergleichung junger, noch nicht ausgewachsener Blätter und Phyllodien mit ältern, dass jene unter denselben

Bedingungen gesperrt offene, diese geschlossene Stomata zeigen. Die Verkleinerung des Lumens bedingt also mindestens eine relative, in extremen Fällen vielleicht eine absolute Unbeweglichkeit des Spaltöffnungsapparates.

Die folgenden Bemerkungen beziehen sich dementsprechend nur auf das Verhalten dünnwandiger, grosslumiger Schliesszellen und auf die Untersuchungsmethode selbst. Bezüglich der letztern sind als nächstliegende Zielpunkte der Beobachtung zu erwähnen: 1) Form und Dimension des Spaltöffnungsapparates im offenen Zustande, 2) dieselben im geschlossenen Zustande. Aus der Vergleichung beider ergibt sich die beim Öffnen und Schliessen stattfindende Bewegung. Zur Ermittlung der bezeichneten Daten dienen vorzugsweise Querschnitte und Flächenansichten, die letztern je nach Umständen von der Innen- oder Aussenseite genommen. Die Querschnitte gestatten genaue Beobachtungen und Messungen im geschlossenen oder, ganz allgemein ausgedrückt, im spannungslosen Zustande; denn an günstigen Präparaten dieser Art sind die Schliesszellen stets angeschnitten und daher ohne Turgor. Will man dagegen den Spaltöffnungsapparat unversehrt beobachten, so sind die Querschnittsansichten wegen der unvermeidlichen Dicke des Schnittes nicht deutlich genug, um die erforderlichen Messungen auszuführen. Es ist also nothwendig, auf Flächenansichten diejenigen Daten zu gewinnen, welche über die Form- und Grössenverhältnisse im geöffneten oder allgemein im gespannten Zustande Aufschluss geben.

Eine solche Combination der Querschnitts- und Flächenansichten setzt aber eine genaue Kenntniss des anatomischen Baues voraus, weil jede Linie der Flächenansicht mit einer bestimmten Stelle des Querschnitts identificirt werden muss. Welche Theile des Apparates hierbei vorzugsweise in Betracht kommen, mag am besten an einem von den Autoren wiederholt besprochenen Beispiele gezeigt werden.

In Fig. 6, *a* ist der Querschnitt einer Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima* dargestellt und in Fig. 6, *b* die zugehörige Längsansicht. Die punktirten Linien verbinden die sich entsprechenden Stellen der beiden Ansichten. Diese Deutung verträgt sich wohl mit der Beschreibung Mohl's, weicht dagegen in einem wesentlichen Punkte von derjenigen N. J. C. Müller's ab. Müller identificirt nämlich die zwei scharfen Ecken der Verdickungs-

leisten in der Querschnittsansicht (d. h. die Hörnchenspitzen, welche in seinen Figuren mit *e* bezeichnet sind) mit denjenigen Linien der Flächenansicht, welche dem Umriss der Centralspalte am nächsten liegen. Diese Linien entsprechen jedoch thatsächlich der Grenzfläche des Vorhofes (oder Hinterhofes) an der Stelle, wo derselbe auf Querschnitten am breitesten ist, und da der Vorhof von einer deutlichen Cuticula ausgekleidet wird, so erscheint im gleichen Niveau auch die innere, mit der Celluloselamelle verbundene Grenzfläche derselben als eine augenfällige, gewöhnlich etwas gekerbte Umrisslinie. Natürlich verhält sich dieser Umriss beim Öffnen und Schliessen der Centralspalte anders als die Hörnchen des Querschnittes. Während diese bei geschlossener Centralspalte sich berühren oder sogar übereinander greifen, bleibt der Vorhof selbst als luftführender Zwischenraum bestehen; er wird zwar schmaler, verschwindet aber nicht.

Ausser diesen Umrisslinien treten bei *Amaryllis* auch die Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen (*m, m* in Fig. 6) auf Flächenansichten deutlich hervor, und zwar sowohl auf der Innen- wie auf der Aussenseite, überdies selbstverständlich auch die äussern oder Rückencontouren der Schliesszellen. Diese Linien sind sämmtlich so scharf gezeichnet, dass sich die Veränderungen ihrer Abstände beim Öffnen und Schliessen der Spalte durch Messung leicht bestimmen lassen; auch liefern zuweilen die dabei eintretenden relativen Niveauveränderungen erwünschte Anhaltspunkte. Man hat also nur nöthig, an möglichst weit geöffneten Stomata die bezeichneten Messungen vorzunehmen, dann Glycerin zuzusetzen, um den Turgor zu beseitigen, und nach einiger Zeit noch einmal zu messen. Diese letztern Daten müssen mit den an zarten Querschnitten gewonnenen übereinstimmen.

Einige der auf diesem Wege erhaltenen Zahlenwerthe sind nachstehend tabellarisch zusammengestellt. Als „Wandansätze“ sind die vorhin erwähnten Ansatzlinien der rechts und links liegenden Epidermiszellen bezeichnet¹⁾.

¹⁾ Diese Ansatzlinien sind allerdings nicht die Verwachsungslinien selbst, sondern nur die Umrisse der sich bogenförmig einbiegenden Epidermiszellenwand. Und da diese Bogen beim Öffnen des Apparates sich etwas weiter vorschieben als im geschlossenen Zustande, so fällt ihr Abstand bei weit geöffneter Spalte stets etwas zu klein aus.

A. Messungen bei mässig geöffneter Centralspalte.

(Werthe in Mik.)

	Spaltöffnung I.		Spaltöffnung II.		Spaltöffnung III.	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Breite einer Schliesszelle	37	33	38	33	38	33
Vorhofweite	16	7	17	11	13	6
Centralspalte	8	0	3	0	5	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze	40	34	37	32	45	40
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand	19	16	21	18	16	11

B. Messungen bei weit geöffneter Centralspalte.

(Werthe in Mik.)

	Spaltöffnung I.		Spaltöffnung II.		Spaltöffnung III.	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Breite einer Schliesszelle	33	33	38	35	38	39
Vorhofweite	36	10	20	10	26	15
Centralspalte	26	0	13	0	20	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze	53	33	50	36	56	43
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand	20	17	20	17	20	17
Länge der Vorhofspalte	49	61	64	66	73	75

Die Resultate, die sich aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ergeben, lassen sich folgendermassen formuliren.

1) Die Centralspalte erreicht im geöffneten Zustande eine Maximalweite von 10—20 Mik. und darüber. Die Rückenlinie der Schliesszellen ist alsdann stark gewölbt, auch auf Flächenansichten fast halbkreisförmig, die Membran offenbar gespannt. Der Querdurchmesser des Lumens nimmt mit der steigenden Krümmung der Zellen bis zu einer gewissen mittleren Öffnung der Centralspalte merklich zu, dann aber wieder ab; er ist zuletzt nicht grösser, als im geschlossenen Zustande. Dabei fällt jene Zunahme des Querdurchmessers vorzugsweise oder ausschliesslich auf denjenigen Theil der Flächenansicht, welcher zwischen den Linien *m m* (Fig. 6, *b*) und dem äussern Umriss liegt. Es ist mit andern Worten die nicht verdickte Rückenwand, welche sich stärker dehnt und wölbt, während die Verdickungsleisten und der dazwischen liegende Membranstreifen der Bauchseite ihre Projectionsbreite nur wenig vergrössern und auch dies zum Theil nur wegen der stärkern Wölbung der Wand.

2) Die Länge des Spaltöffnungsapparates, von einem Ende der Mittellinie bis zum andern gemessen, erfährt beim Übergang in die Öffnungsstellung keine nennenswerthe Veränderung; nur wölben sich die Lumina zu beiden Seiten der trennenden Wand etwas vor, so dass der Umriss am Berührungspunkt mit der Wand selbst einen einspringenden Winkel bildet. Auf Grund dieses Verhaltens ist daher die Möglichkeit nicht absolut ausgeschlossen, dass die Schliesszellen, weil sie gegen die benachbarten Epidermiszellen drücken, in Folge des Gegendruckes sich krümmen, beziehungsweise stärker krümmen, als dies sonst der Fall sein würde. Wäre dagegen die Erweiterung der Spalte mit einer Verkürzung des Apparates verknüpft, so könnten Druckwirkungen dieser Art nicht angenommen werden.

3) Die Erweiterung der Vorhofspalte, beispielsweise auf 15—20 Mik., ist mit einer merklichen Verkürzung ihres Längsdurchmessers verbunden, welche im Durchschnitt auf mehrere Procent zu veranschlagen ist. Eine nach den Messungen ausgeführte Construction dieser Veränderungen zeigt jedoch, dass die Bogenlängen der Verdickungsleisten, welche die Vorhofspalte umrahmen, mit steigender Krümmung etwas zunehmen. Übrigens wird durch die Erweiterung des Spaltöffnungsapparates der Pa-

rallelismus zwischen jenen Leisten und den Ansatzlinien der benachbarten Epidermiszellen, sowie den äussern Umrisslinien der Schliesszellen nicht gestört. Auch ist die Verschiebungsgrösse der correspondirenden Punkte auf der Aussen- und Innenseite des Apparates ungefähr gleich.

4) In geschlossenem Zustande zeigen die Schliesszellen häufig deutliche Einfaltungen auf der Rückenseite; zuweilen nimmt der ganze Apparat geigenförmige Gestalt an. Dabei betone ich, dass solche Formveränderungen im Leben selbst, z. B. unter dem Einfluss der Dunkelheit stattfinden, dass sie aber auch in ganz übereinstimmender Weise durch wasserentziehende Reagentien (Glycerin u. dgl.) hervorgerufen werden.

5) Der Verschluss der Spaltöffnungen ist ein dreifacher, indem erstlich die Centralpalte verschwindet und ausserdem die scharfen Kanten der 4 Verdickungsleisten, die Hörnchen der Querschnittsansicht, sich paarweise tangiren oder über einander greifen. Aber selbstverständlich können Vor- und Hinterhof, obschon sie vollständig von einander geschieden und nach aussen abgesperrt werden, niemals ganz verschwinden; sie erscheinen auf Flächenansichten stets als luftführende Spalten, welche auch im geschlossenen Zustande noch einen Querdurchmesser von 9—12 Mik. und darüber besitzen¹⁾.

6) Der Winkel, den die Innenflächen der beiden Verdickungsleisten einer Schliesszelle — die Flächen als Ebenen und bis zur Kreuzung verlängert gedacht — mit einander bilden, wird beim Öffnen des Apparates mehr oder weniger verändert, d. h. es findet auf der Bauchseite der Schliesszellmembran eine schwache charnierartige Bewegung um die Mittellinie oder, was dasselbe ist, eine kleine Veränderung der Wandkrümmung in der Querschnittebene statt, welche durch die Zartheit der Membran zwischen den Verdickungsleisten ermöglicht wird. Die verdickten Wandpartieen mit dem zartwandigen Membranstreifen, der sie verbindet, verhalten sich gleichsam wie die beiden Cartons einer Mappe, welche

¹⁾ An welken und krankhaft veränderten Blättern habe ich allerdings hin und wieder Spaltöffnungen ohne Vorhof beobachtet. Allein die Querschnitte belehrten mich, dass hier die Hörnchen der Verdickungsleisten unregelmässig übereinander griffen und dass die Schliesszellen wie zusammengepresst aussahen. Normale Stomata zeigen solche Verhältnisse niemals.

in analoger Weise durch einen biegsamen Streifen von Leder oder Leinwand verbunden sind und in Folge dessen eine ähnliche, freilich viel übergiebigere Bewegung gestatten. Über diese Charnierbewegung der Bauchwand ergaben indess meine Messungen keine ganz übereinstimmenden Ergebnisse; als Regel gilt, dass bei allmäliger Erweiterung der Centralspalte die Krümmung der Bauchwand, im Querschnitt betrachtet, zuerst etwas stärker, dann wieder schwächer und zuletzt — bei einer Öffnung von c. 15 — 20 Mik. — so schwach wird, dass die Centralspalte fast die Breite des Vorhofes erreicht. Durch vergleichende Beobachtungen ist ferner leicht zu constatiren, dass die fraglichen Wölbungs- oder Winkeländerungen bei *Amaryllis* einen viel geringeren Grad erreichen als z. B. bei *Canna*, *Tradescantia*, *Funkia*, *Orchis* und vielen andern Monocotylen. Es darf daher nicht überraschen, wenn ihr Vorhandensein für niedrige Öffnungsgrade oft gar nicht nachweisbar ist.

7) In der Richtung senkrecht zur Blattfläche nimmt der Durchmesser der Schliesszellen beim Übergang in die Offenstellung jedenfalls nicht ab; auch bei wenig geöffneter Spalte ergaben die Messungen an Längsschnitten, welche rechtwinklig zur Blattfläche geführt waren, entweder eine schwache Zunahme oder keine merkliche Veränderung. Zu demselben Resultat führte auch die mikrometrische Bestimmung der Tubusverschiebung, welche nothwendig ist, um bei Flächenansichten abwechselnd auf die Linien der Aussenwände (Vorhofspalte, äussere Wandansätze der Epidermiszellen) und der Innenwände (Hinterhofspalte, innere Wandansätze) einzustellen. Erst von dem Augenblicke an, wo bei steigender Turgescenz die Breite der Schliesszellen wieder abnimmt, scheint eine merkliche Zunahme der fraglichen Niveaudifferenz Regel zu sein, und wenn die Centralspalte eine Maximalweite von c. 20 Mik. und darüber erreicht hat, mag diese Zunahme gegen 10 Procent betragen. Auf dieses Stadium allein beziehen sich die Mohl'schen Angaben betreffend die Formveränderung unserer Spaltöffnungen.

Die Schliesszellen verhalten sich demnach wie eine kurze Kautschukröhre, welche durch comprimirt Luft von innen gespannt und zugleich durch irgend eine Kraft gekrümmt wird. Der Luftdruck bedingt hierbei natürlich eine allseitige Erweiterung, die Krümmung dagegen eine Verengung der Röhre in der Richtung

von der convexen nach der concaven Seite, womit dann ebenfalls, wie bei den Schliesszellen, eine entsprechende Ausdehnung in der auf jener rechtwinkligen Richtung verknüpft ist. Der ursprünglich kreisförmige Querschnitt der Röhre wird daher in Folge der Krümmung elliptisch. Diese Vergleichung ist indessen nur ganz im Allgemeinen zutreffend; bezüglich der speziellen Querschnittsveränderungen darf nicht übersehen werden, dass die Rückenwand der Spaltöffnungszellen sich beim Schliessen abplattet, die Bauchwand dagegen um eben so viel stärker vorwölbt. Daher die Gleichheit der Schliesszellenbreite im geschlossenen und im weit geöffneten Zustand.

Schon aus diesen Formveränderungen, namentlich aus der grössern Breite der Schliesszellen im mässig geöffneten Zustande und der stärkern Wölbung ihrer Rückenlinie bei constanter Gesamtlänge des Apparats, geht unzweifelhaft hervor, dass das Volumen des Inhaltes bei offener Spalte grösser ist als bei geschlossener. Es findet also beim Öffnen eine Volumenzunahme statt, und da eine solche nur durch Wasseraufnahme bedingt sein kann, so muss entweder die endosmotische Kraft im Inhalt der Schliesszellen oder der Filtrationswiderstand des Primordialschlauches grösser geworden sein. Ebenso ist klar, dass damit eine Steigerung des hydrostatischen Druckes und in Folge dessen eine entsprechende Zugspannung in der Membran verknüpft sein muss.

Die Spaltöffnungen der frisch abgezogenen Epidermis zeigen überdies an den Stellen, wo die benachbarten Epidermiszellen angeschnitten sind, constant eine weiter geöffnete Spalte und eine stärkere Wölbung der Rückenlinie, als an den übrigen, durch den Schnitt nicht verletzten Stellen. Wenigstens gilt dies für alle geringeren und mittleren Öffnungsgrade. Dieser Unterschied kann nur daher rühren, dass der Gegendruck der unversehrten Epidermiszellen die freie Ausdehnung der Schliesszellen verhindert, so dass letztere nach Beseitigung dieses Gegendruckes eine noch etwas stärkere Krümmung annehmen und überhaupt noch eine kleine Volumenzunahme erfahren. Dieses Verhalten der Schliesszellen beseitigt ausserdem, wenigstens zum Theil, die oben erwähnten Zweifel; es beweist nämlich, dass der Druck der Epidermis auf die Enden der Schliesszellen beim Öffnen des Apparates auf keinen Fall maassgebend ist; denn gerade die Stomata,

welche einen solchen Druck auf das Kopf- und Fussende ausschliessen, öffnen sich am weitesten. Hier verhalten sich also die Schliesszellen nicht etwa wie überlastete Säulen, welche seitlich ausbiegen, sondern im Gegentheil wie freie Säulen, welche ohne alle Belastung durch innere Kräfte gekrümmt werden.

Bezüglich der absoluten Dehnungen, welche der hydrostatische Druck des Zellsaftes verursacht, beschränke ich mich auf folgende approximative Berechnung. Angenommen, die an die Spalte grenzende Hälfte der Schliesszelle, die wegen der Widerstandsfähigkeit der Verdickungsleisten jedenfalls nur kleine Volumänderungen erfährt, bleibe constant; dann kommt also nur die Ausdehnung der nicht verdickten Rückenwand in Betracht, welche die andere Hälfte abgrenzt. Als feste Grenzlinien dienen die Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen. Nach den oben mitgetheilten Messungen nimmt diese von der Spalte abgewendete Hälfte jeder Schliesszelle beim Öffnen des Apparates bis zu einem gewissen mittleren Stadium im Verhältniss von 100:120 an Breite zu. Dies ergibt für die Querschnittsansicht eine Verlängerung der nahezu halbkreisförmigen Rückenwand von ca. 100 auf 112 und eine Flächenzunahme dieses Halbkreises von 100 auf 125. Die Länge der Rückenwand zeigt dagegen auf Flächenansichten eine Zunahme von 100 auf 118, woraus sich für unsere Schliesszellohälfte eine mittlere Verlängerung von ca 9 pCt. und folglich eine Volumenzunahme von 100 auf $\frac{125 \cdot 109}{100 \cdot 100} = 136$, also ungefähr $\frac{1}{3}$ ergibt, was freilich für die ganze Schliesszelle nur etwa $\frac{1}{6}$ ausmacht.

Die Vergleichung der Ausdehnungscoefficienten für die Quer- und Längsrichtung der Rückenwand (12 pCt. und 18 pCt.) bei gleichem hydrostatischen Druck führt ausserdem zu dem Schluss, dass die Cohäsion der Membran in der Längsrichtung erheblich grösser sein muss als in der Querrichtung. Da nämlich der Krümmungsradius der Querschnittsansicht im gespannten Zustande nur ca. 20 Mik., derjenige der Längsansicht dagegen ca. 45—50 Mik. beträgt, so müsste bei gleicher Cohäsion die Ausdehnung in der Längsrichtung ca. $2\frac{1}{2}$ mal so stark sein, als in der Querrichtung, während sie thatsächlich nur das anderthalbfache erreicht¹⁾.

¹⁾ Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop, 2. Aufl. p. 413.

Was nun noch die Grösse des hydrostatischen Druckes selbst betrifft, so steht derselbe natürlich mit den Spannkraften der Membran im Gleichgewicht. Allein es fehlt zur Berechnung der letztern die genaue Kenntniss des Elasticitätsmoduls, und es wäre durchaus ungerechtfertigt, die auf spezifisch mechanische Zellen bezüglichen Daten ohne Weiteres auf die Schliesszellen zu übertragen, da schon die enorme Dehnbarkeit dieser letztern auf einen wesentlich abweichenden molecularen Bau hinweist. Wollte man annehmen, dass zu der oben bezeichneten Dehnung in der Querrichtung doch mindestens eine Zugkraft von 1 Kilo pro Quadratmillimeter Querschnittsfläche erforderlich sei¹⁾, so würde sich hieraus bei einer Membrandicke von 1 Mik., welche bei jungen Zellen ungefähr der Wirklichkeit entspricht, ein hydrostatischer Druck von 5 Atmosphären²⁾, und bei 2 Mik. Membrandicke ein solcher von 10 Atmosphären ergeben. Auf Grund dieser Ziffern lässt sich die Rechnung auch für beliebige andere Voraussetzungen leicht durchführen.

Die Mechanik unserer Spaltöffnungen gestaltet sich nach dem Gesagten sehr einfach. Die Centralspalte ist im spannungslosen Zustande stets geschlossen; ebenso bei mässigem hydrostatischen Druck, so lange die Epidermiszellen demselben das Gleichgewicht

1) Die Annahme einer Tragkraft von 1 Kilo pro $\square^{mm.}$ stützt sich auf eine Reihe von Beobachtungen an dünnwandig-parenchymatischen Gewebestreifen aus dem Mark oder aus der Rinde junger Dicotylenstengel, bei denen die Zellen Längsreihen und die longitudinalen Wände nahezu gerade Linien bilden. Solche Streifen zeigten stets eine sehr beträchtliche Dehnbarkeit, welche im turgorlosen Zustande zwischen c. 12 — 20 Procent variierte. Die Tragkraft betrug beispielsweise bei *Levisticum officinale* (Mark) und *Myrrhis odorata* (Mark) 800 Gramm pro Quadratmillimeter Wandquerschnitt, bei *Mercurialis perennis* 1000 Gramm, bei *Daucus Carota* (ältere Wurzelrinde, in der Querrichtung genommen; Zellen mit schwachen Verdickungen in den Ecken) 3000 Gramm, bei *Helleborus spec.* (älteres Mark des Blattstieles) 2700 — 3000 Gramm.

2) Ist nämlich n die fragliche Zahl der Atmosphären und der Druck einer Atmosphäre auf den Quadratmillimeter = 10 Gramm, der tangential Zug dagegen nach unserer Annahme = 1 Kilo = 1000 Gr. pro $\square^{mm.}$, so hat man für eine cylindrische Zelle bei 0,001 $^{mm.}$ Wanddicke und 0,020 $^{mm.}$ Radius

$$n = \frac{1000 \cdot 0,001}{0,020 \cdot 10} = 5 \text{ Atmosphären.}$$

halten. Ändern sich jetzt die endosmotischen Bedingungen zu Gunsten der Schliesszellen, so steigt hier der Turgor, die Wandungen werden durch den Überdruck gespannt, und jedes Flächenelement dehnt sich begreiflicher Weise um so stärker aus, je geringer der in demselben vorhandene Widerstand. Da nun die auf der Bauchseite der Schliesszellen gelegenen Verdickungsleisten vermöge ihrer grössern Querschnittsfläche einer Dehnung den grössten Widerstand entgegensetzen, so erfährt die ganze Bauchseite nur eine geringe, die schwache Rückenseite eine viel stärkere Verlängerung. Es tritt folglich Krümmung ein. Die einzelne Schliesszelle verhält sich wie ein kurzes Stück einer Kautschukröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist, als auf der andern; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf eine solche Röhre wirken lässt, kommt aus demselben Grunde eine deutliche Krümmung zu Stande.

Diese Krümmung der Schliesszellen ist für das Spiel des Spaltöffnungsapparates entscheidend. Die Breitenzunahme der Zellen, sowie die spätere Breitenabnahme und alle sonstigen Formveränderungen sind dagegen untergeordnet oder gänzlich irrelevant; die meisten derselben sind wohl nur als die unvermeidlichen, aber von der Natur nicht angestrebten Folgen des überall gleich wirkenden Turgors und der dadurch bedingten Krümmung zu betrachten. Man begreift z. B., dass eine allzustarke Krümmung die Form des Querschnittes mehr oder weniger modificiren muss, so dass eine geringe Höhenzunahme der Schliesszellen bei abnehmender Breite nichts Auffallendes hat; denn eine Kautschukröhre verhält sich unter ähnlichen Bedingungen ebenso. Auch ist leicht einzusehen, dass eine Kraft, welche auf alle Punkte der Membran mit derselben Intensität drückt, die Verdickungsleisten mehr oder weniger verschieben muss, gleichviel ob diese Verschiebung direkt wahrnehmbar sei oder nicht. Und in der That zeigen diese Leisten, wie schon oben angedeutet, ausser der Krümmung, die der ganzen Zelle zukommt, noch eine schwache Drehung um ihre Axe, etwa nach Art eines Portemonnaie-Schlusses (wenn man nämlich die beiden rechts und links liegenden Leisten des ganzen Apparates als Paar betrachtet). Ich vermuthete eine Zeit lang, dass diese Drehung beim Öffnen und Schliessen von hervorragender Bedeutung sein könnte, habe mich indessen überzeugt, dass dies bei

Amaryllis nicht der Fall ist: die Krümmung ist zweifellos die Hauptsache¹⁾).

Wie bei *Amaryllis formosissima*, die ich im Vorhergehenden ausschliesslich im Auge hatte, so verhalten sich nun auch die Stomata vieler andern Pflanzen, und zwar nicht bloss aus der Abtheilung der Monocotylen mit grosslumigen Schliesszellen, sondern auch der entsprechenden Dicotylen, selbst die Gefässkryptogamen nicht ganz ausgeschlossen. Ich erwähne als nahestehende Beispiele monocotyler Gewächse namentlich *Funkia ovata*, *Hyacinthus orientalis*, *Allium altaicum* und *Cepa*, *Canna indica*, *Musa rosacea*, *Haemanthus puniceus*, *Griffinia Blumenaviana*, *Tradescantia discolor*.

Die hier zu betonende Übereinstimmung bezieht sich indessen nicht auf alle Einzelheiten, sondern nur auf die wesentlichen Punkte. Als solche sind zu bezeichnen: 1) Form und Lage der Verdickungsleisten; ebenso alle die anatomischen Eigenthümlichkeiten, welche Eingangs als charakteristisch für die grosslumigen Schliesszellen bezeichnet wurden. 2) Vergrösserung des Lumens der Schliesszellen durch Wasseraufnahme und Steigerung der Membranspannung beim Öffnen der Centralspalte, wobei jedoch die Art der Formveränderung nicht inbegriffen ist. 3) Grösste Erweiterung der Spalte, wenn die benachbarten Epidermiszellen verletzt wurden. 4) Geschlossensein der Spalte im spannungslosen Zustande.

Als unwesentlich und variabel oder auch als unbestimmbar betrachte ich dagegen die Formveränderungen der Querschnittsansicht, speziell diejenigen, welche mit der oben erwähnten Torsion der Verdickungsleisten verknüpft sind, also die stärkere oder schwächere Hervorwölbung der Bauchwand bei zunehmender Spannung, ebenso die Dimensionsänderungen in der Richtung senkrecht

¹⁾ Dessenungeachtet mag hier noch speziell hervorgehoben werden, dass die erwähnte Drehung der Verdickungsleisten keineswegs Null ist. Dies lässt sich aus folgendem Verhalten mit Nothwendigkeit folgern. Ein Querschnitt durch diejenige Stelle der Stomata, wo die Schliesszellen bereits anatomisch verbunden, die Verdickungsleisten aber noch durch die Vorhofspalte getrennt sind, gewährt das Bild Fig. 7. Aus Flächenansichten geht nun unzweifelhaft hervor, dass die von den Leisten eingeschlossene Vorhofspalte beim Öffnen des Apparats auch an dieser in Fig. 7 abgebildeten Stelle breiter wird, und da eine Centralspalte hier nicht mehr vorhanden ist, so muss nothwendig eine kleine Drehung der Verdickungsleisten erfolgen. Drehung an den beiden Enden lässt aber auch auf Drehung in der Mitte schliessen.

zur Blattfläche, die gleiche oder ungleiche Bewegungsgrösse der Aussen- und Innenseite (des Vor- und Hinterhofes), den vollständigen oder unvollständigen Verschluss des Vorhofes nach aussen und dgl. Diese Punkte betreffend bemerke ich bloss, dass bei den meisten der vorhin genannten Monocotylen der Spielraum der Bewegung beim Öffnen und Schliessen auf der Innenseite etwas grösser ist als auf der Aussenseite; während dagegen die Wölbung der Bauchwand im geschlossenen Zustande häufig etwas verstärkt erscheint. Auch mag bemerkt werden, dass die Vorhofmündung (Eisodialspalte) sich gewöhnlich nie ganz schliesst, sondern bloss verengert oder erweitert.

Unter den wesentlichen Merkmalen darf das oben unter 4) genannte, nämlich das Geschlossensein der Spalte im spannungslosen Zustande, nicht fehlen; denn es giebt Spaltöffnungen, welche bei sonst übereinstimmendem Bau sich niemals schliessen, weder beim Liegenlassen in Glycerin, Jodlösung, Säuren etc., noch unter dem Einfluss der Dunkelheit. Die Schliesszellen bleiben vielmehr auch im spannungslosen Zustande gekrümmt, die Spalten geöffnet. Doch sind es (abgesehen von den sogenannten Wasserporen) nach meinen bisherigen Beobachtungen bloss Wasserpflanzen: *Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Salvinia natans*, welche in diese ausgezeichnete Kategorie gehören.

Unter den Monocotylen, welche sich mit Rücksicht auf Bau und Mechanik der Spaltöffnungen in den wesentlichen Punkten an *Amaryllis* anschliessen, aber bezüglich der Formveränderungen beim Öffnen und Schliessen ein anderes Extrem darstellen, habe ich namentlich *Tradescantia discolor* (Fig. 11) genauer untersucht. Übrigens geht aus den Beobachtungen Mohl's und N. J. C. Müller's und ebenso aus meinen eigenen gelegentlichen Messungen hervor, dass zahlreiche Liliaceen und Orchideen offenbar ganz ähnliche Abweichungen zeigen. Bei all' diesen Gewächsen bleibt nämlich die Breite der einzelnen Schliesszelle durch alle Stadien hindurch so zu sagen constant oder wird sogar mit der Verengung der Centralspalte etwas grösser, während dagegen die Ausdehnung senkrecht zur Blattfläche mit dem Turgor steigt und fällt. In Folge dieses Verhaltens bleibt auch die Gesamtbreite des von der Fläche gesehenen Spaltöffnungsapparates und die Form der Rückenwand bis zu einem gewissen Öffnungsgrade unverändert, und nur wenn dieser Grad überschritten wird, findet eine stärkere

Krümmung der Rückenwand und somit der ganzen Schliesszelle statt. Die Verengung der Centralspalte geschieht also bei starker Öffnung zum Theil, bei geringer Öffnung ausschliesslich durch das stärkere Hervorwölben der Bauchwand, und diese Formveränderung steht ihrerseits im Zusammenhange mit der bei abnehmendem Turgor erfolgenden Contraction der Schliesszellen in der zur Blattfläche senkrechten Richtung.

Über die Grösse der vorkommenden Krümmungs- und Dimensionsänderungen geben die folgenden Messungen an *Tradescantia discolor* einige Anhaltspunkte. Die beobachteten Stomata hatten sich in Wasser oder Luft weit geöffnet. In diesem Zustande wurden die ersten Messungen ausgeführt. Nach Zusatz von verdünntem Glycerin erfolgte sodann ein langsames Schliessen, wobei die in der zweiten Hauptcolumnne enthaltenen Maassbestimmungen vorgenommen wurden. Die Verkürzung der Rückenwand, die sich hierbei herausstellte, erreichte bei einer Öffnung der Centralspalte von 15 bis 18 Mik. ca. 18 Procent, bei geringerer Amplitude entsprechend weniger.

	Offen		Nach Zusatz von Glycerin	
	In Wasser			
Gesamtbreite d. Spaltöffnung	43 Mik.	40 Mik.	36 Mik.	36 Mik.
Breite einer Schliesszelle .	16 "	16 "	16 "	17 "
Vorhofweite	16 "	13 "	11 "	10 "
Breite der Centralspalte . .	11 "	7 "	1,5 "	0 "

Die Vergleichung der Vorhofweite mit der jedesmaligen Breite der Centralspalte zeigt deutlich, dass die mittleren und letzten Stadien der Schliessbewegung hauptsächlich durch das stärkere Vorschieben der Bauchwand zu Stande kommen. In wieweit hierbei die grössere Dimensionsänderung des Hinterhofes mitspielt, geht aus nachstehenden Messungen an einer andern Spaltöffnung hervor, deren Innenseite nach oben gekehrt war. Die Maasse sind ebenfalls in Mik. angegeben.

	Schliesszellbreite	Hinterhofweite	Centralspalte	Vorhofweite
Offen . . .	20	14½	10	18
Geschlossen .	20	8	0	13

Der Vorhof verschmälerte sich demnach um 5 Mik., der Hinterhof um $6\frac{1}{2}$ Mik., die Centralspalte um 10 Mik. Es findet also thatsächlich eine stärkere Wölbung der Bauchwand statt, wenn die Schliesszellen in den spannungslosen Zustand übergehen; ihre Breite bleibt hierbei unverändert.

Behufs weiterer Vergleichung füge ich nachstehend noch einige Messungen an stärker geöffneten Spaltöffnungen bei, welche im Wesentlichen zu demselben Ergebniss führen.

	Spaltöffnung I.		Spaltöffnung II.	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Gesamtbreite	58 Mik.	42 Mik.	53 Mik.	40 Mik.
Schliesszellbreite	19 "	19 "	18 "	20 "
Vorhofweite	22 "	10 "	24 "	9 "
Centralspalte	19 "	3 "	17 "	0 "

Die Centralspalte verengt sich also wieder erheblich stärker als der Vorhof.

Zur Bestimmung der Contractionsgrösse in der Richtung senkrecht zur Blattfläche wählte ich Flächenansichten offener Spaltöffnungen, die Innenseite wie vorhin nach oben gekehrt. Man sieht an solchen bei höchster Einstellung in aller Schärfe die innern Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen und bei tiefer Einstellung noch ziemlich deutlich die Umriss des Vorhofes an der Stelle, wo er am breitesten ist. Man hat also nur nöthig, die Tubusverschiebung von einem Niveau zum andern sowohl im offenen als im geschlossenen Zustande mikrometrisch zu messen und die gefundene Differenz mit dem Brechungscoefficienten der Beobachtungsflüssigkeit (annähernd $\frac{4}{3}$) zu multipliciren¹⁾, um den wirklichen Abstand der bezeichneten Niveaulinien zu erhalten. Nach dieser Methode ausgeführte Messungen ergaben beispielsweise eine Contraction von 19 auf 14 Mik., in einem andern Falle von 23 auf 17 Mik., also etwa 26 Procent der ursprünglichen Ausdehnung im gespannten Zustande. Da nun diese Contraction der Schliesszellen im Wesentlichen als eine blosse Veränderung der Querschnittsform, gewissermaassen als Abplattung einer Röhre aufzufassen ist, so hätte sie nothwendig eine entsprechende Verbreite-

¹⁾ Vgl. Nägeli und Schwendener, des Mikroskop, 2. Aufl. p. 246.

zung derselben zur Folge, wenn nicht gleichzeitig die Membranen selbst in ihrer Flächenausdehnung sich contrahirten und vielleicht auch die relative Projectionsbreite des Querschnittes eine kleine Änderung erführe. Nur durch das Zusammenwirken solcher entgegengesetzter Factoren wird die Thatsache erklärlich, dass die Breite der Schliesszellen constant oder doch nahezu constant bleibt.

Zwischen den beiden Extremen, den Spaltöffnungen von *Amaryllis* mit schwachen Krümmungsänderungen der Bauchwände und denjenigen von *Tradescantia*, wo diese Ab- und Zunahme der Neigung und Wölbung sehr augenfällig hervortritt, giebt es natürlich die mannigfaltigsten Übergangsstufen. Man begreift, dass die Krümmung und Dehnbarkeit der Rückenwand schon für sich allein einen sehr erheblichen Einfluss auf die Veränderung der Querschnittsform ausüben muss. Die Lage der Bauchwand wird sich also bei wechselndem Turgor in sehr verschiedenem Grade verändern. Absolut constant scheint dieselbe nie zu sein; die Übereinstimmung im anatomischen Bau weist deutlich genug darauf hin, dass eine Bewegung der Verdickungsleisten, zumal der innern, immer vorgesehen ist, wenn sie auch zuweilen nur einen geringen, kaum messbaren Grad erreicht.

Als ein Beispiel aus der Reihe der Dicotylen, durch welches die Formveränderungen der Querschnittsansicht in ein noch klareres Licht gestellt werden, mögen hier noch Messungen an den Spaltöffnungen von *Helleborus* (einer im hiesigen Universitätsgarten cultivirten hybriden Form, deren Spaltöffnungen in Fig. 15, *a* und *b* dargestellt sind) mitgetheilt werden. Die Werthe sind in Mik. angegeben.

	Spaltöffnung I.		Spaltöffnung II.	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Vorhofweite	13	13	19	19
Centralspalte	3	0	3	0
Hinterhofweite	13	8	10	5
Breite einer Schliesszelle	18	19	21	21

Die Niveaudifferenz zwischen den scharf gezeichneten Umrisslinien des Vor- und Hinterhofes betrug im geöffneten Zustande 18 Mik., im geschlossenen nur noch 13 Mik. Aus der Verglei-

chung der Querschnittsansichten offener und geschlossener Spaltöffnungen ergab sich überdies eine sehr augenfällige Veränderung bezüglich der Krümmung und Neigung der Rückenwände. Alle diese Veränderungen sind in Fig. 21 graphisch dargestellt; die ausgezogenen Linien entsprechen dem offenen, die punktirten dem geschlossenen Zustand. Als unbewegliche Horizontale wurde die Queraxe des Vorhofes zwischen den Ecken a und a_1 angenommen.

Das Characteristische der Schliessbewegung liegt hiernach bei *Helleborus* darin, dass die Vorhofweite, wenigstens bei mässigem Druck, constant bleibt, der Hinterhof dagegen nahezu um die doppelte Breite der Centralspalte schmaler wird, während zugleich die Rückenwände der Schliesszellen sich stärker wölben und um ihre äussern Ansatzlinien drehen, wie Flügelthüren um ihre Angeln. Das mechanische Verständniss dieser Bewegungsvorgänge wird nun aber wesentlich erleichtert, wenn wir es versuchen, dieselben durch die Formveränderung des Lumens auszudrücken. Im spannungslosen Zustande stellt nämlich das letztere im Hauptumriss ein ungleichseitiges Dreieck dar; durch Steigerung des hydrostatischen Druckes wird dasselbe grösser und nähert sich einer mehr gleichschenkligen Form, wodurch ein Zurückweichen der Bauchwände und somit das Öffnen der Centralspalte bedingt wird.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich von selbst, dass die Formveränderungen der Schliesszellen in jedem concreten Falle nach Analogie des so eben besprochenen von der Form der Verdickungsleisten und des Lumens, sowie von der Breite und Dehnbarkeit der dünnwandigen Membranstellen abhängig sind. Spaltöffnungen, welche sich beim Schliessen in der Richtung senkrecht zur Oberfläche merklich contrahiren, kommen offenbar sehr häufig vor. Dabei bleibt das Lumen bald symmetrisch und Vor- und Hinterhof erfahren ungefähr dieselben Dimensionsänderungen, oder es wird beim Schliessen unsymmetrisch, womit dann eine stärkere Tangentialbewegung der innern Verdickungsleisten nothwendig verbunden ist. Letzteres ist z. B. der Fall bei *Cyclamen*, wo die Schliesszellen in der zur Oberfläche senkrechten Richtung sich von 14 auf 10 Mik. contrahirten, ebenso bei *Pelargonium zonale*, *Begonia Dregei*, *Vinca rosea* (Fig. 14, *a* u. *b*).

Ist die dünnwandige Membranstelle der Bauchwand nur an jugendlichen Spaltöffnungen von erheblicher Breite, während sie später so zu sagen zur ausdehnungslosen Linie wird, so ist natür-

lich auch die eben erwähnte Beweglichkeit der innern Verdickungsleisten nur im Jugendzustande vorhanden. Eine kleine Differenz zwischen der Innen- und Aussenseite der Spaltöffnungen kann aber trotzdem bestehen bleiben, weil die Aussenseite der Bewegung nicht selten grössere Widerstände entgensetzt.

III.

Nach diesen Darlegungen erübrigt mir noch, die weitere Frage zu erörtern, inwieweit die beschriebenen Spaltöffnungen mit ihren eigenthümlichen Formverhältnissen den Anforderungen einer rationellen Construction entsprechen und welche Bedeutung den einzelnen Theilen zukommt. Diese Frage in ihrem ganzen Umfange befriedigend zu lösen, bin ich ausser Stande; doch mag es immerhin für das Verständniss förderlich sein, wenn ich hier einige Andeutungen gebe, die wenigstens nach einer Seite hin als Lösung gelten mögen.

Was zunächst die Zweizahl der Verdickungsleisten betrifft, so gehört dieselbe nothwendig zum Wölbungsmechanismus der Bauchwand. Die beiden Leisten einer Schliesszelle können nach Früherem mit den festen Cartons einer halbgeöffneten Mappe verglichen werden und der zarte Membranstreifen der Bauchwand mit dem weichen Rückenleder dieser Mappe; der letztere bedingt die Beweglichkeit. Handelt es sich um eine blosser Charnierbewegung, so genügt dieser Anforderung schon ein sehr schmaler Streifen. Beruht dagegen der Öffnungsmechanismus zum Theil auf einer Erweiterung des Hinterhofes bei unveränderlichem Vorhof und auf einer entsprechenden Neigungsänderung der Rückenwände, so muss natürlich auch die Bauchwand dieser Bewegung folgen können, was immerhin eine gewisse Breite des biegsamen Theils voraussetzt, die in diesem Falle auch vorhanden ist. Aber selbst wenn wir von diesen besondern Zwecken gänzlich absehen, so gewährt die Zweizahl auch für die blosser Krümmung der Schliesszellen unzweifelhaft einige Vortheile. Erstens spielt der Mechanismus in Folge der Fixirung zweier Längslinien etwas regelmässiger, weil die Krümmungsebene der Schliesszellen dadurch genauer vorgezeichnet ist, als wenn z. B. nur eine Leiste mitten auf der Bauchwand verlief. Zweitens lässt sich der Verschluss mittelst zarter Membranen, welche mehr oder weniger gegen einander gepresst werden, vollständiger herstellen, als durch relativ starre Gebilde.

Drittens wäre eine angemessene Wandverstärkung auf der Aussen-
seite der Schliesszellen, soweit dieselbe die Fortsetzung der Epi-
dermis-Aussenwand bildet, doch nicht zu umgehen; dies würde
aber der Symmetrie wegen, d. h. wenn die Krümmungsebene nicht
verschoben werden soll, auch eine entsprechende Verdickung der
Innenseite voraussetzen, womit also wiederum zwei symmetrische
Verstärkungen gegeben wären.

Ebenso ist die Thatsache, dass die Verdickungsleisten im gan-
zen mittleren Theil ungefähr gleich stark sind und erst gegen die
Enden zu schwächer werden, als zweckmässige Anpassung zu be-
trachten. Denn diese Leisten werden durch den Seitendruck in
ähnlicher Weise gekrümmt, wie eine aus zwei zusammengelötheten
Metallstreifen bestehende Feder (Metallthermometer) und sollen
daher nicht etwa nach Art eines Armbrustbogens „Träger von
gleichem Widerstande“ sein. Dass ihre schwächeren Enden, wie
Fig. 7 u. 20 zeigt, vollständig getrennt auslaufen, statt zu einer
einzigsten Masse zu verschmelzen, hängt offenbar mit den oben er-
wähnten Drehbewegungen beim Öffnen und Schliessen zusammen;
ohne diese Einrichtung würden solche Drehungen eine bedeutend
grössere Kraft erfordern.

Bezüglich der Spaltöffnungen, deren innere Verdickungsleisten
bei zunehmendem Turgor weiter auseinander rücken, deren Hinter-
hof also enger wird, ohne dass der Vorhof eine Änderung erfährt
(wie dies für *Helleborus* constatirt wurde), so beruht diese Wirkung
wesentlich auf der Querschnittsform des Lumens, welches im span-
nungslosen Zustande ein ungleichseitiges Dreieck darstellt und in
Folge der Spannung diese Ungleichheiten zu beseitigen strebt;
aber es ist klar, dass der Übergang in ein mehr gleichschen-
kliges Dreieck, beziehungsweise in die symmetrische Glockenform
(Fig. 15, b) nur möglich wird durch den weitem Umstand, dass
auch die zarte Bauchwand eine erhebliche Breite besitzt und sich
demgemäss gleichsinnig mit der Rückenwand bewegen kann. Ein
blosses Charniergelenk würde hier offenbar, wie schon oben ange-
deutet, dem Zwecke nicht entsprechen.

So ist denn gerade bei solchen Spaltöffnungen Alles darauf be-
rechnet, durch Steigerung des hydrostatischen Druckes in den
Schliesszellen zwei wesentlich verschiedene Wirkungen zu erzielen.
Erstens bedingt die einseitig genäherte Lage der Verdickungsleisten
Krümmung der Schliesszellen; zweitens hat der Übergang von der

unsymmetrischen Querschnittsform des Lumens in die symmetrische die Erweiterung des Hinterhofes und somit, auch ohne die Krümmung, das Öffnen der Centralspalte zur Folge. Die Veränderung der Querschnittsform und die damit verbundene Biegung der zwei innern Verdickungsleisten erfordert einen geringeren, die Krümmung der Schliesszellen selbst einen um so grösseren Kraftaufwand, je stärker die Wandverdickungen und je weniger die anstossenden Epidermis-Aussenwände zum Nachgeben eingerichtet sind. Es giebt Fälle genug, wo der Vorhof von einem nur wenig beweglichen oder fast absolut starren Wall umschlossen wird; dann hat die Natur dafür Sorge getragen, dass die Querschnittsveränderung allein einen hinlänglichen Ausschlag giebt.

Um diese Wirkung des hydrostatischen Druckes auf die Querschnittsform der Schliesszellen experimentell zu veranschaulichen und zugleich zu zeigen, dass die Beweglichkeit der Bauchwand wie der Rückenwand eine Nothwendigkeit ist, mag man sich einer kurzen, aus luft- und wasserdichtem Stoff hergestellten Röhre bedienen, deren Wandung mit zwei Holzschienen *ab* und *cd* (Fig. 22) in der angedeuteten Weise fest verbunden ist. Eine passend angebrachte, nicht zu starke Feder diene zur Herstellung der asymmetrischen Querschnittsform, welche in unserer Figur ungefähr dem Lumen einer Schliesszelle entspricht. Die Enden der Röhre seien in der Art verschlossen, dass einer Formveränderung des Querschnitts dadurch kein Widerstand erwächst, das eine Ende überdies mit einer Öffnung zum Hineinpressen von Luft oder Wasser versehen. Man wird alsdann leicht beobachten können, wie der von innen wirkende Druck die Kraft der Feder überwindet und bei hinreichender Intensität die vollständige Symmetrie der Querschnittsform herstellt, wobei die Schiene *cd* in die Stellung *c₁ d₁* übergeht¹⁾.

Endlich mag auch darin eine zweckmässige Einrichtung erkannt werden, dass die Wandverdickungen der Schliesszellen mit zunehmendem Alter, zumal bei mehrjähriger Dauer der Blätter, zuweilen so stark werden, dass dadurch das Öffnen des Apparates

¹⁾ Ich besitze einen solchen Apparat, der mir von Warmbrunn und Quilitz in Berlin nach Vorschrift geliefert wurde. Für Diejenigen, welche mechanische Fragen dieser Art auf mathematischem Wege zu lösen gewohnt sind, ist natürlich das Experiment überflüssig.

sehr erschwert, zuletzt unmöglich wird. Ja ich habe an *Prunus Laurocerasus* und *Camellia japonica* wiederholt beobachtet, dass an ältern Blättern sogar die Athemböhlen durch eine der Thyllenbildung ähnliche Sprossung, die von den benachbarten Parenchymzellen ausgeht, vollständig verstopft werden (Fig. 16, a). In solchen Fällen kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Function der Spaltöffnungen eine zeitlich begrenzte ist.

Soweit es sich also um den blossen Krümmungs- und Öffnungsmechanismus handelt, lassen sich die der Construction zu Grunde liegenden Principien mit ziemlicher Sicherheit übersehen. Allein völlig unerklärt bleibt hierbei die eigenthümliche Querschnittsform der Verdickungsleisten, ich meine speziell die vorspringenden, rinnenförmig gebogenen Kanten derselben, die Hörnchen des Querschnitts. Dass der nächstliegende Zweck dieser räthselhaften Formen in der Herstellung von Hohlräumen, des Vor- und Hinterhofes, liegt, welche auch im geschlossenen Zustande Luft führen, ist wohl nicht zu bezweifeln; aber wozu diese Luft? Ich unterlasse es, hierüber Vermuthungen auszusprechen, weil ich sie doch nicht hinlänglich zu begründen vermöchte, erlaube mir aber, auf eine beachtenswerthe anatomische Thatsache hinzuweisen. Nach Untersuchungen, welche Herr Dr. A. Tschirch in meinem Institut ausgeführt hat, giebt es alle denkbaren Übergänge zwischen dem kleinen, verschliessbaren Vorhofe von *Amaryllis* und dem sehr viel grössern, nicht verschliessbaren von *Calothamnus torulosus* (Fig. 18) und andern ähnlichen Formen (s. *Linnaea*, neue Folge, IX p. 139). Diese grössern Vorhöfe stimmen oft auffallend mit den ebenfalls unveränderlichen Vertiefungen überein, wie sie bei manchen andern Pflanzen, z. B. den Coniferen, oberhalb der eingesenkten Schliesszellen von der Epidermis gebildet werden. Die Centralpalte der Stomata mündet also hier wie dort in einen grubenartigen, mit ruhiger Luft erfüllten Vorraum, welcher bald von den Verdickungsleisten, bald von den benachbarten Epidermiszellen wallartig umschlossen wird; im ersten Fall bezeichnet man diesen luftführenden Raum als Vorhof, im zweiten als vordere Athemböhle. Die physiologische Bedeutung ist aber offenbar in beiden Fällen dieselbe, wie denn auch die Umrissformen in einander übergehen.

IV.

Fragen wir endlich nach den äussern Agentien, welche auf den Turgor der Schliesszellen Einfluss üben, so können an der lebenden, normal vegetirenden Pflanze eigentlich bloss Licht und Wärme in Betracht kommen; das Wasser gehört nicht dazu. Denn einerseits sind alle Erscheinungen, welche an der frisch abgezogenen Epidermis unter Wasser eintreten, offenbar nur künstlich hervorgerufen und kommen im Leben nicht vor; andererseits gehört eine allzurache Wasserabgabe durch Verdunstung und das dadurch bedingte Welken der Blätter nicht zu den Bedingungen normaler Vegetation; auch ist die dadurch hervorgerufene Wirkung von derjenigen eines beliebigen wasserentziehenden Mittels nicht verschieden. Und was die elektrischen Schläge anbelangt, so wissen wir ja, dass sie auf das Plasma lebender Zellen störend und bei hinreichender Intensität tödtlich wirken. Es kann uns also nicht auffallen, dass auch die Spaltöffnungszellen, wie Müller gezeigt hat, unter dem Einfluss kräftiger Inductionsschläge ihren Turgor verlieren und in Folge dessen sich schliessen, wenn sie vorher geöffnet waren.

Um den Einfluss des Lichtes kennen zu lernen, liess ich eine kräftige Pflanze von *Amaryllis formosissima* etwa 1—2 Stunden am Fenster stehen, wo sie direct von der Sonne beschienen wurde, und brachte dann ein kleines Stück der Blattepidermis so rasch als möglich unter's Mikroskop. Die Stomata waren unter diesen Umständen stets geöffnet, am weitesten immer diejenigen, welche an angeschnittene Epidermiszellen grenzten und sich folglich ungehemmt ausdehnen konnten; denn alle übrigen standen unter dem Gegendruck der Epidermiszellen, der natürlich an der lebenden Pflanze immer vorhanden ist.

Für die Beobachtung selbst sind einige Vorsichtsmaassregeln empfehlenswerth, welche den Zweck haben, nachträgliche Veränderungen zu verhüten. Legt man nämlich die zu untersuchenden Flächenschnitte in Wasser, so dringt dasselbe durch die zarten Innenwände der Epidermis, sofern es dieselben direct berührt, rasch ein und bedingt hier eine Steigerung der Turgescenz, in Folge welcher die bis dahin noch unverändert gebliebenen Schliesszellen zusammengedrückt und die Stomata geschlossen werden. Es ist das die bereits erwähnte, schon von Mohl beobachtete Erscheinung, die aber für das Leben der Pflanze ohne alle Bedeutung

ist. Um nun diese rasche Endosmose zu verhüten, bringt man die Schnitte besser in Oel oder beobachtet dieselben trocken unter Deckglas. Sobald übrigens die grünen Zellen mit angeschnitten sind, bleibt das Präparat auch im Wasser eine Zeit lang unverändert.

Andererseits ist leicht zu constatiren, dass die Spaltöffnungen von Pflanzen, welche einige Zeit (beispielsweise 2—3 Stunden) im Dunkeln gestanden hatten, ausnahmslos geschlossen sind. Dieselbe Wirkung bringt auch eine plötzliche Abnahme der Beleuchtungsintensität hervor. So zeigte z. B. eine Pflanze, die längere Zeit am Fenster im directen Sonnenlicht vegetirt und hier ihre Stomata geöffnet hatte, dann aber in demselben Zimmer dem gewöhnlichen Tageslicht ausgesetzt wurde, schon nach einer halben Stunde geschlossene Spaltöffnungen. Übrigens lag es nicht in meiner Absicht, den Einfluss verschiedenartiger Lichtabstufungen näher zu untersuchen; es genügte mir, nur ganz im Allgemeinen zu wissen, dass das Licht die Stomata öffnet, die absolute oder auch nur relative Dunkelheit dagegen dieselben schliesst.

Ähnlich soll nach N. J. C. Müller auch die Wärme wirken; doch kann ich seine Angaben nach den wenigen, aber wie ich glaube entscheidenden Beobachtungen, die ich hierüber anstellte, nicht bestätigen. Bringt man eine Pflanze, deren Spaltöffnungen sich in einem dunkeln, wasserdunstgesättigten Raum bei 15—17° C. geschlossen hatten, in einen ähnlichen Raum von c. 27—30° C., so bleiben die Spaltöffnungen trotz der plötzlichen Temperaturerhöhung selbst nach stundenlanger Einwirkung geschlossen; ebenso bei einer Steigerung der Temperatur von 10° auf 20° C. Dasselbe Resultat lieferten auch untergetauchte Blätter, welche aus kaltem in wärmeres Wasser gebracht wurden. Ich folgere hieraus, dass die Wärme für sich allein innerhalb der gewöhnlichen Temperaturschwankungen ein Öffnen der Spalte nicht bewirkt. Dagegen bezweifle ich keineswegs, dass eine plötzliche Abkühlung auf Null den Turgor der Schliesszellen vermindert und somit die Centralspalte verengt, während umgekehrt das Eintauchen der so behandelten Blätter in warmes Wasser den Turgor wieder erhöht.

Es bleibt mir jetzt zum Schluss noch übrig, die Angaben früherer Autoren, soweit sie mit meiner Darstellung im Widerspruch stehen, kurz zu berühren. Was Mohl¹⁾ über den Mecha-

¹⁾ Bot. Zeitg. 1856.

nismus der Spaltöffnungszellen mitgetheilt hat, findet sich im Vorhergehenden im Wesentlichen bestätigt. Namentlich ist die Wirkung des Wassers und des Lichtes in durchaus übereinstimmender Weise dargestellt. In einem Punkte jedoch, und zwar gerade in demjenigen, welcher die empirische Basis der oben mitgetheilten Berechnungen bildet, bedürfen die Ergebnisse der Mohl'schen Beobachtungen einer kleinen Correctur. Mohl giebt nämlich an, dass auch bei *Amaryllis* die Schliesszellen beim Öffnen des Apparates ihren Querdurchmesser verkleinern und folgert mit Recht daraus, dass sie sich dafür in der zur Blattfläche senkrechten Richtung erweitern; gemessen wurde diese Erweiterung nicht. Dagegen haben meine Beobachtungen stets ergeben, dass die Schliesszellen beim Öffnen der Spalte zuerst breiter werden, als sie vorher waren, und sich erst später wieder verschmälern; ihr schliesslicher Querdurchmesser ist bei weit geöffneter Spalte ungefähr dem ursprünglichen gleich. Von diesen entgegengesetzten Dimensionsänderungen der Schliesszellen ist die Breitenzunahme, wie schon oben angedeutet, im Hinblick auf den nahezu kreisförmigen Querschnitt des Lumens eine natürliche Folge des steigenden hydrostatischen Druckes; die später eintretende Verschmälerung dagegen wird durch ähnliche Kräfte herbeigeführt, wie sie beim Biegen von Röhren zur Wirkung kommen, wenn der kreisförmige Querschnitt derselben in einen elliptischen übergeht.

Ferner hat N. J. C. Müller in seiner wiederholt citirten Abhandlung zum Theil wesentlich abweichende Ergebnisse erhalten, die mir zu einigen Bemerkungen Veranlassung geben. Nach Müller, der sich allerdings nicht immer sehr klar ausdrückt, ist die Öffnungsstellung die normale Stellung des Apparates und das Geschlossensein desselben die Reizstellung. „Die gekrümmten cuticularisirten Membranplatten sind mit zwei federnden Spiralen zu vergleichen, welche durch Verbrauch von Kraft zusammengedrückt sind.“¹⁾ Man kann nun freilich über den Sinn dieser Stellen im Zweifel sein; allein es wird p. 93 und 94 ausdrücklich gesagt, dass der Spalt sich bei Wasser- und Wärmezufuhr immer schliessen würde, wenn nicht die freie Aussenfläche der Schliesszellmembran cuticularisirt wäre. Die einseitige Cuticula wäre also hiernach die Ursache oder doch jedenfalls eine der Ursachen der Öffnungsstel-

¹⁾ Müller, l. c. p. 116.

lung (p. 94 oben). Das geht nun aber aus den Müller'schen Experimenten keineswegs hervor; wir wissen überhaupt nicht, wie die Cuticula sich bezüglich ihrer Elasticitätsverhältnisse zur Cellulose verhält, und die beobachteten Quellungserscheinungen bieten für unsere Frage keinerlei Anhaltspunkte. Thatsache aber bleibt, dass die in Rede stehenden Stomata nach Beseitigung des hydrostatischen Druckes durch Glycerin oder durch Tödtung der Zellen stets geschlossen sind, ebenso nach Verletzung der Schliesszellen durch den Schnitt. Darin stimmen meine Beobachtungen mit den Mohl'schen vollkommen überein; sie zeigen zugleich klar, dass nicht der Wassergehalt der Wandung, sondern nur derjenige des Lumens den Ausschlag giebt. Das Öffnen der Spalte kann also nur durch Spannung der Membranen — und zwar auch der nichtcuticularisirten — bedingt sein, und dass eine solche im geöffneten Zustande wirklich vorhanden ist, lehren die beobachteten Formveränderungen. Übrigens bemerke ich, dass sich Müller an andern Stellen in ähnlichem Sinne ausspricht.

Wenn sodann der genannte Autor die Erscheinungen, welche das Schliessen des Apparates bedingen, als Reizerscheinungen bezeichnet, so ist dagegen zu erinnern, dass die beobachteten Thatsachen diese Benennung kaum rechtfertigen. Denn die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören, gehen langsam vor sich und können deshalb, auch wenn der Primordialschlauch selbst daran Theil nimmt, den bekannten Reizerscheinungen bei *Mimosa* etc. nicht an die Seite gestellt werden; ich möchte sie daher lieber als gewöhnliche Wirkungen der Wärme, des Lichtes, der Verdunstung etc. bezeichnen, analog denen, welche auch in andern parenchymatischen Zellen vorkommen. Eine scharfe Grenze lässt sich freilich nicht ziehen.

Was endlich das Verhalten der Stomata bei längerem Liegenlassen von Blattabschnitten in Wasser betrifft, so beweisen die von Müller (l. c. p. 90) mitgetheilten Thatsachen nur, dass der unbegrenzte Wasservorrath die Turgescenz der Schliesszellen auf einen ungewöhnlichen Grad steigert, was Niemanden auffallen wird. Dagegen gehört der in seiner Fig. 10 dargestellte geschlossene Zustand nicht hierher, sondern zu den schon von Mohl beobachteten und richtig gedeuteten Erscheinungen, welche durch das raschere Eindringen des Wassers in die Epidermiszellen veranlasst werden. Dass bei dem hierbei stattfindenden plötzlichen Drucke auf die

Rückenwand der Schliesszellen sich zuweilen eigenthümliche, sonst nicht vorkommende Formveränderungen vollziehen, bedarf nach dem oben Gesagten keiner Erläuterung.

Die Ansicht von Czech¹⁾, dass die Spaltöffnungen nicht dem Gasaustausch dienen, sondern den Zweck haben, dem Licht freien Eintritt in das Blattparenchym zu gewähren, bedarf keiner Widerlegung, ebensowenig die Vorstellung, dass die Epidermiszellen die Schliesszellen von einander ziehen und so die Centralspalte öffnen. Die weitere Angabe dieses Autors, dass die Stomata der Perigonblätter von *Hyacinthus*, *Scilla* etc. stets geschlossen seien, mag für die ältern Stadien richtig sein; für die noch jungen, chlorophyllführenden Blüthen ist sie es jedenfalls nicht. Hier ist das Offen-sein der Spaltöffnungen leicht zu constatiren²⁾. Es schien mir nicht ganz unwichtig, auch für diesen Fall den Nachweis zu führen, dass die Pflanze normale (nicht etwa rudimentäre) Organe nur entwickelt, um Gebrauch davon zu machen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Vergrößerung ist der Figurennummer in Parenthesen beigesetzt.

- Fig. 1 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Prunus Laurocerasus*. Vgl. die Spaltöffnung eines ältern Blattes mit verstopfter Athemhöhle in Fig. 16, *a* und die zugehörige Längs- und Flächenansicht in Fig. 16, *b* u. *c*.
- Fig. 2 (1000). Querschnitt durch eine Spaltöffnung eines noch jungen Phylloodiums von *Acacia leprosa*.
- Fig. 3 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung eines ältern Phylloodiums von *Acacia leprosa*. Die Lumina der Schliesszellen sind spaltenförmig verengt.
- Fig. 4 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Hakea suaveolens*.
- Fig. 5 (600). Spaltöffnung von *Fusonia hakeaeformis*.

¹⁾ Bot. Ztg. 1869, p. 801.

²⁾ Weiss (Anat. d. Pflanzen, p. 398 Anmerk.) fand, dass das Verhalten der Spaltöffnungen an nicht grünen Pflanzentheilen demjenigen an grünen Blättern völlig gleich sei.

- Fig. 6 (600). Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima*; *a* Querschnitt durch die Mitte, *b* halbe Flächenansicht; die punktirten Linien weisen auf die correspondirenden Punkte des Querschnittes hin.
- Fig. 7 (600). Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima*. Querschnitt durch die Schliesszellen in der Nähe der Enden, wo dieselben anatomisch mit einander verbunden sind.
- Fig. 8 (900). Spaltöffnung von *Eriophorum alpinum* im Querschnitt.
- Fig. 9 (600). Spaltöffnung von *Canna indica* im Querschnitt.
- Fig. 10 (600). Spaltöffnung von *Allium Cepa*.
- Fig. 11 (600). Spaltöffnung von *Tradescantia discolor*.
- Fig. 12 (600). Spaltöffnung von *Pinus Laricio*; *ii* die nicht cuticularisirten Parteien der Rückenwände.
- Fig. 13 (350). Spaltöffnung von *Makrozamia cylindrica*; *ii* die dünnwandigen Parteien der Rückenwände.
- Fig. 14 (1000). Spaltöffnung von *Vinca rosea* im Querschnitt; *a* geschlossen, *b* offen.
- Fig. 15 (600). Spaltöffnung von *Helleborus spec.*; *a* geschlossen, *b* offen.
- Fig. 16 (600). Spaltöffnung eines ältern Blattes von *Prunus Laurocerasus*; *a* im Querschnitt, mit verstopfter Athemhöhle, *b* Längsschnitt, *c* Flächenansicht.
- Fig. 17 (800). Spaltöffnung eines Blattes von *Templetonia glauca*.
- Fig. 18 (600). Spaltöffnung eines ältern Blattes von *Calothamnus torulosus*.
- Fig. 19 (600). Spaltöffnung von der Randpartie eines Blattes von *Griffinia Blumenaviana*.
- Fig. 20 (500). Querschnitt durch die verwachsenen Enden der Schliesszellen. Die Verdickungsleisten bilden zwei kleine Anschwellungen zu beiden Seiten der Mittelwand. So bei vielen Mono- und Dicotylen.
- Fig. 21 (2000). Spaltöffnung von *Helleborus spec.*, nach Messungen an Querschnitts- und Flächenansichten construiert. Die ausgezogenen Linien bezeichnen den offenen, die punktirten den geschlossenen Zustand; *aa*₁ die unbeweglich gedachte Horizontale.
- Fig. 22 Apparat um den Übergang der unsymmetrischen Querschnittsform in die symmetrische zu veranschaulichen (vgl. den Text).
- Fig. 23 (420). Umrisse zweier Spaltöffnungshälften *a* und *b* im weit geöffneten und im geschlossenen Zustand, nach Prismazeichnungen der nämlichen Spaltöffnung in den beiden extremen Stadien; *mm* die Ansatzlinien der Epidermiszellen. Die den Vorhof begrenzenden Verdickungsleisten (es sind eigentlich nur ihre Cuticularbelege) sind schattirt. Längenverhältniss der Rückenwände in *a* und *b* = 100 : 120.
- Fig. 24 (600). Längsansicht einer Spaltöffnungszelle von *Zea Mays*.

