QK

725

T62

1896

BOT.

Tittmann, F.H.

Untersuchungen über bildung und regeneration
des Periderms, der Epidermis, des
Stammsüberzuges und der cuticula
einiger gewächse. 1896.

~~581477~~

~~T62~~

Beobachtungen
über
Bildung und Regeneration
des Periderms, der Epidermis,
des Wachsüberzuges und der Cuticula
einiger Gewächse.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT VON

HERMANN TITTMANN

AUS LEIPNITZ.

Berlin 1896

Gebrüder Bornträger

2 (2 sa)

~~Friedrich~~
Tittmann, ~~Hermann~~ ~~1876~~ -

Beobachtungen über bildung und regenera-
tion des Periderms, der Epidermis, des
Wachsüberzuges und der cuticula einiger
gewächse. ~~Inaug. Dis.~~ 1896.

NP

U 7a Dec.5, 1933 - WCS

S. 5. an)

Titmann, Hermann
Beobachtungen über die Bildung und Ver-
änderung der Zellkerne, der Zellwände, des
Nucleolus und der anderen Zell-
gewebe. Leipzig. 1896.

119

U 7a 100.5.1933 100

QK
725
T62
1896
BOT

Beobachtungen

über

Bildung und Regeneration

des Periderms, der Epidermis,
des Wachsüberzuges und der Cuticula
einiger Gewächse.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT VON

HERMANN TITTMANN

AUS LEIPNITZ.

Berlin 1896

Gebrüder Borntraeger.

581.711
.T62

Seinen Eltern

aus Liebe und Dankbarkeit

gewidmet.

Inhalts-Uebersicht.

	Seite
I. Bildung und Regeneration des Periderms	1
1. Bildung des Periderms an jungen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume	2
2. Regeneration des Periderms an zwei- und mehrjährigen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume	7
3. Regeneration des Periderms unter normalen Verhältnissen	9
4. Regeneration des Periderms im feuchten Raume	10
II. Regeneration der Epidermis	12
1. Die Epidermis	12
2. Regeneration der Wachsüberzüge	13
3. Regeneration der Cuticula	21
Gesammtergebniss	34
Literatur-Verzeichniss	36

Periderm und Epidermis werden passend als Hautgewebe bezeichnet. Ihre physiologische Aufgabe besteht darin, den inneren Geweben eines Theils einen genügenden Abschluss gegenüber der Aussenwelt zu verleihen, anderen Theils aber auch den Verkehr mit dieser in zweckentsprechender Weise zu ermöglichen. Bei einer so directen Beziehung, welche das Hautgewebe zur Aussenwelt hat, ist es von Interesse zu erfahren, welchen Einfluss die einzelnen Factoren der letzteren auf die Ausbildung des Hautgewebes, wie auch auf die Regeneration desselben ausüben. Vorliegende Arbeit, welche auf Anregung und unter Leitung des Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer entstanden ist, soll einen Beitrag zu der angeregten Frage liefern.

Ich kann es mir nicht versagen, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer, für die vielen Anregungen, die ich von ihm empfangen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Nicht minder gebührt derselbe Herrn Dr. P. Klemm, dem alle Zeit liebenswürdigen und hilfsbereiten Assistenten am botanischen Institut zu Leipzig.

Unsere Aufgabe gliedert sich naturgemäss in zwei Abschnitte. Der erste wird sich mit der Frage nach der Bildung und Regeneration des Periderms beschäftigen, während der zweite in analoger Weise die Epidermis sammt Wachsüberzug und Cuticula behandeln wird.

I. Bildung und Regeneration des Periderms.

Ueber den Bau und die Entwicklung des Korkmantels, der bei Gewächsen mit ausgiebigem secundären Dickenwachsthume die Stelle der Epidermis vertritt, weist die botanische Literatur eine

grosse Anzahl eingehender Untersuchungen auf. Es sei erinnert an die Arbeiten von Mohl (1), Hanstein (2), Sanio (3), Müller (4), Vesque (5), Möller (8), Gerber (9), A. Weiss (11), Ross (12, 16), Gregory (13), Duliott (14, 15, 17), J. E. Weiss (20) u. A., deren Resultate zum grossen Theil bereits in den Lehrbüchern für Botanik niedergelegt sind und daher als bekannt gelten dürften¹⁾.

Ueber die chemischen Eigenschaften des Korkes liegen Untersuchungen vor von Höhnel (6), Kügler (10), Gilson (21), Flückiger (23) und Wisselingh (23, 24).

Die physiologische Bedeutung des Korkgewebes finden wir besonders hervorgehoben in den Lehrbüchern über Pflanzenkrankheiten von Sorauer (25) und Frank (26) unter dem Capitel: Wundheilung.

Kny (18) hat uns ferner bekannt gemacht mit einigen äusseren Einflüssen, von welchen die Bildung des Wundperiderms (bei Knollen) abhängig ist. Er fand, dass das Licht, wie die Orientirung der Wundfläche und ein geringer Druck ohne wesentlichen Einfluss auf die Peridermbildung sind. Dagegen zeigte sie sich abhängig von der Wärme, von Feuchtigkeit und von Sauerstoff. Knollen, die vorher im Eisschranke lagen, waren anderen gegenüber in der Zelltheilung etwas bevorzugt. Die bei der Bildung des Wundperiderms an Knollen stattfindenden Zelltheilungen werden durch einen mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft am meisten begünstigt. Wurde den verletzten Knollen der Sauerstoff entzogen, indem sie mit einer Wasserstoffatmosphäre umgeben wurden, so war innerhalb 12 Tage keine Theilung eingetreten.

Ausserdem untersuchte Kny noch den Einfluss von Wasserstoffsuperoxyd, von Quecksilber- und Joddämpfen.

Meine Versuche beschäftigten sich zunächst mit dem Einflusse des Druckes auf die Bildung des Periderms an jungen Zweigen dikotyler Holzgewächse. Das Ergebniss derselben sei an erster Stelle mitgetheilt.

1. Bildung des Periderms an jungen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume.

Die verschiedenen Gewebe, welche den Pflanzenkörper zusammensetzen, befinden sich im Zustande der Spannung. So übt die Rinde

1) Siehe Literaturverzeichniss am Ende der Arbeit.

der Holzgewächse einen nicht unbedeutenden Druck auf die Cambiumzellen aus.

Bekannt ist, dass de Vries¹⁾ aus der Rindendrucksteigerung auf dieselben gegen den Herbst hin die Bildung des englumigen Herbstholzes zu erklären suchte, was jedoch Krabbe²⁾ experimentell widerlegt hat. Derselbe fand, dass das im Cambiumringe bestehende Verhältniss zwischen Wachsthum und Zelltheilung von einer Rindendrucksteigerung unberührt blieb; d. h. eine Cambiumzelle, die sich unter normalen Verhältnissen jedes Mal bei einer radialen Ausdehnung, z. B. von $10\ \mu$, durch eine Tangentialwand theilt, wird auch unter gesteigertem Rindendruck ihr Verhalten nicht ändern; sie wird sich, solange überhaupt Wachsthum möglich ist, nicht früher und nicht später theilen, als bis sie ihre normale Ausdehnung erreicht hat. Um diese zu erlangen, müssen die Cambiumzellen unter Umständen ungeheure Kräfte entfalten, deren Maass weit über zehn Atmosphären betragen kann. Die jungen, streckungsfähigen Holzzellen dagegen werden von einem Drucke in verhältnissmässig viel höherem Maasse beeinflusst als die Zellen des Verdickungsringes, und das ist der Grund, warum unter gesteigertem Rindendruck kleinere Zellen als sonst zur Ausbildung gelangen.

Aber nicht nur das Cambium steht im normalen Verlaufe des Dickenwachsthums unter Druck, sondern einen solchen erleidet auch das Phellogen von seiten der darüber liegenden Korkschichten³⁾. Es lag nun nahe, diesen Druck zu vergrössern, ja bis zur vollständigen Sistirung des Dickenwachsthums zu steigern, um dann unter solchen Verhältnissen die Bildung des Periderms zu beobachten. Um diese von Anfang an verfolgen zu können, verwendete ich zu meinen Versuchen junge, diesjährige Zweige verschiedener Holzgewächse, noch bevor die Peridermbildung an ihnen begonnen hatte. Aus praktischen Gründen wählte ich solche aus, die bereits im ersten Jahre eine ansehnliche Korkschicht ausbilden. Die jungen Zweige wurden im Mai auf eine Länge von ca. 10 cm eingegypst,

1) Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora 1872, p. 241. — Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora 1875, p. 97. — De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Extrait des Archives Néerlandaises, 1876.

2) Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Berlin 1884.

3) Cf. Krabbe, l. c., p. 18—20 und p. 75—77.

so dass das fernere Dickenwachsthum dieser Zone vollständig aufgehoben war. Die Versuche spitzten sich nun auf Beantwortung der Frage zu: Kommt das Periderm zur Ausbildung, wenn der Zweig am Dickenwachsthum gehindert ist?

Die Methode des Eingypsens brauche ich hier des Näheren nicht zu schildern, da sie von Pfeffer¹⁾ ausführlich beschrieben worden ist, und seitdem wohl schon von manchem Botaniker als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel bei physiologischen Untersuchungen Verwendung fand. Es sei nur bemerkt, dass die Gypsverbände genügend dick sein müssen, da sie sonst zersprengt werden. Ich umwickelte sie daher der Vorsicht halber noch mit Bindfaden. Auch muss man durch geeignete Stützen dafür sorgen, dass die noch wenig festen Zweige durch das Gewicht des Gypsblockes und durch Windstöße nicht abgebrochen werden. In der Gypshülle blieben die Zweige so lange, bis die Korkbildung unter normalen Verhältnissen lebhaft vor sich gegangen war (Juni, Juli und später). Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich nur das in der Mitte des Gypsblockes liegende Zweigstück, da an den Rändern in der Regel noch Dickenwachsthum stattgefunden hatte, weil hier der Gyps nicht eng genug anschloss. Zum Vergleiche wurden Schnitte aus dem unter- und oberhalb des Verbandes befindlichen Zweigstücke herangezogen.

Sambucus nigra L.

Ein junger, diesjähriger Zweig war eingegypst vom 15. Mai bis 19. Juni. Bei Beendigung des Versuches zeigte die subepidermale Zellenreihe den Beginn der Korkbildung. Dieselbe Zellenlage ist auch die Initialschicht für die Peridermbildung unter normalen Verhältnissen, eine Verschiebung derselben hatte also nicht stattgefunden. Es war in den meisten Zellen die erste Querwand, in einigen schon die zweite gebildet. Oberhalb des Gypsblockes zeigte der Zweig zwei, in einigen drei Querwände, ebenso viel unterhalb. Zweige derselben Pflanze, die später vom Gypse befreit wurden, wiesen folgende Verhältnisse auf:

Eingegypst 12. Mai bis 24. Juli	3—4	Querwände;
normal	5	„

1) Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1892, p. 539. — Ferner: Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1893, p. 238 ff.

Eingegypst 15. Mai bis 24. October . . .	4—5	Querwände;
normal	5—6	„
Eingegypst 15. Mai bis 3. November . . .	5—6	Querwände;
normal	8	„

Viburnum Opulus L.

Eingegypst 19. Mai bis 25. Juli	0	Querwände;
normal	2—3	„
Eingegypst 19. Mai bis 9. November: im Allgemeinen 0, nur an den Kanten des Stengels waren 2—3 Korkzellen entstanden;		
normal	5—6	Querwände.

Viburnum lantana L.

Eingegypst 16. Mai bis 25. Juli	3—5	Querwände;
normal	6	„

Ailanthus glandulosa Desf.

Eingegypst 12. Juni bis 24. Juli	2—3	Querwände;
normal	8—10	„

Ribes aureum Pursh.

Eingegypst 16. Mai bis 19. Juni	4	Querwände;
normal	7—8	„

Acer platanoides L.

Eingegypst 16. Mai bis 20. Juli	4	Querwände;
normal	4—6	„

Lycium flaccidum Mill.

Eingegypst 16. Mai bis 19. Juni.	4	Querwände;
normal	4	„
Eingegypst 16. Mai bis 8. November . . .	6—7	Querwände;
normal	10	„

Epilobium hirsutum L.

Eingegypst 12. Juni bis 12. Juli	4—5	Querwände;
normal	6	„

Aus den hier vorgeführten Versuchen geht zunächst hervor, dass an jungen, diesjährigen Zweigen trotz der Aufhebung ihres Dickenwachsthumms die Bildung des Periderms stattfindet. Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Dickenwachsthum und Korkbildung besteht also nicht in dem Maasse, dass die Vergrösserung des Radius nothwendig die Bildung eines Periderms zur Folge hat. Vielmehr findet diese auch statt, wenn die Pflanze nicht in die Dicke wachsen kann und ihr die Epidermis erhalten bleibt. Es muss dies besonders hervorgehoben werden, da ein gegenheiliger Schluss nach den bisherigen Erfahrungen sehr naheliegend ist, aber, wie man sieht, ganz unzutreffend wäre. Hingegen scheint die Länge der Zeit bei der Bildung des Periderms ein entscheidendes Moment zu sein. Hat der Zweig ein bestimmtes Alter erreicht, so setzt die Korkbildung in der prädestinirten Initialschicht ein, ohne dass er eine bestimmte Dicke erreicht haben müsste. Betreffs der Initialschicht ist bei allen Versuchen zu bemerken, dass sie dieselbe ist wie unter normalen Verhältnissen; eine Verlegung derselben etwa in tiefere Zellreihen war nicht zu beobachten. Die Grösse der unter Druck entstandenen Korkzellen war im Allgemeinen annähernd die gleiche wie die der unter normalen Verhältnissen gebildeten, zuweilen jedoch waren sie ein klein wenig flacher als diese, doch war dieser Unterschied kaum bemerkenswerth. Hingegen tritt ein auffallender Unterschied hervor, wenn wir die Anzahl der entstandenen Korkzellen vergleichen. Dieselbe war in fast allen Versuchen mehr oder weniger zurückgeblieben hinter der, welche unter normalen Verhältnissen erreicht wurde. Die eben angeführte Thatsache einer verzögerten Korkbildung unter Gypsverband steht im Einklange mit Beobachtungen Newcombe's¹⁾, welche an *Forsythia viridissima*, *Phytolacca divica*, *Dahlia variabilis* und *Melanthus major* gemacht wurden. Newcombe fand an diesen vier Pflanzen ebenfalls, dass „the cork-formation appears more tardily within the limits of the casts than outside“.

Es ist offenbar, dass die Verzögerung der Korkbildung in dem mechanischen Widerstande des Gypsblockes seine Ursache hat. Wie aber dieser Widerstand des Näheren wirkt, dass eine solche Verlangsamung zu Stande kommt, ist nicht ohne Weiteres abzusehen. Man könnte daran denken, dass ein Absterben der äusseren Rinden-

1) The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. From the Botanical Gazette, Vol. XIX, 1894.

schicht, veranlasst durch den Druck des Gypsverbandes, stattfände und nachher den Anstoss zur Korkbildung gäbe. Diese Vermuthung liegt um so näher, da es im Pflanzenreiche eine sehr häufige Erscheinung ist, dass todte Gewebe von lebendigen durch eine Korkschicht abgeschlossen werden. Allein bei Durchmusterung der Rindenzellen erwiesen sich diese alle als lebendig; die gehegte Vermuthung wurde somit hinfällig. Es muss also der mechanische Widerstand als solcher verzögernd auf die Korkbildung wirken. Da von Pfeffer¹⁾ und Krabbe²⁾ nachgewiesen ist, dass Zellen unter Druck sich nicht eher theilen, bis sie ihre normale Grösse erreicht haben, und da die Korkbildung nothwendig mit Zellenwachsthum und Zellenvermehrung verbunden ist, so folgt mit Wahrscheinlichkeit, dass die Verzögerung in der Korkbildung ihre Ursache darin hat, dass der mechanische Widerstand des Gypsblockes auf Wachsthum und Theilung der Phellogenschicht hemmend wirkt. In gleichem Sinne mögen von der anderen Seite auch die innenliegenden Gewebe wirken, die ja durch die Einschaltung des Korkmantels eine bedeutende Compression erleiden müssen und daher der Volumzunahme der Phellogenzellen ebenfalls einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen werden.

2. Regeneration des Periderms an zwei- und mehrjährigen Zweigen bei aufgehobenem Dickenwachsthume.

Um die Bildung des Periderms bei aufgehobenem Dickenwachsthume weiter zu verfolgen, wurde nun mit zwei- und mehrjährigen Zweigen experimentirt. Das bereits gebildete Periderm wurde durch Abschälen entfernt und um die entblösste Stelle in der üblichen Weise ein Gypsverband gelegt. Die Versuche wurden theils im Freien an Bäumen und Sträuchern, theils im Warmhause an Stecklingen vorgenommen. Der Gypsverband muss, namentlich bei den Versuchen im Freien, eine noch grössere Dicke besitzen als bei den vorigen Untersuchungen, da er sonst dem Gegendrucke des Zweiges nicht Stand hält. Es wurden solche Holzgewächse zum Experimentiren ausgewählt, deren Periderm sich leicht abschälen lässt.

1) Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Bd. XX der Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Leipzig 1893.

2) l. c.

Solanum tuberosum L.

Es wurden zunächst Versuche mit der Kartoffel angestellt. Einige Knollen wurden halbirt und dann die Hälften mit einem Gypsblocke umgeben. Ich hielt dieselben in einer grösseren Glaschale, welche mit einer Glasplatte bedeckt war. In einem solchen halbfeuchten Raume bilden zerschnittene Kartoffelknollen nach Kny¹⁾ an der Schnittfläche leicht Kork. Als ich nach einigen Wochen die eingegypsten Hälften der Untersuchung unterwarf, zeigte sich ebenfalls eine Korkschicht. Diese hatte sich, wie an den Controbjecten, dicht unter den verletzten Zellen gebildet und war auch von gleicher Dicke. Ein hemmender Einfluss des mechanischen Widerstandes des Gypsblockes auf die Korkbildung war also in diesem Falle nicht zu constatiren. Das Korkgewebe muss also noch genügend Spielraum gefunden haben, um sich ungehindert entfalten zu können.

Ailanthus glandulosa Desf.

Ein dreijähriger Zweig war nach Wegnahme des Periderms eingegypst vom 9. Juni bis 3. November. Dicht unter der Wundfläche war in dem Rindenparenchym ein Phellogen entstanden, welches 5—6 Korkzellen producirt hatte.

Juglans cinerea L.

Dreijähriger Zweig, eingegypst vom 24. Juli bis 8. November, hatte 5—6 Korkzellen erzeugt.

Ribes aureum Pursh.

Zweijähriger Zweig, eingegypst 6. Juni bis 23. Juli 7 Korkzellen.

Betula alba L.

Dreijähriger Zweig, eingegypst 5. Juni bis 18. Juli 0 Korkzellen. Die Rinde war abgestorben. 6. Juni bis 1. November 4 Korkzellen.

Salix rubra Huds.

Dreijähriger Zweig, eingegypst 1. Juni bis 19. Juli 6 Korkzellen.

Tilia grandifolia Ehrh.

Vierjähriger Zweig, eingegypst 1. Juni bis 19. Juli 6 Korkzellen.

1) l. c., p. 154.

Die Versuche zeigen, dass auch an mehrjährigen Zweigen trotz des aufgehobenen Dickenwachsthumes eine Bildung — in unserem Falle eine Neubildung — des Periderms stattfindet. Sie erscheint jedoch, wie ein Vergleich mit den folgenden Regenerationsvorgängen unter normalen Verhältnissen lehrt, diesen gegenüber etwas verzögert, was aus den früher erörterten Ursachen zu erklären ist.

3. Regeneration des Periderms unter normalen Verhältnissen.

Bei diesen Versuchen wurde im Freien an Zweigen geeigneter Pflanzen das Periderm auf eine Strecke von einigen Centimetern ringsum abgeschält. Es geschah dies sowohl an jungen diesjährigen Zweigen, welche bereits eine Korkhaut gebildet hatten, als auch an mehrjährigen Aesten. In allen Fällen trocknete das blossgelegte Rindenparenchym in seiner obersten Schicht ein. Dadurch fanden die tiefer liegenden Rindenzellen vorläufig einen Schutz gegen Verdunstung. Die weiteren Veränderungen in der Rinde nach Entfernung des Periderms sind aus den folgenden Versuchen zu ersehen.

a) Diesjährige Zweige.

Sambucus nigra L.

Normal	4 Korkzellen;
Ohne Periderm 24. Juli bis 8. November	7 „

Ailanthus glandulosa Desf.

Normal	14—16 Korkzellen;
ohne Periderm 6. Juni bis 29. October	11—12 „

Juglans cinerea L.

Normal	14—15 Korkzellen;
ohne Periderm 24. Juli bis 8. November	8 „

b) Mehrjährige Zweige.

Ailanthus glandulosa Desf.

Ohne Periderm 6. Juni bis 24. Juli	12—13 Korkzellen;
„ „ 6. Juni bis 24. October	14—15 „
„ „ 6. Juni bis 1. November	20—22 „
normal	30 „

Betula alba L.

Ohne Periderm 6. Juni bis 1. November 5—6 schmale Korkzellen.

Hier ist zu bemerken, dass die Regeneration des Periderms in den meisten Fällen unterbleibt, da die Rinde vollständig abstirbt. Die Heilung der Wunde erfolgt dann in der Regel durch eine Ueberwallung, welche besonders stark aus der oberen Wundlippe hervorquillt.

Ribes aureum Pursh.

Ohne Periderm 6. Juni bis 23. Juli 9 Korkzellen.

Die Versuche zeigen ausnahmslos, dass Holzgewächse, deren Periderm abgeschält wurde, unter normalen Verhältnissen dasselbe regeneriren. Die Regeneration geschieht aus dem Rindenparenchym. Einen vorläufigen Schutz der blossgelegten Rindenzellen gewähren die zunächst an der Oberfläche liegenden Gewebe, indem sie eintrocknen. Unter dieser eingetrockneten Schicht bildet sich ein Phellogen, welches nun einem neuen Periderm seinen Ursprung giebt. War die Korkhaut nicht ringsum abgeschält, sondern nur in Streifen entnommen, so schliesst sich das neue Periderm dem alten continuirlich an, so dass nun wieder ein vollständiger Abschluss der Rinde gegen die Aussenwelt hergestellt ist. Der Regeneration sind sowohl junge, diesjährige Zweige als auch mehrjährige Sprosse fähig. Im Allgemeinen erreicht die Zahl der regenerirten Korkzellen nicht die der normal gebildeten. Es ist dies von vornherein zu erwarten, da ja die Zeit eine kürzere ist. Eine Ausnahme macht jedoch der junge Zweig von *Sambucus nigra*. Hier hat die Entfernung des Periderms eine Beschleunigung in der Korkbildung zur Folge, so dass die regenerirte Schicht mächtiger wird als die normal gebildete; denn jene wies sieben, diese nur vier Korklamellen auf. Es sei hier erinnert an die Korneiche, bei welcher nach Wegnahme des ersten spontan erzeugten Korkmantels ebenfalls eine lebhaftere Korkbildung angeregt wird, welche erst den technisch verwerthbaren Kork liefert.

4. Regeneration des Periderms im feuchten Raume.

Zu dieser Reihe von Versuchen benutzte ich Stecklinge holziger Gewächse. Ihre Länge betrug 20—30 cm. Nachdem ich ringsum oder auch nur theilweise einen Streifen des Periderms entfernt

hatte, wurden sie in Sand gepflanzt und mit einer tubulirten Glasglocke überdeckt. Der Tubus war mit einem Baumwollpfropfen verschlossen. Der Sand wurde immer feucht gehalten, so dass die Luft unter der Glasglocke einen hohen Grad von Feuchtigkeit erreichte. Um die Entwicklung von Pilzen einzudämmen, empfiehlt es sich, die Wundstellen mit reinem Wasser abzuspülen.

Da alle Pflanzen, mit denen experimentirt wurde, das gleiche Verhalten in der Regeneration des Periderms zeigten, sollen die Versuche sogleich summarisch besprochen werden, damit unnöthige Wiederholungen vermieden werden. Zur Untersuchung kamen: *Ailanthus glandulosa* 1. Juni bis 18. Juli, *Betula alba* 14. März bis 19. Mai, *Tilia alba* 1. Juni bis 19. Juli, *Viburnum Opulus* 1. Juni bis 19. Juli, *Salix rubra* 16. März bis 29. Mai, *Forsythia viridissima* 16. März bis 29. Mai.

Bei allen diesen Stecklingen wuchsen im feuchten Raume die obersten unverletzten Zellen zu langen Schläuchen aus und bildeten so über der Wundfläche einen Callus. Derselbe ist jedoch bei Weitem nicht so mächtig entwickelt, wie wir ihn gewöhnlich aus der basalen und apicalen Schnittfläche der Stecklinge hervorquellen sehen¹⁾, sondern erhebt sich nur wenig über das Niveau der Rinde. Anfangs sieht der Callus blass aus, später wird er braun. Das ist das Zeichen, dass in ihm die Korkbildung begonnen hat. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass im Callus ein Phellogen entstanden ist, welches nun ein neues Periderm producirt. Dieses schliesst sich dem alten continuirlich an, wovon man sich leicht auf einem Längsschnitte überzeugen kann. Eine solche callöse Wucherung entsteht aber nur, wenn beim Abschälen des Periderms das Rindengewebe verletzt wurde, d. h. die oberflächlichen Rindenzellen mit entfernt wurden. Wird eine solche Verletzung vermieden, so unterbleibt die Callusbildung, und die Peridermbildung geht direct in den oberflächlichen Rindenzellen vor sich, ganz nach dem Modus wie bei den Zweigen im Freien, nur dass hier kein Eintrocknen der entblösten oberen Rindenschicht stattfindet. Ueberdies ist aus den Versuchen noch zu ersehen, dass die Verletzung der Rindenzellen den directen Anlass zur Callusbildung giebt.

1) Cf. meine Untersuchungen: Ueber Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVII, 1894, p. 164.

II. Regeneration der Epidermis.

1. Die Epidermis.

Eine Regeneration der Epidermis wurde bis jetzt noch nicht beobachtet, sondern es bildet sich — wie ein Vergleich der vorliegenden Versuche zeigt — nach Verletzung der Oberhaut eine Korkschicht, welche nun die Function jener übernimmt. Auf vielen Laubblättern stellen sich übrigens, wie Bachmann (7) gezeigt hat, auch im normalen Verlaufe der Entwicklung Korkwucherungen ein, deren Bedeutung jedoch unbekannt ist. Die negativen Resultate der bisherigen Untersuchungen veranlassten mich, der Regeneration der Epidermis von Neuem näher zu treten. Zu meinen Versuchen verwendete ich zunächst Blätter von *Succulenten*. Dieselben bieten den Vortheil, dass sich bei vielen derselben die Epidermis leicht abziehen lässt. Man schneidet mit einem scharfen Messer zunächst eine flache Wunde ein und kann dann mit einer Pincette die Epidermis erfassen und einzelne Streifen derselben abziehen. Diese Operation nahm ich zunächst mit Pflanzen im Freien vor. Als geeignetste Zeit erschienen mir trübe und regnerische Tage im Frühjahr und Sommer, da an solchen Tagen die Transpiration bedeutend herabgedrückt ist. Zum Versuche kamen sowohl völlig ausgewachsene als auch jüngere Blätter.

Die der Epidermis beraubten Blätter von *Sempervivum*, *Sedum* und *Echeveria* gingen sämmtlich durch Austrocknen zu Grunde, obwohl der einen Versuchsreihe ein drei Tage lang andauerndes Regenwetter zu Gunsten kam. Die Blätter verschiedener *Agave*- und *Aloë*-Arten dagegen hielten die Wegnahme einzelner Epidermisstreifen aus. Die blossgelegten Blattzellen trockneten zunächst oberflächlich ein, und darunter bildete sich eine Korkschicht; eine Regeneration der Epidermis trat in keinem Falle ein.

Nun stellte ich Versuche mit denselben Pflanzen im feuchten Raume an. Ich benutzte sowohl die ganze Pflanze als auch einzelne Blätter. Letztere enthalten in der Regel so viel Reservestoffe, dass ein weiteres Wachsthum stattfinden kann. Im feuchten Raume zeigten die Blätter ein wesentlich anderes Verhalten als im Freien. Sie blieben zunächst alle längere Zeit lebend, und die Wundstellen trockneten nicht ein. Die von der Epidermis entblösten Zellen wuchsen zu langen Schläuchen aus, und es bildete sich so über der Wunde ein Callus. In diesem differenzirte sich dann ein Phellogen,

welches eine Korkschicht producirte. Mit dieser ist die Heilung der Wunde erfolgt. Eine Regeneration der Epidermis war also auch hier nicht zu beobachten.

2. Regeneration der Wachsüberzüge.

Unsere Kenntniss über Beschaffenheit und Entstehung der Wachsüberzüge auf der Epidermis vieler Gewächse verdanken wir wesentlich den gründlichen Untersuchungen De Bary's¹⁾. Etwas Neues ist bis jetzt seinen Resultaten nicht hinzugefügt worden. Wohl aber kennzeichnet er schon den Weg, den künftige Forschungen bezüglich der Wachsüberzüge einzuschlagen haben. Die Frage, die noch offen steht, ist die nach der Regeneration der Wachsüberzüge. In De Bary's Arbeit finden sich bereits einzelne Beobachtungen hierüber, die theils von ihm selbst, theils von früheren Forschern gemacht worden sind. Dieselben erheben jedoch keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Daher machte ich es mir zur Aufgabe, sie zu vervollständigen. Kam es zunächst darauf an zu untersuchen, ob überhaupt eine Regeneration stattfindet, so musste des Weiteren darauf Rücksicht genommen werden, welchen Einfluss die äusseren Vegetationsbedingungen auf dieselbe geltend machen. Ehe ich jedoch in die Besprechung meiner Untersuchungen eintrete, seien De Bary's Mittheilungen angeführt: „Es ist bekannt, dass der aus Körnchen bestehende Reif sich leicht abwischen lässt, und dass er nach dem Abwischen von Neuem erzeugt wird, vorausgesetzt, dass der Pflanzentheil ein bestimmtes Alter nicht überschritten hat. Dasselbe gilt für die Stäbchenüberzüge — wenigstens für *Coix*, *Heliconia*, *Benincasa*. Der regenerirte Ueberzug ist jedes Mal schwächer als der intacte, ursprüngliche bei voller Ausbildung; er hat im Uebrigen denselben Bau wie dieser.“ In einer Fussnote berichtet unser Forscher noch Folgendes: „Die Fähigkeit, die abgewischte Wachsschicht zu erneuern, dauert bei den verschiedenen Theilen verschieden lange, bei manchen, z. B. den Blättern von *Kleinia ficoides*, kaum über die Zeit ihrer vollständigen Entfaltung hinaus, bei anderen, zumal Früchten, weit länger. Dies erklärt die Differenzen in den Angaben von De Candolle²⁾ und

1) Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis. Botan. Zeitung 1871, p. 128.

2) Physiologie végétale 1832, p. 229. Deutsch von J. Röper, 1833, p. 198. Wachsartige Auswurfstoffe.

Treviranus¹⁾. Die äusseren Vegetationsbedingungen mögen gleichfalls auf die Regeneration von Einfluss sein, worüber noch Untersuchungen anzustellen sind. Bekannt ist durch Treviranus und Unger²⁾ die ausserordentlich lange andauernde Fähigkeit, den entfernten Ueberzug zu erneuern, für die Früchte von *Benincasa*, welche, wenn gut gereift, Jahre lang frisch erhalten werden können. Eine im August 1868 gereifte hielt sich bei mir im Zimmer frei in einem offenen Glase stehend über 20 Monate vollkommen frisch, grün und saftig und erneuerte den Ueberzug mehrmals, zuletzt noch im 19. Monate der Aufbewahrung.“

Zu meinen Versuchen wählte ich solche Gewächse aus, deren Wachsüberzug eine ansehnliche Dicke besass. Es hat dies den Vortheil, dass man leichter und deutlicher beobachten kann als an dünnen Ueberzügen. Im hiesigen botanischen Garten fanden sich als geeignete Objecte vor: *Ricinus communis*, *Macleya cordata*, *Rubus biflorus*, *Sedum spectabile*, *Sedum Sieboldii*; im Gewächshause verschiedene *Echeveria*-Arten: *E. Scheideckeri*, *globosa*, *metallica* var. *glaucula*, *farinosa*.

Besonders die drei erst genannten erwiesen sich als sehr vortheilhaft, da bei ihnen die Regeneration des Wachses nicht allzu lange Zeit in Anspruch nimmt. Zu Versuchen im feuchten Raume sind sie ihrer Grösse wegen jedoch ungeeignet.

Ricinus communis L.

Bereifte Exemplare dieser Pflanze besitzen an ihrem Stengel einen dichten Wachsüberzug, welcher aus angehäuften Körnchen besteht, also nach De Bary einen sogenannten Körnchenüberzug darstellt. Anfang Juli wurde mit einem wollenen Läppchen oder mit dem Finger auf der ganzen Länge des Stengels ein Streifen des Wachsüberzuges weggewischt. Die Versuchspflanze hatte elf Internodien und war noch im Längenwachsthum begriffen. Nach vier Tagen war die Regeneration bereits erfolgt. Dieselbe hatte jedoch nicht an allen Internodien gleichmässig stattgefunden. An den beiden untersten, ältesten, war sie vollständig unterblieben. Am dritten Internodium setzte sie schwach ein und trat mit jedem

1) Physiologie der Gewächse, II. Bd., Bonn 1838, p. 42—46.

2) Wachsausscheidungen an einigen Pflanzentheilen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1861, 43. Bd., II. Abtheil., p. 525.

folgenden, jüngeren Internodium immer deutlicher hervor. Am vollständigsten war der Wachsüberzug regenerirt an den allerjüngsten Zwischengliedern, doch auch bei ihnen konnte man noch, wenn auch nicht so deutlich wie an den älteren, den regenerirten Streifen von dem ursprünglichen Wachsüberzuge unterscheiden, ein Beweis, dass die regenerirte Schicht die Mächtigkeit des letzteren nicht ganz erreicht hatte. Wurde die wieder erzeugte Wachsschicht an den jüngeren Internodien abermals entfernt, so fand eine zweite Regeneration statt, die aber schwächer ausfiel als die erste. Als das Wesentlichste aus dem Versuche ist hervorzuheben, dass die Neubildung des Wachses am schnellsten und vollständigsten in den jüngeren Internodien erfolgt, also in den Zonen der Pflanze, in welchen die Entwicklung noch nicht beendet ist. Gewiss ist hierin ein ursächlicher Zusammenhang zu erblicken.

Aber nicht nur das Alter der Internodien, sondern auch das der ganzen Pflanze kommt bei unseren Versuchen in Frage. Eine junge *Ricinus*-Pflanze von vier Internodien zeigte bereits nach 24 Stunden wieder einen schwachen Anflug regenerirten Wachses. Nach drei Tagen (Mitte Juni) war derselbe an den oberen drei Internodien vervollständigt. Das unterste Glied kam hierbei nicht in Frage, da es von Anfang an ohne Wachs war. Wurde dagegen im August an einer älteren *Ricinus*-Pflanze, die bereits Blüthen ansetzte, das Wachs entfernt, so dauerte die Regeneration zehn bis zwölf Tage. Sie war auch nicht so tief herabgegangen wie an jüngeren Pflanzen. So setzte sie bei einem Exemplar von 15 Internodien erst beim siebenten ein und hatte an den obersten bei Weitem nicht die Mächtigkeit erlangt, wie sie jüngere Pflanzen aufweisen. Diese Beobachtungen zeigen, dass die Regenerationsfähigkeit des *Ricinus* für Wachs am schnellsten und ergiebigsten ist, solange noch ein lebhaftes Wachsthum stattfindet, dass jene hingegen allmählich abnimmt Hand in Hand mit dem allmählichen Erlöschen dieses gegen das Ende der Vegetationsperiode hin.

Da *Ricinus* unter gewöhnlichen Verhältnissen so leicht regenerirte, schien er mir für weitere Versuche sehr geeignet. Ich benutzte ihn daher auch, um zu beobachten, welchen Einfluss die Verdunkelung auf die Regeneration des Wachses ausübt. Nachdem an zwei mittleren Internodien ein Streifen des Wachsüberzuges entfernt war, wurde um diese Stelle des Stengels ein Cylinder aus schwarzem Papiere gelegt. Die Befestigung desselben geschah an Holzstäben, welche in entsprechender Weise um die Versuchspflanze

gesteckt wurden. Die beiden Oeffnungen des Cylinders, oben und unten, wurden ebenfalls mit schwarzem Papiere sorgsam verschlossen. Damit das Papier gegen Nässe geschützt war, wurde es mit geschmolzenem Wachs durchtränkt. Als ich nach 14 Tagen die Umhüllung entfernte, konnte ich beobachten, dass auch bei Lichtabschluss die Regeneration des Wachses stattgefunden hatte, und zwar ganz in derselben Weise wie unter normalen Verhältnissen. Für den ersten Augenblick schien zwar ein Unterschied zu bestehen. Es sah nämlich das verdunkelt gewesene Wachs, das regenerirte sowohl als auch das primäre, viel weisser aus als das der übrigen Internodien. Das hat aber seinen Grund nicht in einer Verschiedenheit des Wachses selbst, sondern in einer Verschiedenheit der darunter liegenden Epidermis. Der rothe Farbstoff nämlich, welcher häufig darin zu finden ist, war durch die Verdunkelung verschwunden, und der so geschaffene hellere Untergrund bedingte die Aenderung in der Farbe des Wachses. Dem Lichte ist hiernach eine directe Mitwirkung bei der Neubildung der Wachsüberzüge nicht beizumessen.

Ein ebenso günstiges Object für unsere Versuche wie *Ricinus* lernte ich kennen in

Rubus biflorus Buchan.

Dieser Strauch zeichnet sich ganz besonders durch reichliche Wachsbildung aus, so dass er mit seinen weissen Stämmchen und Zweigen eine augenfällige Erscheinung darstellt. Das Wachs wird hier ebenfalls in dicht gelagerten Körnchen abgeschieden. Die Regeneration desselben erfolgt ganz in derselben Weise wie bei *Ricinus*. Das Alter der Pflanze überhaupt, wie auch das Alter der einzelnen Internodien kommen hierbei wesentlich in Betracht. Dies geht aus folgenden Beobachtungen hervor. Sprosse von 12, 11 und 8 Internodien, von denen am 24. Mai in ihrer ganzen Länge ein Streifen Wachs abgewischt wurde, zeigten sich schon am folgenden Tage wieder schwach bereift. Bevorzugt waren wiederum die jüngsten Glieder. In den folgenden Tagen nahm die Schicht an Dicke zu, und die Regeneration schritt abwärts bis zum vorletzten Internodium, so dass am vierten Tage die Regeneration als beendet angesehen werden konnte. Einen Monat später vergingen bis zum Erscheinen des ersten Anfluges an den jüngeren Zwischengliedern schon drei Tage, und die vollständige Regeneration dauerte ent-

sprechend länger, schritt auch nur bis zum vierten Internodium abwärts.

An jungen Sprossen von *Rubus* kann die Regeneration des Wachses mehrere Male hintereinander erfolgen. Ich beobachtete dieselbe zum dritten und vierten Male. Sie nimmt jedoch mit dem fortschreitenden Alter des Sprosses immer etwas längere Zeit in Anspruch und fällt in Folge dessen auch allmählich schwächer aus. An obigen drei Stämmchen wurde das Wachs am 30. Mai zum zweiten Male abgewischt, am 1. Juni begann die Regeneration mit einem leichten Reif. Bis zum Erscheinen desselben bei der zum dritten und vierten Male erfolgenden Neubildung verstrich die Zeit vom 17.—21. Juni bzw. 29. Juni bis 5. Juli. Gewiss liesse sich die Regeneration noch öfter wiederholen. Nur müsste man die Versuche zeitig im Frühjahr beginnen und in möglichst kurzen Intervallen aufeinander folgen lassen.

Um den Einfluss des Lichtes zu studiren, wurden mittlere Internodien, von denen ein Streifen Wachs entfernt war, in der früher beschriebenen Weise verdunkelt. Es zeigte sich, dass auch bei *Rubus* das Licht an der Neubildung der Wachsschicht nicht wesentlich in Frage kommt.

Macleya cordata R. Br.

Auch diese Pflanze ist durch einen dichten, körnigen Wachsüberzug ausgezeichnet, der an jüngeren Exemplaren in kurzer Zeit regenerirt wird. Im Mai nahm die Regeneration nur 2—3 Tage in Anspruch, im Juni dagegen verstrichen 8 Tage bis dieselbe erfolgt war. Am vollständigsten und schnellsten hatten wiederum die jüngeren Internodien den Wachsüberzug erneut, während an älteren diese Fähigkeit allmählich abnahm und schliesslich ganz erlosch. Als die Pflanze in Blüthe stand, war nach 14 Tagen eine Regeneration überhaupt nicht mehr zu beobachten. Nur die zwei jüngsten Stengelglieder zeigten noch einen schwachen Hauch neu gebildeten Wachses. Hiernach lässt sich also constatiren, dass mit dem Erlöschen des Längenwachstums der Pflanze auch die Regenerationsfähigkeit derselben für Wachsüberzüge erlischt.

Junge Sprosse von *Macleya* können übrigens veranlasst werden, mehrere Male hintereinander den Wachsüberzug zu erneuern. Nur dauert seine Bildung mit zunehmendem Alter entsprechend länger und fällt jedes Mal etwas schwächer aus.

Sedum.

Von *Sedum spectabile* Boreau und *Sedum Sieboldii* Sweet. wurde im Mai von jüngeren und jüngsten Blättern, sowie auch am Stengel ein Theil des Wachses abgewischt. Bis Ende Juli wurden die Pflanzen im Freien beobachtet, aber eine Regeneration des Wachses war an keiner derselben erfolgt. Es scheinen demnach dieselben diese Fähigkeit nicht zu besitzen. Es lässt sich demnach der Satz aussprechen: Pflanzen, welche Wachsüberzüge erzeugen, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dieselben zu regeneriren, sondern dies muss von Fall zu Fall erst durch das Experiment festgestellt werden. Einige Stellen am Stengel von *Sedum spectabile* hatten dort, wo das Wachs entfernt war, Kork gebildet. Da dieser jedoch sich nicht überall zeigte, konnte sein Auftreten nicht mit dem Entfernen des Wachses im Zusammenhange stehen, etwa in der Weise, dass er an Stelle des Wachses die Transpirationshemmung übernommen hätte. Er hatte sich vielmehr nur da gebildet, wo die Epidermiszellen durch Druck getödtet worden waren, also in Folge eines Wundreizes.

Mit *Sedum telephium* L. stellte ich Versuche im Gewächshause an. Anfang Januar wurden Wurzelknollen dieser Crassulacee in Töpfe gepflanzt und im Warmhause angetrieben. Die Wachsausscheidung erfolgte besonders am Stengel, an den Blättern nur schwach. Eine Regeneration der Wachsschicht war an keinem Theile der Pflanze zu beobachten. Die Blätter der in Erde gezogenen Exemplare zeigten der geringen Wachsscretion wegen eine grüne Farbe, während sie bei im Sande gezogenen und trocken gehaltenen Individuen dicht blau bereift erschienen. Es hatte hier nach den Anschein, als ob trockner Sandboden die Wachsausscheidung begünstige, was biologisch sehr begreiflich wäre. Allein ich möchte nicht sowohl die Ursache in einer gesteigerten Wachsscretion suchen als vielmehr in einer Vertheilung derselben Wachsmenge auf kleineren Raum; denn die Blätter der im Sande kultivirten Pflanzen besaßen eine weit kleinere Lamina als die der in Erde gezogenen. Dass diese Ansicht Berechtigung hat, geht auch noch daraus hervor, dass die Blätter der in Erde befindlichen Exemplare, als sie gegen das Ende der vegetativen Entwicklung immer kleiner wurden, ebenfalls dicht bereift erschienen.

Eine Anzahl Töpfe wurde von Anfang an im feuchten Raume untergebracht, so dass die aus den Wurzelknollen hervorsprossenden

Pflanzen ihre ganze Entwicklung in einer ziemlich dampfgesättigten Atmosphäre durchmachen mussten. Eine Wachsausscheidung fand auch hier statt, aber sie war doch bei Weitem geringer als unter normalen Verhältnissen. Der Grund hierfür kann nur in der herabgedrückten Transpiration zu suchen sein. Feuchte Luft kann also die Wachsausscheidung nicht vollständig hindern, wohl aber bedeutend herabmindern.

Echeveria.

Es kamen zur Untersuchung: *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri*, *E. globosa*, *E. metallica* var. *glauca*, *E. farinosa*. Diese Pflanzen wurden Ende December, bis zu welcher Zeit sie sich in Winterruhe befanden, in das Warmhaus gestellt. Dasselbst verblieben sie bis in den April zur Beobachtung. Einige Tage nach der Einstellung in das Warmhaus wurde von einer Anzahl jüngerer wie älterer Blätter das Wachs theilweise entfernt. Je ein Exemplar der genannten Pflanzen kam in den feuchten Raum, während die übrigen ohne Bedeckung blieben. An letzteren war bei Beendigung der Versuche im April eine Regeneration des Wachses nicht erfolgt. Viele der älteren Blätter, besonders wenn ihnen der Wachsüberzug fast vollständig genommen war, gingen zu Grunde, indem sie vertrockneten. Offenbar war dies eine Folge der gesteigerten Transpiration.

Bei den im feuchten Raume gehaltenen Versuchspflanzen war eine Regeneration der Wachsschicht ebenfalls unterblieben. Die neu hinzu gewachsenen Blätter zeigten eine viel schwächere Wachsschicht als die älteren, unter normalen Verhältnissen erwachsenen. Besonders bei *E. metallica* war sie so dünn, dass die jungen Blätter fast ganz grün aussahen. Die beschränkte Transpiration hatte also auch bei diesen Pflanzen eine Herabminderung der Wachsausscheidung zur Folge. Ferner zeigen die Versuche, dass die genannten *Echeveria*-Arten unfähig sind, den Wachsüberzug zu erneuern. Sie bestätigen somit den früher ausgesprochenen Satz, dass die Pflanzen, welche Wachs ausscheiden, nicht auch eo ipso fähig sind, dasselbe zu regeneriren.

Myriophyllum proserpinacoides Gill.

Diese zierliche Wasserpflanze ist am Stengel und an ihren Blättern ebenfalls von einer — allerdings nur schwachen — Wachsschicht überzogen, wodurch der über die Wasseroberfläche sich erhebende

Theil des Gewächses bereift erscheint. Ich versuchte an ihr den Einfluss einer submersen Lebensweise auf die Wachsausscheidung zu studiren. Zu diesem Zwecke wurden kräftige Sprosse im Bassin unter Wasser versenkt und hier durch angehängte Steine festgehalten. Die Blätter waren zunächst gar nicht benetzbar. Die Sprosse zeigten ein lebhaftes Längenwachsthum und eine energische Aufwärtskrümmung, wodurch sie bald wieder die Oberfläche erreichten. Sie wurden dann immer von Neuem untergetaucht. So hielt ich sie 2—3 Wochen. Die Blätter waren jetzt alle benetzt und auch etwas grösser geworden als die Luftblätter. Der Sprossgipfel mit seinen noch unentfalteten Blättern zeigte jedoch nach wie vor seinen Silberglanz, ein Beweis, dass hier die Wachsausscheidung noch stattfand. Dies fand ich auch bei der nun folgenden mikroskopischen Untersuchung bestätigt. Wenn ich Schnitte oder auch ganze Blätter auf dem Objectträger erwärmte, so rann das Wachs in Kügelchen zusammen. An den nächstfolgenden Blättern war nur noch wenig Wachs nachzuweisen und schliesslich fehlte es ganz. Es musste also nach und nach seine Ausbildung unterblieben sein. Aus dem Versuche ersehen wir, dass *Myriophyllum proserpinacoides* auch unter Wasser, also bei vollständig aufgehobener Transpiration Wachs ausscheiden kann, dass dieses aber an den älteren Gliedern der Pflanze nach und nach zu Grunde geht.

Zusammenfassung.

Pflanzen, welche Wachsüberzüge ausscheiden, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dieselben zu regeneriren.

Eine Regeneration des Wachses wurde nachgewiesen an *Ricinus communis*, *Rubus biflorus*, *Macleya cordata*. An den letzten beiden Pflanzen kann sie sogar mehrere Male hintereinander erfolgen.

Sie konnte dagegen nicht beobachtet werden an: *Sedum spectabile*, *S. Sieboldii*, *S. telephium*, *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri*, *E. globosa*, *E. metallica* var. *glauca* und *E. farinosa*.

Das Licht spielt bei der Regeneration direct keine wesentliche Rolle.

Feuchte Luft vermag die Wachsausscheidung nicht vollständig zu hemmen, wohl aber bedeutend herabzumindern.

Bei *Myriophyllum proserpinacoides* wird selbst unter Wasser Wachs ausgeschieden, aber dieses geht nach und nach zu Grunde.

3. Regeneration der Cuticula.

Ueber die Regeneration der Cuticula liegen in der botanischen Literatur, soviel mir bekannt ist, bis jetzt keine Untersuchungen vor. Nur eine einzige diesbezügliche Bemerkung findet sich in Strasburger's „Bau und Wachsthum der Zellhäute“, Jena 1882, p. 8. Dort heisst es von *Caulerpa*: „Ist durch äusseren Einfluss die Cuticula von der Zellwand zerstört worden, so kann sie wieder ersetzt werden. Es cuticularisiren dann nämlich die freigelegten Stellen bis zu grösserer oder geringerer Tiefe. In manchen Fällen gelingt übrigens nach erfolgtem Eingriffe die Cuticularisirung nicht, und die Desorganisation der Membran schreitet gegen das Innere fort.“

Mit der Frage nach der Regeneration der Cuticula hängt auf's Engste die nach der biologischen Bedeutung der Cuticula zusammen. Darum wurde auch sie in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen. Es handelte sich hierbei darum, welchen Einfluss veränderte äussere Lebensbedingungen auf die Ausbildung der Cuticula ausüben. In erster Linie war natürlich die Transpiration zu berücksichtigen, zu der ja die Cuticula in engster Beziehung steht. Durch zahlreiche Beobachtungen in der freien Natur¹⁾, wie auch durch eingehende Untersuchungen im Laboratorium ist zur Genüge bekannt, dass Pflanzen an trockenen Standorten eine derbere Cuticula entwickeln als ihre Schwestern in einer feuchten Umgebung. Die stärker ausgebildete Cuticula ist neben verschiedenen anderen Einrichtungen — wie Reduction der Blätter, dichte Behaarung, Wachsausscheidung etc. — ein Schutzmittel gegen eine zu weitgehende Transpiration, welches Schutzmittel überall da, wo dieselbe beschränkt ist, nur eine schwache Ausbildung erfährt.

Insbesondere lenkte ich meine Aufmerksamkeit auch jenem Häutchen zu, welches die grossen Interzellularräume der meisten Wasserpflanzen auskleidet und von Frank²⁾ ebenfalls als Cuticula angesprochen wird. Es mag hierbei jedoch gleich erwähnt sein, dass die wahre Natur dieses Häutchens noch keineswegs feststeht. Eine grosse Anzahl von Forschern³⁾ hält es für intercellulares Proto-

1) Siehe Literaturverzeichnis.

2) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868, p. 154.

3) E. Russow, Ueber den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsber. d. Dorpater Naturf.-Gesellsch., 1883, Sept. — G. Berthold, Ueber das Vorkommen von Protoplasma in Interzellularräumen. Ber. d. deutsch.

plasma. Dieses Häutchen wurde übrigens nicht nur bei Wasserpflanzen, sondern auch in den Interzellularräumen einer grossen Anzahl von Landpflanzen gefunden, z. B. bei *Cornus mas*, *Ligustrum vulgare*, *Mimosa pudica* etc.

Schenck¹⁾ unterzog die Beobachtungen der früheren Forscher einer kritischen Untersuchung. Er bestätigt die Auskleidung der Interzellularen, bestreitet aber, wie vor ihm schon Gardiner, die plasmatische Natur derselben. Er hält es aber auch nicht für Cuticula, wie Frank, sondern bezeichnet es in seiner Arbeit sehr oft nur als „cuticulaähnlich“. Schliesslich äussert er die Ansicht, dass die Auskleidung die äusserste chemisch metamorphosirte Lamelle der den Luftgang umschliessenden Parenchymwandung sei. Er stimmt damit der Ansicht Gardiner's zu, welche dahin lautet, dass das in Frage kommende Häutchen die verholzte oder in schleimige Substanz umgewandelte, an den Interzellulargang anstossende äusserste Schicht der Zellwand sei. Im weiteren Verlaufe seiner Untersuchungen macht es Schenck wahrscheinlich, dass die Auskleidung der Interzellularsubstanz ähnlich ist und vermuthlich auch aus der letzteren hervorgehe. „Bei der Bildung der Interzellularräume muss sich die Mittellamelle spalten, ihre Hälften überziehen dann dieselben und wachsen mit den Parenchymzellenwänden in die Fläche, wobei sie eine geringe chemische Metamorphose zu erleiden scheinen.“

Dieser kurze Ueberblick über die vorliegende Literatur mag zeigen, wie unsicher die Natur des die Interzellularräume auskleidenden Häutchens zur Zeit noch ist. Ich versuchte daher auf experimentellem Wege einige Aufschlüsse über sie zu erhalten.

Im Folgenden seien nun meine Versuche mitgetheilt. Zunächst suchte ich die Frage nach der Regeneration der Cuticula zu beantworten. Dabei stösst man sofort auf die Schwierigkeit, wie ein so zartes Häutchen, wie es die Cuticula darstellt, zu entfernen sei.

botan. Gesellsch., II, 1884, p. 20. — P. Terletzky, Ueber den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen und über das Vorkommen von Protoplasma in Zwischenzellräumen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., II, 1884, p. 169. — Schaarschmidt, Einige Fälle von Communication von Protoplasten und von Vorkommen intracellulären Protoplasmas. Ungar. Ref. Botan. Centralbl. 1884. — E. Russow, Ueber die Auskleidung der Interzellularen. Sitzungsber. d. Dorpater Naturf.-Gesellsch., 1884. — Schaarschmidt, Protoplasm. Nature 1885. — W. Gardiner, The continuity of the protoplasm in plant tissue. Nature 1885.

1) H. Schenck, Ueber die Auskleidung der Interzellulargänge. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., III, 1885, p. 217.

Einige Aussicht auf Erfolg versprach ich mir von *Agave*- und *Aloë*-Arten, da sie ja durch eine besonders derbe Cuticula ausgezeichnet sind. Ich entfernte diese — soweit dies überhaupt möglich ist — durch leises, vorsichtiges Schaben mit einem sehr scharfen Rasirmesser. Auf diese Weise kann man $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ ihrer Dicke entfernen, was unter dem Mikroskop leicht zu controliren ist. Schabt man zu tief oder mit zu grossem Druck, so sterben die Epidermiszellen ab, und unter ihnen bildet sich eine Korkschicht. Nach einiger Uebung wird es jedoch gelingen, diese Uebelstände zu vermeiden, zumal da es genügt, eine ganz kleine Fläche abzuschaben. Dieselbe wurde gekennzeichnet durch einen darum gezogenen Tuschestrich. Die Versuchspflanzen verblieben im Gewächshause unter ihren normalen Verhältnissen, eine Anzahl derselben wurde jedoch mit einer tubulirten Glasglocke überdeckt, um den Einfluss einer feuchten Atmosphäre auf die Regeneration der Cuticula zu studiren. Die Versuchszeit dauerte 6—8 Wochen. Zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung wurde der Schnitt immer so geführt, dass er zugleich die angrenzenden unversehrten Epidermiszellen traf. Durch Vergleich der so nebeneinander liegenden verletzten und unverletzten Stellen und unter Zuhilfenahme von Chlorzinkjod und Schwefelsäure konnte ich constatiren, dass eine Regeneration der Cuticula stattgefunden hatte. Die regenerirte Cuticula erreichte jedoch nicht ganz die Mächtigkeit der ursprünglichen und zeigte auch nicht die bekannten papillenförmigen Erhebungen derselben. Im feuchten Raume war ebenfalls eine Regeneration erfolgt, doch war sie bedeutend schwächer ausgefallen als unter normalen Verhältnissen. Hieraus geht unmittelbar hervor, dass die herabgedrückte Transpiration die Regenerationsfähigkeit der Cuticula bedeutend herabmindert. Diese Beobachtungen stehen im Einklange mit den Untersuchungsergebnissen Kohl's (48), nach welchem Pflanzen, wie *Tropaeolum majus*, *Lysimachia nummularia*, *Menyanthes trifoliata*, *Hedera Helix*, *Mentha aquatica*, *Thalictrum galioides*, *Lycopus europaeus*, *Lamium album* etc., wenn sie künstlich in feuchter Luft gezogen oder an ihren natürlichen Standorten eine feuchte Umgebung haben, nur eine dünne Cuticula erzeugen, während eine trockene Atmosphäre mit gesteigerter Transpiration eine derbere Ausbildung der Cuticula zur Folge hat. Die Cuticularisirung geschieht, wie bekannt, durch Einlagerung von Cutin in die Zellmembran. Ist nun ein Theil der Cuticula, wie in obigen Versuchen entfernt, so wird ein Neuzuwachs derselben von Innen her erfolgen,

indem sich immer neue Cuticulalamellen an die noch vorhandenen ansetzen und miteinander verschmelzen, bis annähernd die ursprüngliche Dicke erreicht ist. In Folge dieser Regenerationsweise zeigt auch die regenerirte Cuticula keine vollkommen glatte Aussenfläche, sondern trägt noch die Spuren des früher erfolgten Eingriffes an sich.

Es wurden nun Versuche mit *Cladophora glomerata* L. angestellt. Diese Alge, wie auch *Spirogyra*, besitzt eine zarte Cuticula, die aber concentrirter Schwefelsäure nur kurze Zeit widersteht. Es konnte natürlich nicht daran gedacht werden, dieses zarte Häutchen zu entfernen, sondern ich suchte auf einem anderen Wege zum Ziele zu kommen. Die Fragestellung lautete dahin, ob die Scheidewand, die keine Cuticula aufweist, eine solche bildet, wenn sie Aussenwand wird. Zu diesem Zwecke wurden kräftige *Cladophora*-Fäden unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung in Stücke von etwa 4—6 Zellen zerschnitten. Der Inhalt der angeschnittenen Zelle floss aus, und die nächstliegende Scheidewand wölbte sich vor. Sie war fortan Aussenwand. Die zerschnittenen Fäden wurden in Leitungswasser vier Wochen lang kultivirt. Es ist ein Vorzug der *Cladophora* für unsere Versuche gegenüber *Spirogyra*, dass die Theilstücke nicht weiter wachsen und so die ursprüngliche Scheidewand leicht wieder erkennen lassen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte sich nach Behandlung mit Chlorzinkjod und Schwefelsäure auf der neuen Aussenwand eine zarte Cuticula. Die Ursache ihrer Bildung kann zunächst nur in den veränderten Verhältnissen zu suchen sein. Während ursprünglich die Cellulosemembran von zwei Protoplasmakörpern begrenzt wurde, wird jetzt ihre Aussenseite von Wasser umspült. Der Contact mit diesem muss daher im vorliegenden Falle als nächste Ursache für die Bildung der Cuticula betrachtet werden. Ihre Aufgabe mag — da unter Wasser von einer Transpiration nicht die Rede sein kann — darin bestehen, der Zelle einen besseren Abschluss der Aussenwelt gegenüber zu verleihen.

Die typischen Wasserpflanzen weisen an ihren Stengeln und insbesondere an ihren Blättern nur eine sehr zarte Cuticula auf. Wir erblicken darin eine Anpassung an die veränderten Lebensbedingungen dieser Gewächse gegenüber den Landpflanzen. Diese Anpassung hat jedoch bei den verschiedenen Arten einen verschieden hohen Grad erreicht. Während einige noch fähig sind, unter Umständen Landformen zu bilden, haben andere diese Fähigkeit voll-

ständig verloren. Das typische Beispiel der ersteren Art ist *Polygonum amphibium* L. Auch *Ranunculus aquatilis* L. zeichnet sich in dieser Hinsicht durch seine Plasticität aus. Sonst sind nur noch wenige Beispiele dieser Art bekannt, während gerade umgekehrt die Versuche, Landpflanzen submers zu kultiviren, weit zahlreicher in der Literatur vorkommen (s. Literaturverzeichniss!). Dass beim Uebergange aus der Wasserform in die Landform tief eingreifende anatomische Veränderungen Platz greifen, ist a priori anzunehmen und durch Schenck¹⁾ experimentell erwiesen worden. Nicht zum mindesten spielt bei diesen Veränderungen die Cuticula eine Rolle. Sie ist ein wesentlicher Factor, welcher hauptsächlich mitentscheidet über die Möglichkeit, Landformen zu bilden. Ja man darf wohl sagen: Ist eine Wasserpflanze nicht fähig, eine derbere Cuticula auszubilden, so kann sie auch nicht Landpflanze werden. Und in der That findet man Hydrophyten, die durch irgend welchen Zufall auf dem Lande zu vegetiren gezwungen waren, mit einer stärkeren Cuticula ausgerüstet. Die Leipziger Gegend mit ihren zahlreichen Lachen, welche durch die Frühjahrsüberschwemmung der Elster und Pleisse entstehen und gegen den Sommer hin austrocknen, bietet besonders häufig Gelegenheit zu derartigen Beobachtungen. Wenn man das Material zur Untersuchung nicht aus der freien Natur zusammensucht, sondern experimentell verfährt, so darf man des Erfolges sicher sein, wenn man die Arten der submersen Gewächse auswählt, welche schon an ihren natürlichen Standorten zur Bildung von Landformen neigen. Es wären dies unter den häufigsten Arten die schon genannten *Polygonum amphibium* und *Ranunculus aquatilis*. Anders verhält es sich mit den Species, die bisher noch nie als Landformen beobachtet wurden. Mit ihnen stellte ich eine Reihe von Versuchen an, welche darauf hinzielten, sie als Luftpflanzen zu ziehen und sie dadurch zu veranlassen, eine stärkere Cuticula zu erzeugen. Ich verwendete *Ceratophyllum demersum* L. und *Elodea canadensis* Casp. Beide leben vollständig submers, erzeugen nicht einmal Schwimmblätter. Aus dem Wasser an die Luft gezogen, vertrocknen sie sehr bald, denn ihre sehr dünne Cuticula vermag ihnen keinerlei Schutz gegen Verdunstung zu gewähren. Es konnte daher auch nicht daran gedacht werden, sie ohne besonderen Schutz an der Luft zu kultiviren, sondern sie mussten mit einer feuchten Atmosphäre umgeben werden. Dies geschah, wie üblich, durch

1) Vergl. Anatomie der submersen Gew. Bibl. bot. 1886.

Ueberdecken mit Glasglocken. Die zur Untersuchung bestimmten Pflanzen wurden in fingerlange Stecklinge zerschnitten und so in Blumentöpfe gepflanzt, welche mit Schlamm Boden gefüllt waren. Einige Zeit blieben die Stecklinge frisch, dann aber gingen sie sämmtlich zu Grunde, selbst diejenigen, welche, wie einige Stecklinge von *Elodea*, bereits vor dem Einpflanzen Wurzeln besaßen. Ich suchte nun auf einem anderen Wege zum Ziele zu gelangen, indem ich die Versuchspflanzen nicht in Erde, sondern in Wasser kultivirte. Sie wurden jetzt auch nicht in Stücke zerschnitten, sondern in kräftigen Exemplaren in hohe Cylindergläser eingesetzt. Nachdem ihr Wachsthum begonnen, wurde die wachsende Spitze über den Wasserspiegel gezogen und durch Anbinden über demselben erhalten. Die Oeffnung der Glas cylinder war mit einer Glasplatte verschlossen, um die Luft feucht zu erhalten. Jetzt hielten sich unsere Pflanzen bedeutend länger frisch, wuchsen, wenn auch nur sehr langsam, ein Stück weiter, aber auf die Dauer vermochten sie sich doch nicht zu halten. Die über Wasser, in der feuchten Luft befindlichen Spitzentheile faulten allmählich ab. Vorher untersuchte Blätter zeigten den unter Wasser befindlichen gegenüber in ihrer Cuticula keinen bemerkbaren Unterschied. In der Unfähigkeit, eine stärkere Cuticula zu erzeugen, mag einer der Gründe liegen, weshalb die in Rede stehenden Wasserpflanzen nicht an der Luft gedeihen können. Dahin mögen auch noch eine Reihe anderer, tiefer liegender Ursachen wirken, wie das Fehlen genügender Leitungsbahnen etc. Unsere Pflanzen sind eben so einseitig an das Wasserleben angepasst, dass sie in ihrer Form eine unabänderliche Starrheit angenommen haben. Sie gleichen insofern typischen Landpflanzen, welche sich ebenso wenig dem Wasserleben, wie jene dem Luftleben anbequemen können. Zwischen diese beiden Extreme reihen sich nun alle die Pflanzen ein, die sich eine gewisse Plasticität bewahrt haben, und die daher unter Umständen einen Wechsel des Mediums ohne Schaden ertragen können.

Ebenso unabänderlich in ihrer Form wie *Ceratophyllum* und *Elodea* fand ich die Wasserblätter von *Nuphar luteum* Sm. und *Nuphar advena* L. Ich versuchte vergeblich sie als Schwimm- und Luftblätter zu ziehen. Sie vertrockneten immer sehr bald. Dagegen glückte es in einigen Fällen, die bereits gebildeten Wasserblätter von *Sagittaria sagittifolia* L. an der Luft zu erhalten. Es war dann die Cuticula bedeutend verdickt. Sehr leicht lässt sich *Hippuris vulgaris* L. als Landpflanze kultiviren. Sie vermag sogar

in ziemlich trockenem Boden auszudauern. Neben vielen anderen Veränderungen (vergl. die Angaben früherer Autoren) zeigten solche Exemplare auch eine stärkere Ausbildung der Cuticula.

Es wurde nun untersucht, welche Veränderungen die Cuticula erleidet, wenn Landpflanzen submers gehalten werden. Den meisten Erfolg versprach ich mir zunächst von den Schwimmblättern der Wasserpflanzen. Im Bassin des botanischen Gartens zu Leipzig standen mir *Nuphar luteum*, *Nuphar advena* (hat auch Luftblätter) und *Potamogeton natans* zur Verfügung. Bereits schwimmende, aber vor Allem noch ganz junge unentwickelte, noch unter Wasser befindliche Blätter wurden mit angehängten Steinen beschwert und so Wochen lang submers gehalten. Gegen diese Zwangslage reagierten die Pflanzen durch ein beschleunigtes, sehr ergiebiges Längenwachsthum der Blattstiele wie auch durch Aufwärtskrümmung derselben. Es war daher nöthig, die angehängten Steine öfters vorwärts zu schieben, eventuell auch durch Stecken von Stäben die Blätter in ihrer Lage zu erhalten. Ein vorzeitiges Gelbwerden derselben zeigte jedoch äusserlich schon an, dass sie nicht vermochten, den neuen Verhältnissen sich anzupassen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte denn auch die Cuticula der Ober- wie der Unterseite keinen bemerkbaren Unterschied den Normalblättern gegenüber. Und zwar gilt dies sowohl für die älteren wie auch für die ganz jungen submers gehaltenen Schwimmblätter. Innerhalb einer Vegetationsperiode ist es also ausgeschlossen, die zu Schwimmblättern prädestinirten Assimilationsorgane durch frühzeitige Eingriffe in Wasserblätter umzuwandeln. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass diese Umwandlung nicht durch Jahre lange Kultur unter Wasser gelänge. Es scheint dies sogar höchst wahrscheinlich, wie man nach einer Notiz Goebel's¹⁾ annehmen muss. Der genannte Forscher sah an den tiefsten Stellen des Würmsees Exemplare von *Nuphar luteum* wachsen, die nur Wasserblätter besaßen. Sie standen in so bedeutender Tiefe, dass Schwimmblätter nie an die Oberfläche gelangen konnten.

Eine Beobachtung über die Schwimmblätter von *Nuphar advena*, welche ich gelegentlich meiner Versuche machte, möchte ich hier noch anfügen. Sie betrifft die Mitwirkung der Adhäsion bei der Bildung der Schwimmblätter. Diese Kraft ist bei der ziemlich umfangreichen Blattfläche nicht unbedeutend. Sobald sich das

1) Pflanzenbiologische Schilderungen, Marburg 1891, II. Theil, p. 303.

Blatt auf dem Wasser ausgebreitet hat, wird es festgehalten, und während nun der Blattstiel noch in die Länge wächst, gleitet die Lamina auf der Wasseroberfläche hin, da der aufwärts wachsende Blattstiel die Adhäsion nicht zu überwinden vermag. Werden aber Schwimmblätter, bevor noch der Blattstiel sein Längenwachstum eingestellt hat, mit Gewalt vom Wasser abgehoben, so entwickeln sie sich als Luftblätter weiter. Wurden umgekehrt Blätter, die als Luftblätter bestimmt waren, mit ihrer Unterseite auf das Wasser gedrückt, so wurden sie Schwimmblätter. Hierbei spielt auch noch die frühere oder spätere Entfaltung des Blattes eine Rolle. Die Schwimmblätter entfalten sehr bald ihre Lamina, so dass diese sich auf dem Wasser ausbreiten kann, während die Luftblätter erst zur Entfaltung kommen, nachdem sie der Blattstiel durch energisches Wachstum bereits über den Wasserspiegel emporgetragen hat.

Bessere Resultate als mit den besprochenen Wasserpflanzen erhielt ich mit *Mentha aquatica* L. und *Polygonum hydropiper* L. Erstere bezeichnet schon Kohl¹⁾ als eine sehr plastische Pflanze. Er kultivirte sie in feuchter und trockener Luft, in trockenem und nassem Boden und fand sie immer in Zweck entsprechender Weise abgeändert. Nicht zum mindesten war hieran auch die Cuticula theilhaft. Sie hatte an den in feuchter Umgebung erwachsenen Exemplaren nur eine schwache Ausbildung erfahren. Kohl hat in seiner Arbeit zwar nur die Stengel daraufhin untersucht, aber es lässt sich seine Beobachtung gewiss ohne Weiteres auch auf die Blätter übertragen, die ja in noch weit höherem Maasse als die Stengel an der Transpiration theilhaft sind. Ich versuchte nun *Mentha aquatica* völlig unter Wasser zu kultiviren. Junge Pflänzchen versetzte ich in Blumentöpfe und senkte diese im Bassin unter das Wasser. Hier gediehen sie fröhlich weiter, und ich hatte nur nöthig, zuweilen die anhaftenden Algen zu entfernen, damit den Blättern nicht das Licht entzogen wurde.

Polygonum hydropiper fand ich zufällig in einer Lache unter Wasser wachsend. Es waren Keimpflanzen von 15—20 cm Länge. Die Samenkörner stammten jedenfalls von vorjährigen Uferpflanzen ab. Die Pflänzchen standen dicht beieinander und sahen so frisch aus, dass sie vollständig den Eindruck typisch submerser Gewächse machten und der dunklen Wassertiefe einen heiteren Schmuck verliehen.

1) l. c., p. 105.

Bei der mikroskopischen Untersuchung fand ich die Anatomie der Blätter wesentlich verändert. Die Zellwände waren sehr dünn geblieben. Das Parenchym hatte sich durch Bildung zahlreicherer Intercellularräume aufgelockert. Das Palissadengewebe zeigte nicht mehr seine charakteristische Form, sondern die Zellen desselben waren breiter und kürzer geworden. Bei *Mentha* war die Haarbildung unterblieben. Das alles sind Veränderungen, die von H. Schenck, Kohl und früheren Forschern des Näheren beschrieben worden sind (s. Literatur!). Die Cuticula, auf die mir es besonders ankam, war so dünn ausgebildet, dass sie bei starker Vergrößerung kaum zu erkennen war, während sie an normal erwachsenen Blättern schon bei schwacher Vergrößerung und ohne Anwendung von Chlorzinkjod wahrgenommen werden konnte.

Die geringe Ausbildung der Cuticula hat ihren Grund offenbar in dem Wachsthum unter Wasser. Hierbei kommen jedoch zwei Factoren in Frage: Ist es lediglich der Contact mit Wasser, welcher die Cuticulabildung unterdrückt, oder ist die gehemmte Transpiration die wirkende Ursache? Um diese beiden Factoren zu trennen, brachte ich die Versuchspflanzen in einen vollständig dampfgesättigten Raum. Damit fällt der eine Factor aus. An seine Stelle tritt der Contact mit Luft, während die Transpiration fast beschränkt ist wie unter Wasser. Als Versuchspflanze wählte ich *Lysimachia Nummularia* L. Sie erwies sich als überaus plastisch, so dass sie vor allen anderen für derartige Versuche verwendbar ist. Ich fand sie in einer Lache vollständig submers wachsend. Im Berliner Aquarium sah ich sie ebenfalls als Wasserpflanze behandelt. Dass eine so vorzügliche Anpassung an fremde Verhältnisse nur mit tiefgreifenden anatomischen Veränderungen verknüpft ist, ist selbstverständlich. Die Cuticula war wiederum nur als ungemein zartes Häutchen zu erblicken. In Folge dessen trockneten an die Luft gezogene Exemplare nach Art der echten Wasserpflanzen sehr bald ein. Ein diesbezüglich angestellter Versuch ergab folgendes Resultat: Bei einer Zimmertemperatur von 20° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 60 % war die Wasserform von *Lysimachia* in einer Stunde vollständig vertrocknet, während die zum Vergleich herangezogene Landform in dieser Zeit kaum ein Welkwerden anzeigte.

Um nun die aufgeworfene Frage zu entscheiden, verpflanzte ich eine Anzahl *Lysimachia*-Exemplare in hohe und ziemlich weite Cylinderglasser, deren Boden mit der nöthigen Erde bedeckt war.

Ich liess die Pflanzen zunächst einige Zeit unter Wasser wachsen, bis sie mit ihren Spitzen die Oberfläche erreichten. Darauf band ich sie an Stäben fest, und sie wuchsen nun in den über dem Wasserspiegel befindlichen feuchten Raum hinein. Derselbe wurde einfach dadurch hergestellt, dass ich die Oeffnung des Cylinders mit einer Glasplatte verschloss und die innere Wand des Gefässes mit Fliesspapierstreifen belegte, welche einige Centimeter in das Wasser eintauchten. Um die Transpiration möglichst vollständig zu verhindern, wurden die Kulturgefässe so gestellt, dass kein Sonnenstrahl sie treffen konnte. Für derartige Versuche befindet sich an der Nordseite des botanischen Instituts ein kleines Gewächshaus. Man hat hier nur nöthig, die schräg einfallenden Strahlen der Morgen- und Abendsonne durch Schirme abzuhalten. So wuchsen meine Pflanzen sechs Wochen lang in einem absolut dampfgesättigten Raume. Sie blieben ganz gesund und zeigten bei der mikroskopischen Untersuchung eine so feine Cuticula, wie wir sie an den unter Wasser gewachsenen Blättern zu sehen gewohnt sind. Hieraus geht mit Bestimmtheit hervor, dass die geringe Ausbildung der Cuticula einzig und allein die Folge der unterdrückten Transpiration ist. Dem Contact mit Wasser wie auch dem mit Luft (als solchem) ist dagegen eine derartige Einwirkung abzusprechen. Auf Grund der gemachten Erfahrung lässt sich weiter folgern, dass umgekehrt eine gesteigerte Transpiration bei manchen Pflanzen die Veranlassung zur Ausbildung einer derberen Cuticula wird. Dies fand ich vollständig bestätigt bei unserer im feuchten Raume erzogenen *Lysimachia*. Ich gewöhnte sie nach und nach an eine trockenere Luft, bis sie schliesslich in der freien Atmosphäre weiter wachsen konnte. Als Folge der gesteigerten Transpiration war eine wesentliche Verdickung der Cuticula zu beobachten. Dadurch nur war es der Pflanze überhaupt möglich, die neuen Verhältnisse zu überstehen. Was wir hier im Kleinen beobachteten, kann uns veranschaulichen, wie die Natur im Grossen verfuhr bei der Herausbildung der an bestimmte Standorte angepassten Pflanzenarten, wodurch jene charakteristischen Florengebiete zu Stande kamen, deren Glieder durch ihre Zweckmässigkeit unsere Bewunderung erregen¹⁾. Bei dieser natürlichen Zuchtwahl konnten überhaupt nur die Pflanzen in Betracht kommen, die von Hause aus eine gewisse Plasticität besaßen, denn die anderen gingen vor-

1) Vergl. Goebel, l. c., p. 217 ff.

zeitig zu Grunde. Indem nun einer der äusseren Factoren in hervorragender Weise auf die plastischen Pflanzen einwirkte, einwickelte sich diese nach einer bestimmten Richtung hin. So mögen wir uns die Entstehung der Wüsten- und Steppenpflanzen vorstellen, die uns heute mit einer mächtigen Cuticula ausgerüstet entgegentreten, und der Hydrophyten, die sich alle durch eine zarte Cuticula auszeichnen.

Zuletzt seien noch einige Versuche besprochen, welche die Reactionsfähigkeit der „inneren Cuticula“ auf veränderte äussere Einflüsse klarlegen sollten. Mit „innerer Cuticula“ will ich der Kürze wegen jenes schon Eingangs besprochene, stofflich noch wenig bekannte Häutchen bezeichnen, welches die grösseren Inter-cellularräume vieler Pflanzen auskleidet. Frank¹⁾ hat es, wie bereits früher erwähnt, als echte Cuticula angesprochen. Er äussert sich hierüber folgendermassen: „Wo die Inter-cellularräume mit Luft erfüllt sind, haben die den Hohlraum auskleidenden Zellen eine analoge Bedeutung wie die Epidermiszellen. Diese Analogie findet einen weiteren Ausdruck darin, dass die an den Inter-cellularraum grenzende Membran jener Zellen an der Aussenfläche eine mehr oder weniger deutliche Cuticula bildet.“ Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass die umgebende Luft als solche zur Cuticula in keiner Beziehung steht, sondern nur insofern, als sie die Transpiration hindert oder fördert. Da nun die Luft in den Inter-cellularräumen annähernd dampfgesättigt sein muss, so kann von einem Einfluss derselben auf die Bildung der Cuticula überhaupt nicht die Rede sein. Behandelt man das Häutchen mit Chlorzinkjod oder mit Schwefelsäure, so muss man ihm ebenfalls die Cuticulanatur absprechen; denn erstens nimmt es nicht die intensiv braune Färbung an, wie man sie bei einem Vergleiche an demselben Querschnitte an der Epidermis beobachtet, zweitens kann es auch nicht der Einwirkung concentrirter Schwefelsäure widerstehen. Es löst sich gleichzeitig mit der Cellulosemembran oder nur einen Augenblick später auf, während die Cuticula der Epidermis erhalten bleibt. Beide Häutchen zeigen also ein verschiedenes Verhalten, und es ist daher unzulässig, sie zu identificiren.

Bei meinen Versuchen ging ich von der Erwägung aus: Da eine gesteigerte Transpiration die Bildung der Cuticula begünstigt, können dann die grosse Inter-cellularräume begrenzenden Zellen

1) l. c., p. 154.

durch eben dieses Mittel nicht veranlasst werden, Cuticula zu erzeugen, beziehentlich eine eventuell vorhandene zu verstärken? Als Versuchspflanzen wählte ich *Zantedeschia aethiopica* Spreng., *Sagittaria sagittifolia* L. und *Nuphar advena*. Bei den ersten beiden konnte ich eine „innere Cuticula“ nicht nachweisen, sondern ich fand bei Behandlung mit Chlorzinkjod die Zellmembranen gleichmässig blau gefärbt, wohl aber ist dieselbe bei letzterer verhältnissmässig leicht zu erkennen, am leichtesten an den Ueberbrückungsstellen der benachbarten Zellen.

Die Blattstiele der genannten Pflanzen wurden in ihrer oberen Hälfte mit einem Schlitz versehen, in welchen, um ihn klaffend zu erhalten, kleine Holzkeile eingetrieben wurden. Hierdurch war eine ergiebige Communication der Innenräume mit der äusseren Luft geschaffen. Bei einigen Versuchspflanzen wurde dieselbe einfach dadurch hergestellt, dass ich den Blattstiel wenig unterhalb der Lamina quer durchschnitt. Den Stummel muss man dann aber anbinden, da er sich sonst — offenbar in Folge des Eingriffes — unter das Wasser biegt. Die Krümmung erfolgt in dem unter der Wasseroberfläche befindlichen Theile des Blattstiels. Ob sie lediglich durch die Verletzung oder die dadurch bedingte gesteigerte Transpiration der Innenräume veranlasst wird, muss dahin gestellt bleiben.

Nach 4—6 Wochen wurden die Blattstiele der Untersuchung unterzogen. Bei *Zantedeschia* und *Sagittaria* konnte ich eine Veränderung an der Aussenwand der die Interzellularräume umgrenzenden Zellen nicht entdecken, sondern sie färbten sich nach wie vor mit Chlorzinkjod gleichmässig blau. Die Wundflächen waren auch nicht, wie dies bei sehr vielen Pflanzen zu geschehen pflegt, durch Korkgewebe abgeschlossen, sondern den einzigen Schutz gewährten die oberflächlichen, abgestorbenen und eingetrockneten Zellen. Die unmittelbar unter dieser Schicht gelegenen Interzellularräume zeigten jedoch eine merkwürdige Veränderung. Sie waren nach Art der Thyllen von einem parenchymatischen Zellgewebe erfüllt. Dasselbe verdankte seinen Ursprung den die Hohlräume begrenzenden Zellen. Diese waren zu langen Schläuchen ausgewachsen, in welchen eine Quertheilung stattgefunden hatte.

Ganz dieselbe Erscheinung war auch bei *Nuphar advena* zu beobachten. Hier zeigte sich jedoch auch die Aussenwand der die Lufträume umgrenzenden Zellen verändert. Diese Veränderung erstreckte sich jedoch nur soweit als der Schlitz reichte und war hier wiederum in der Nähe der Wundflächen am augenfälligsten.

In manchen Intercellularräumen war das Häutchen auf Strecken hin abgehoben, in anderen war es zu einigen oder zahlreichen Bläschen aufgetrieben. Eine derartige Bemerkung machte schon Schenck an dem Rhizome eines Exemplares von *Limnanthemum Nymphaeoides*, welches am Ufer eines Tümpels sich als Landform entwickelt hatte (s. Fig. 2 auf Taf. XIV, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1885).

In einigen Intercellularräumen war das Häutchen bedeutend verdickt, so dass es die Cellulosemembran an Mächtigkeit 2—3 mal übertraf. In solchen Fällen machte es durchaus nicht den Eindruck einer Cuticula, sondern eher den einer Schleimabsonderung. So sehen wir also das Häutchen in verschiedener Weise auf den äusseren Eingriff hin reagiren. Das Wirkende bei demselben scheint weniger die Verwundung als vielmehr — wenn wir die Beobachtung Schenck's berücksichtigen — die gesteigerte Transpiration zu sein.

Ueber die Natur des Häutchens konnte ich trotz der Veränderung, welche dasselbe erfahren hatte, keinen Aufschluss erlangen. Ich behandelte es nochmals mit Chlorzinkjod und Schwefelsäure. Durch ersteres wurde es weder blau noch braun gefärbt, sondern hellgelb; gegen letztere war es nicht widerstandsfähig. Demnach ist es weder reine Cellulose noch typische Cuticula. Wurden Querschnitte in Alkohol gelegt und dann Wasser zugesetzt, so war eine merkliche Quellung nicht zu beobachten. Das Häutchen kann also auch nicht aus Schleim bestehen. Reagenzien auf Pektinstoffe, wie Methylblau-Essigsäure, Chromsäure erwiesen sich ebenfalls als unwirksam. Es lässt sich demnach mit Schenck im Allgemeinen über das Häutchen nur soviel aussagen, dass es die äusserste, chemisch metamorphosirte Lamelle der den Luftgang umschliessenden Parenchymwandung ist. Es besitzt die Fähigkeit, auf äussere Eingriffe zu reagiren und muss daher mit den Zellen noch in lebendigem Verbande stehen.

Zusammenfassung.

Agave americana, *Aloë ligulata* und *A. sulcata* besitzen die Fähigkeit, die Cuticula, wenn sie abgeschabt wurde, unter normalen Verhältnissen zu regeneriren.

Die Regeneration derselben vollzieht sich auch im feuchten Raume, fällt aber etwas geringer aus.

Wird die Querwand von *Cladophora glomerata* Aussenwand, so entsteht an ihr eine Cuticula.

Verschiedene typische Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum demersum* und *Elodea canadensis*, vermögen nicht, ihre Cuticula zu verstärken. Es gelang daher nicht, sie allmählich zu Landpflanzen heranzuziehen. Aus eben diesem Grunde können Wasserblätter von *Nuphar luteum* und *N. advena* nicht zu Schwimmblättern werden.

Dagegen glückte es, Wasserblätter von *Sagittaria sagittifolia* als Luftblätter und *Hippuris vulgaris* als Landpflanze zu kultiviren. In beiden Fällen hatte sich die Cuticula stark verdickt.

Von Landpflanzen können sich *Mentha aquatica*, *Polygonum hydropiper* und *Lysimachia Nummularia* mit Leichtigkeit einer submersen Lebensweise anpassen. Die Cuticula ist dann nur als ein sehr zartes, kaum nachweisbares Häutchen ausgebildet.

Diese geringe Ausbildung derselben ist einzig und allein die Folge der vollständig gehemmten Transpiration.

Das von Frank als Cuticula bezeichnete Häutchen, welches die Interzellularräume vieler Wasserpflanzen auskleidet, reagirt auf eine gesteigerte Transpiration, indem es sich theilweise von der Zellmembran abhebt oder mehr oder weniger zahlreiche Bläschen bildet oder auch sich bedeutend verdickt.

Etwas Bestimmtes über die chemische Beschaffenheit des Häutchens lässt sich jedoch nicht aussagen. Nur so viel ist gewiss, dass es als echte Cuticula nicht gelten kann.

Gesammtergebniss.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen sind in der Hauptsache folgende:

Wird das Dickenwachsthum junger Zweige vollständig gehemmt, so findet trotzdem die Bildung des Periderms statt.

Die so entstandenen Korkzellen weichen an Zahl und Form nur wenig von den unter normalen Verhältnissen gebildeten ab.

Die Bildung des Periderms steht also nicht in nothwendigem, ursächlichem Zusammenhange mit dem Dickenwachsthum.

Auch die Regeneration des Periderms an zwei- und mehrjährigen Zweigen wird durch die Hemmung des Dickenwachsthumes nicht aufgehalten.

Wird im Freien von einem Zweige das Periderm abgeschält, so wird dasselbe aus dem Rindenparenchym regenerirt. Im Allgemeinen erreicht die Zahl der regenerirten Korkzellen nicht die

der normal gebildeten. Eine Ausnahme macht jedoch der junge Zweig von *Sambucus nigra*. Hier hat die Entfernung des Periderms eine Beschleunigung in der Korkbildung zur Folge.

Im feuchten Raume geschieht die Neubildung des Periderms nach einem anderen Modus. Die blossgelegten Rindenparenchymzellen wachsen zu langen Schläuchen aus und bilden so über der Wundfläche einen Callus, aus welchem dann die Regeneration des Periderms erfolgt.

Eine solche callöse Wucherung entsteht aber nur, wenn beim Abschälen des Periderms das Rindenparenchym verletzt wurde.

Eine Regeneration der Epidermis konnte an den von mir untersuchten Pflanzen nicht beobachtet werden. Im Freien trockneten die zum Theil von der Epidermis entblösten Blätter ein oder bildeten Kork. Eben dieses Wundgewebe entstand im feuchten Raume an allen Blättern, jedoch durch Vermittelung einer callösen Wucherung.

Pflanzen, welche Wachs ausscheiden, haben nicht eo ipso auch die Fähigkeit, dasselbe zu regeneriren.

Eine Regeneration des Wachses wurde nachgewiesen an: *Ricinus communis*, *Rubus biflorus* und *Macleya cordata*. An den letzten beiden Pflanzen kann sie sogar mehrere Male hintereinander folgen.

Sie erfolgt am schnellsten und vollständigsten, wenn die Pflanzen noch im lebhaften Wachstume stehen und erlischt allmählich gegen das Ende der Vegetationsperiode hin.

Manche Pflanzen können die verloren gegangene Wachsschicht nicht wieder erzeugen. Als solche erwiesen sich: *Sedum spectabile*, *S. Sieboldii*, *Sed. telephium*, *Echeveria metallica*, *E. Scheideckeri* etc.

Das Licht spielt bei der Regeneration des Wachses keine Rolle.

Feuchte Luft vermag die Wachsausscheidung nicht vollständig zu hemmen, wohl aber bedeutend herabzumindern.

Bei *Myriophyllum* wird selbst unter Wasser Wachs ausgeschieden, aber dieses geht allmählich wieder zu Grunde.

Agave americana, *Aloë ligulata* und *Aloë sulcata* besitzen die Fähigkeit, die Cuticula, wenn sie abgeschabt wurde, unter normalen Verhältnissen zu regeneriren.

Die Regeneration vollzieht sich auch im feuchten Raume, fällt aber etwas geringer aus.

Wird die Querwand von *Cladophora glomerata* Aussenwand, so entsteht an ihr eine Cuticula.

Typische Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum demersum* und *Elodea canadensis*, vermögen nicht, ihre Cuticula wesentlich zu verstärken. Es gelang daher nicht, sie allmählich zu Landpflanzen heranzuziehen.

Aus eben diesem Grunde können Wasserblätter von *Nuphar luteum* und *N. advena* nicht zu Schwimmblättern werden.

Von Landpflanzen können sich *Mentha aquatica*, *Polygonum hydropiper* und *Lysimachia Nummularia* mit Leichtigkeit einer submersen Lebensweise anpassen. Die Cuticula ist dann nur als ein sehr zartes, kaum nachweisbares Häutchen ausgebildet.

Diese geringe Ausbildung derselben ist einzig und allein die Folge der vollständig gehemmten Transpiration.

Das von Frank als Cuticula bezeichnete Häutchen, welches die Intercellularräume vieler Wasser- und Landpflanzen auskleidet, reagirt auf eine gesteigerte Transpiration, indem es sich theilweise von der Zellmembran abhebt oder mehr oder weniger zahlreiche Bläschen bildet oder auch sich bedeutend verdickt.

Etwas Bestimmtes über die chemische Beschaffenheit des Häutchens lässt sich jedoch nicht aussagen. Nur soviel ist gewiss, dass es als echte Cuticula nicht gelten kann.

Leipzig.

Botanisches Institut.

Literatur-Verzeichniss.

I. Ueber Peridermbildung.

1. Mohl, Untersuchungen über die Entwicklung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dikotylen. Vermischte Schriften 1845, p. 212.
2. Hanstein, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Baumrinde. Berlin 1853.
3. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1858—63, II. Bd., p. 39.
4. Müller, Die Rinde unserer Laubhölzer. Inaug.-Dissert., Breslau 1875.
5. Vesque, Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce. Ann. d. sc. nat., VI. sér., 1875, t. II, p. 82—198.
6. Höhnelt, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1877, Nov.
7. Bachmann, Korkwucherungen auf Blättern. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1879—81, XII. Bd., p. 191—236.

8. Möller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.
9. Gerber, Die jährliche Korkproduction im Oberflächenperiderm einiger Bäume. Halle 1884.
10. Kügler, Ueber den Kork von *Quercus suber*. Archiv d. Pharmacie, 3. Reihe, 22. Bd., 6. Heft, 1884, p. 217—230.
11. A. Weiss, Ueber Korkbildung. Sitzg. d. bot. Ver. München v. 11. März 1885. Mitgeth. Botan. Centralbl. 1886, p. 367.
12. Ross, Beiträge zur Entwicklung des Korkes an den Stengeln blattarmer oder blattloser Pflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1886, Bd. IV, p. 362—369.
13. Gregory, Development of cork-wings on certain trees. The Bot. Gaz., XIII, 1888, p. 249.
14. H. Duliot, Note sur la formation du périderme.
15. — —, Sur le périderme des Légumineuses. J. de Bot., 1883, p. 71—76.
16. Ross, Contribuzioni alla conoscenza del periderma. Malp. III, 1889, p. 513 bis 539 und Malp. IV, 1890, p. 83—123. Ref. Just's Jahresber. 1889, p. 654; u. 1890, p. 619.
17. Duliot, Recherches sur le périderme. Ann. d. sc. nat., 7. sér., t. X, 1889, p. 325—395.
18. Kny, Ueber die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1889, p. 154.
19. Wiesner, Ueber das Saftperiderm. Oesterr. botan. Zeitung 1890, Bd. XL, No. 3, p. 107—111.
20. J. E. Weiss, Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung. Denkschriften der Königl. Bayr. Botan. Gesellsch. zu Regensburg, VI. Bd., 1890.
21. Gilson, La subérine et les cellules du liège. La Cellule, recueil de cytologie et d'histologie générale, VI, 1890, p. 63—114.
22. Wisselingh, Sur la lamelle subéreuse et la subérine. Arch. Néerland. 1893, t. XXVI, p. 305—323. Ref. Botan. Zeitung 1893, II. Abth., p. 247—250.
23. Flückiger, Ueber das Suberin und die Zellen des Korkes. Arch. d. Pharmacie, 1892, Bd. CCXXVIII, p. 690—700.
24. Wisselingh, Over cuticularisatie en cutin. Ref. Botan. Centralbl. 1895, 62. Bd., p. 234.
25. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., 1895. II. Abschnitt: Von den Wunden, p. 24 ff.
26. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 2. Aufl., 1890.

II. Ueber Cuticulabildung.

27. Mohl, Verm. Schriften, 1845, p. 260. Ueber die Cuticula der Gewächse.
28. Irmisch, Ueber *Polygonum amphibium*, *Lysimachia vulgaris* etc. Botan. Zeitung, 1861, p. 105 ff.
29. Hildebrand, Ueber die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Botan. Zeitung 1870, p. 1.

30. Askenasy, Ueber den Einfluss des Wachsthummediums auf die Gestalt der Pflanzen. Botan. Zeitung 1870, p. 193.
31. Rosanoff, Ueber den Bau der Schwimmorgane von *Desmanthus natans*. Botan. Zeitung 1871, p. 829.
32. Ernst, Ueber die Anschwellung des unter Wasser befindlichen Stammtheiles von *Aeschynomene hispidula*. Botan. Zeitung 1872, p. 556.
33. Lewakoffski, Ueber den Einfluss des Wassers auf das Wachsthum der Stengel und Wurzeln einiger Pflanzen.
34. —, Zur Frage über den Einfluss des Mediums auf die Form der Pflanzen. Diese beiden Arbeiten ref. in Just's Jahresber. 1873, p. 594.
35. Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Halle 1881.
36. Mer, Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Bull. de la soc. bot. de France, t. XXX, 1881, p. 89.
37. Vesque et Viet, De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. Ann. des sc. nat., 6. sér., t. XII, 1881, p. 167.
38. Areschoug, Palissadenparenchym als Anpassung für Trockenheit des Standortes. Engler's botan. Jahrb., II, 1882.
39. Johow, Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XV, 1884, p. 282.
40. Volkens, Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. d. botan. Gartens und d. botan. Museums Berlin, 1884, Bd. III, p. 1.
41. Costantin, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat., 6. sér., XIX, 1884, p. 287.
42. H. Schenck, Ueber Structuränderung submers vegetirender Landpflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II, 1884, p. 481.
43. — —, Biologie der Wassergewächse. Bonn 1885.
44. Costantin, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. Ann. des sc. nat., 7. sér., t. I, 1885, p. 135.
45. H. Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Botanica, 1886.
46. Costantin, Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Bull. soc. bot. de France, XXXII, 1885.
47. —, Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. des sc. nat., 7. sér., t. III, 1886, p. 94.
48. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.
49. Noack, Der Einfluss des Klimas auf die Cuticularisation und Verholzung der Nadeln einiger Coniferen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 519.
50. Vaizey, On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell-walls in Moses. Ann. of Bot., 1887.

51. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.
 52. Ambronn, Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membran. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. VI, 1888, p. 226.
 53. Eberdt, Ueber das Palissadenparenchym. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 1888, p. 371.
 54. Burgerstein, Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen. Verhandl. d. k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. in Wien, II, 1889, p. 457.
 55. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitung 1894, p. 127.
-

Vita.

Ich, Friedrich Hermann Tittmann, wurde am 12. October 1863 in Leipnitz geboren und evangelisch-lutherisch getauft. Ich besuchte zunächst die Volksschule meiner Heimath. Von meinem 11. Jahre an genoss ich ausserdem noch Privatunterricht durch den Geistlichen des Ortes. Ostern 1878 bezog ich das Lehrerseminar zu Grimma. Nach bestandener Schulumtscandidatenprüfung wurde ich Ostern 1884 in Niederplanitz bei Zwickau als Hilfslehrer angestellt. Michaelis 1886 bestand ich das Wahlfähigkeitsexamen und wendete mich nun nach Leipzig, wo ich zunächst als provisorischer Lehrer Anstellung erhielt. Zu meiner weiteren Ausbildung besuchte ich Vorlesungen an der hiesigen Universität. Ich hörte die Herren Professoren Wundt, Pfeffer, Leuckart, Wiedemann, Wislicenus, Credner, Fischer, Marshall und Privatdocent Dr. Karsten. Ausserdem arbeitete ich im Seminar für experimentelle Psychologie des Herrn Professor Wundt, hatte das physikalische Practicum des Herrn Professor Wiedemann belegt und widmete mich längere Zeit botanischen Untersuchungen im Laboratorium des Herrn Geheimrath Professor Pfeffer. Durch dessen gütige Unterstützung war es mir vergönnt, bereits eine botanische Arbeit zu veröffentlichen, welche 1894 in Pringsheim's Jahrbüchern f. wiss. Botanik erschienen ist.

Allen den genannten Herren spreche ich für ihre vielseitigen Anregungen den herzlichsten Dank aus. Insbesondere gilt derselbe Herrn Geheimrath Professor Pfeffer für das mir während meines Arbeitens im botanischen Institute alle Zeit entgegengebrachte Wohlwollen und die stetige Förderung und Anregung bei Ausführung der vorliegenden Arbeit.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00614 0867