

## Untersuchungen über die Bedeutung der Stomata für das Lichtbedürfniss und die Transpiration der Laubblätter.

### 1.

Unter den in den letzten Jahren gestellten Preisaufgaben der Pariser Akademie der Wissenschaften befindet sich eine recht interessante aus dem Gebiete der Pflanzenphysiologie: »étudier le rôle des stomates dans les fonctions des feuilles.« Dieser Gegenstand ist deshalb so interessant, weil über die Bedeutung der Stomata unter den Gelehrten eine grosse Verschiedenheit der Ansichten herrscht. Es ist sogar die Behauptung aufgestellt worden, dass diese mikroskopisch kleinen Organe in der Oberhaut gar keine wesentliche Bedeutung hätten; dieser Behauptung möchte ich zunächst mit einigen Bemerkungen entgentreten.

Aus dem Umstande, dass es Stomata an den verschiedensten Stellen der Pflanze gibt, z. B. auch an Früchten und unterirdischen Theilen, darf man nicht folgern, dass sie keinen wesentlichen Antheil an den Functionen der Blätter haben; man übersieht dabei, dass sie an den Blättern in sehr grosser Anzahl, dagegen an den andern Theilen der Pflanze in verhältnissmässig geringer Zahl, sogar sporadisch, auftreten. Man kann ferner nicht läugnen, dass sie die natürlichen Mündungen der Intercellulargänge nach aussen sind und also die Diffusionsbewegung zwischen der im Innern des Blattes befindlichen und der äussern Luft vermitteln müssen. Will man sich aber auf die Thatsache berufen, dass es bei den Stomaten Missbildungen gebe und dass bei gewissen Pflanzen die Stomata sich in einem solchen Zustande befinden, dass sie unmöglich irgend eine Bedeutung für den betreffenden Pflanzentheil haben könnten, so übersieht man, dass bei jedem Organe überhaupt, wenn wir den verschiedenen Grad seiner Ausbildung in den verschiedenen Klassen, Ordnungen und Familien der Pflanzen oder Thiere betrachten, Derartiges vorkommt, ohne dass wir berechtigt sind, demselben überall da, wo es gehörig ausgebildet ist, jede wesentliche Bedeutung oder Function abzusprechen. Solche Fälle, wo Stomata ihren Functionen ganz entfremdet sind und keinen Nutzen, keine Bedeutung für den Pflanzentheil haben, sind die folgenden. Bei *Aloë nigricans* hat Schleiden (Grundzüge, Aufl. 2. Thl. 1. S. 265. Fig. 97) beobachtet, dass beide Spaltöffnungszellen in einer Einsenkung der Oberhaut liegen und der dadurch von ihnen gebildete kleine Kanal regelmässig mit Harzkörnchen verstopft ist, welche von den Oberhautzellen abgeschieden werden; in ihnen und zum Theil in den Parenchymzellen finden sich nämlich dieselben Harzkörnchen vor. Bei manchen Coniferen (Thomas, »zur vergleichenden Anat. der Coniferen-Laubblätter,« in Pringsh. Jahrb. 1864) sind die Stomata fast ganz mit einem Häutchen von Harz überzogen, welches man erst wagschmelzen muss, um sie deutlich zu erkennen. Bei einer Anzahl von *Equisetum*-Arten liegen die Stomata ganz unter der Oberhaut, z. B. *E. hiemale*, *giganteum* etc., welche Milde in seinem *Consp. Equisetorum omnium*, Wien 1862, aufzählt und unter der Benennung *Equiseta cryptopora* zusammenfasst (man vergl. auch die schönen Abbildungen von Duval-Jouve, hist. nat. des *Equisetum*

de France, 1864). — Dies Alles sind indess nur vereinzelte Fälle, wenn wir die gesammte Pflanzenwelt bis zu den Moosen herab ins Auge fassen; wir dürfen uns deshalb keineswegs abhalten lassen, die Functionen dieser kleinen Organe überall, wo sie nicht rudimentär oder missgebildet sind, zu erforschen. —

Bei der Schwierigkeit, eine exakte Untersuchungsmethode zu finden, welche zur Lösung des Problems führt, darf man sich nicht wundern, dass die bei der Pariser Akademie eingelaufenen drei Arbeiten zwar schätzenswerthe und treffliche Materialien zur Beantwortung der Frage brachten, aber die Frage selbst nicht positiv und endgiltig entschieden. Aus dem über diese Arbeiten im Juli 1870 in den *comptes rendus* der Akademie veröffentlichten Berichte der betreffenden Gelehrten-Commission (Duchartre, Decaisne, Tulasne, Naudin, Brongniart) ersehe ich übrigens auch, dass der Wunsch derselben dahin geht, den Antheil genau festzustellen, welchen die Stomata an der durch die Blattoberhaut stattfindenden Transpiration, an der Ausscheidung und Absorption von Kohlensäure und Sauerstoff haben; zu diesem Zwecke wird empfohlen, die Verschiedenheit in der functionellen Thätigkeit der Ober- und Unterseite solcher Blätter zu erforschen, welche nur auf einer Seite mit Stomaten versehen sind und es wird die Preisaufgabe von Neuem zur Concurrenz ausgeschrieben. Indem die Gelehrten-Commission bei solcher Präcisirung der Preisaufgabe nur an eine Bedeutung der Stomata für den Durchgang von Luft und Gasen denkt, scheint sie anzunehmen, dass die Vermittelung dieser Diffusionsbewegung die einzige Function dieser kleinen Organe sei; es gibt aber sehr wahrscheinlich noch eine andere Function derselben, nämlich, dem Lichtbedürfniss der Pflanze zu dienen; ich betrachte die Stomata nicht nur als Vermittler der Diffusionsbewegung zwischen der innern und äussern Luft, sondern auch als eine Einrichtung, um möglichst viel Licht in das Innere des Blattes zu leiten. Zu dieser Ansicht bin ich durch die Untersuchungen gekommen, welche ich in den letzten Jahren in Bezug auf das Verhalten der Stomata im Lichte gemacht habe, wobei ich fand, dass nur an den grünen Theilen die Stomata im Lichte geöffnet sind, die Stomata der nicht grünen Theile dagegen immer geschlossen bleiben, eine Entdeckung, welche hoffentlich auch von andern Botanikern ihre Bestätigung erhalten wird. —

Diese auf die Lichtfunction der Stomata sich beziehenden Untersuchungen und Beobachtungen erlaube ich mir zur Begründung meiner Ansicht hier in gedrängter Kürze mitzutheilen; ausserdem bringe ich einige Bemerkungen, welche die Stomatenzahl und Transpirationsgrösse zum Gegenstande haben. Es ist nicht uninteressant, die Functionen dieser dem blossen Auge unsichtbaren Organe ins Auge zu fassen.

## 2.

Die Stomata sind bei den überhaupt mit einer Oberhaut versehenen Pflanzen in viel grösserer Verbreitung vorhanden, als man nach den Angaben der Lehrbücher glauben sollte; nicht nur die grünen, sondern überhaupt alle Laubblätter, welche in Berührung mit der atmosphärischen Luft vegetiren, haben Stomata; wenn eine Pflanze nicht nur an ihren Laubblättern, sondern auch an anderen Theilen Stomata besitzt, wie es gewöhnlich der Fall ist, so hat sie auf den ersteren immer eine grössere Anzahl, als auf einer gleich grossen Fläche der letzteren. — Die Spaltöffnungszellen, obwohl ihrer Entwicklung nach zur Oberhaut gehörend, zeigen mehr als eine Eigenthümlichkeit, durch welche sie sich von den Zellen der Oberhaut unterscheiden: sie haben eine besondere Form und liegen wegen der unter ihnen befindlichen Lufthöhle zum Theil frei; sie verkorken niemals; sie enthalten Chlorophyll und Amylum, an den grünen Theilen immer, an den nicht grünen Theilen bei sehr vielen Pflanzen. — Hugo v. Mohl hat bekanntlich in einer klassischen Abhandlung (*Botan. Zeitg.* 1856): »welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen?« durch seine Versuche und Beobachtungen festgestellt, dass jede Oeffnung der Spalte die Folge einer mehr oder weniger starken Ueberfüllung und Ausdehnung der beiden sie einschliessenden Zellen sei. Er untersuchte die Einwirkung des Wassers auf die Stomata verschiedener Pflanzen, und fand dabei, dass nicht die gleiche Erscheinung hervorgerufen werde, ein Schliessen oder ein Oeffnen, je nachdem die Spaltöffnungszellen, gemäss ihrer verschiedenen Anfügung an

die anderen Oberhautzellen, durch diese letzteren an ihrer Ausdehnung gehindert werden (bei der Mehrzahl der Pflanzen), oder nicht (z. B. bei den einheimischen Orchideen).

Er untersuchte ferner die Einwirkung des Lichtes an *Zea Mays*, *Lilium Martagon* und *bulbiferum* und besonders an *Amaryllis formosissima*, indem er frisch abgeschnittene Blätter an wolkenfreien Julitagen von 10 bis 4 Uhr dem Sonnenlichte aussetzte, natürlicher Weise mit gehöriger Zuführung von Wasser. Es zeigten sich die Stomata weit geöffnet und es war dabei ganz gleichgültig, ob die Blätter sich ganz unter Wasser befanden, oder ob nur ihre Schnittfläche in Wasser eingetaucht war und ob in diesem Falle der obere Theil des Blattes der freien Luft ausgesetzt war, oder sich unter einer mit Wasser abgeschlossenen Glasglocke, also in sehr feuchter Luft, befand. Während demnach das Licht, ganz unabhängig von den Feuchtigkeitsverhältnissen, unter denen sich die Blätter befinden, die Spalte erweitert, und zwar um so mehr, je länger seine Einwirkung andauert — da die Oeffnung der Spalte an durchaus sonnigen Tagen erst Nachmittags ihr Maximum erreicht —, findet im Dunkeln das Gegentheil Statt. Es zeigten nämlich Blätter der genannten Lilien, welche er die Nacht über in feuchtem Papier in der Blechkapsel aufbewahrt hatte, am Morgen ihre Stomata geschlossen, dergleichen Blätter, welche Mittags von einem in tiefem Baumschatten stehenden Exemplar abgeschnitten wurden, ferner Blätter von *Zea Mays* um 9 Uhr Morgens, endlich ein Blatt von *Listera ovata*, welches einige Tage lang bei zureichender Feuchtigkeit in völliger Dunkelheit aufbewahrt wurde.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass eine periodische Bewegung der Stomata stattfindet, ein Oeffnen im Tageslicht und ein Schliessen zur Nachtzeit.

### 3.

Das periodische Verhalten der Stomata kann ich durch eine Reihe von Beobachtungen bestätigen, welche ich besonders an *Hyacinthus orientalis* gemacht habe; ausserdem untersuchte ich die Stomata lebender und unverletzter Exemplare von *Majanthemum bifolium*, *Camellia japonica*, *Weigelia rosea*, *Scilla sibirica*, *Muscari botryoides*, *Fritillaria imperialis*, *Aspidistra punctata* (oder einer verwandten Art) mit weiss und grün gestreiftem Blatte und *Acer Negundo* mit weissfleckigem Blatte; die Hyacinthen cultivirte ich selbst in den Monaten Februar, März und April an einem nach Südwest gelegenen Fenster meines Zimmers.

Um zu sehen, ob die Stomata offen oder geschlossen waren, zog ich, ohne den Pflanzentheil selbst abzuschneiden, hinreichend grosse Stückchen Oberhaut ab, oder machte einen Längsschnitt durch dieselbe, brachte sie in diesem Zustande, natürlich ohne mit Wasser zu benetzen, sofort auf den Objectträger und betrachtete sie bei durchgehendem Lichte. Sind die Stomata auch nur wenig offen, so sieht man in der Richtung ihres Längsdurchmessers schon eine dünne Lichtspalte; sind sie geschlossen, so zeigt sich ein schmaler, dunkler Streifen, welcher nicht immer gleichmässig, sondern manchmal in der Mitte etwas breiter ist, als an den beiden Enden. Es ist dabei gleichgültig, ob man die obere oder untere Seite des Oberhautstückchens betrachtet. Der offene oder geschlossene Zustand der Stomata an dem unbenetzten, auf dem Objectträger liegenden Präparate bleibt übrigens wenigstens 15 Minuten, manchmal 45 Minuten hindurch unverändert. Wird aber ein Oberhautstückchen mit offenen Stomaten mit Wasser benetzt, so schliessen sich dieselben in kurzer Zeit, bei den Hyacinthen gewöhnlich schon nach 5 Minuten vollständig. — Wenn man ein Oberhautstück auf dem Objectträger mittelst des Deckglases oder einer Glasplatte presst, so ändert man dadurch noch nichts in dem Zustande der Stomata. Zieht man in verschiedenen Richtungen an einem Oberhautstück mit geschlossenen Stomaten und bringt es nun auf den Objectträger, so findet man die Stomata auch noch geschlossen. Man kann das Ziehen (gleichzeitig nach rechts und links) auch auf dem Objectträger selbst vornehmen, indem man eine bestimmte Stelle mit Stomaten in's Auge fasst, und zwar kann man in der Richtung senkrecht auf die Längsdurchmesser der Stomata ziehen — wenn nämlich die letzteren in gleicher Rich-

tung liegen, wie es bei vielen Monocotylen der Fall ist —; man bringt dadurch die Stomata noch nicht zum Oeffnen.

Die Stomata an den grünen Theilen fand ich Nachmittags immer offen; ich konnte auch wahrnehmen (bei der Hyacinthe), dass die direkt von den Sonnenstrahlen getroffenen Theile ihre Stomata weiter geöffnet hatten, als diejenigen, welche nur reflectirtes Licht empfangen; ferner, dass die Stomata an trüben und bewölkten Tagen nur wenig geöffnet waren. — Uebrigens sind die Stomata auf derselben Stelle des Pflanzentheiles nicht immer alle gleich weit geöffnet; das Gesichtsfeld meines Mikroskops umfasst bei der angewandten 300maligen Linearvergrößerung 0,28278 . . . □Millimeter, auf welcher Fläche das Blatt der Hyacinthe durchschnittlich 10 Stomata trägt (der Blüthenschaft halb soviel); mehrmals konnte ich bemerken, dass einzelne Stomata doppelt so weit geöffnet waren, als andere.

Um zu sehen, wieviel Zeit wenigstens nöthig ist, um die offenen Stomata durch Entziehung von Licht zum Schliessen zu bringen, stellte ich eine Hyacinthe, deren Stomata auf eine mittlere Weite geöffnet waren, Nachmittags um 3 Uhr aus dem Sonnenlicht in einen finsternen Schrank; nach  $\frac{1}{2}$  Stunde waren sie noch als feine Lichtspalten offen; ich setzte die Pflanze wieder in den Schrank, nach weiteren 20 Minuten waren die Stomata vollständig geschlossen. An einem anderen, hellbewölkten Tage stellte ich die Pflanze, welche die Stomata schmal offen hatte, um 1 Uhr in den Schrank, und fand nach einer Stunde einige geschlossen, andere beinahe geschlossen (bis auf eine ganz kurze, feine Lichtspalte), um  $2\frac{1}{2}$  Uhr aber alle zu.

Ungefähr in derselben Zeit, welche zum Schliessen der Stomata im Finstern erforderlich ist, vollbringt sich durch die Einwirkung des Lichts das Oeffnen; ich nahm eine Hyacinthe gegen 3 Uhr aus dem dunkeln Schrank — die Stomata waren geschlossen — und stellte sie an das Fenster in diffuses Tageslicht (der Himmel war hellbewölkt); nach 20 Minuten zeigten sie schon schmale Lichtspalten.

Bei meinen Beobachtungen kam ich auch auf den Gedanken, das Verhalten der Stomata nicht grüner Theile im Sonnenlichte zu untersuchen und fand zu meinem Erstaunen, dass sie immer geschlossen waren; ich sah dieses an dem Perigon weisser und rosenrother Hyacinthen (sowohl an der Aussenseite, welche auf 1 □Millimeter durchschnittlich 15 Stomata trägt, als an der Innenseite, welche weniger hat), dem blauen Perigon von Scilla (sowohl aussen, als innen ungefähr je 36 Stomata auf 1 □Mm.), dem blauen von Muscari, dem gelben von Fritillaria und an der Aussenseite der rosenrothen Blume von Weigelia. Ich untersuchte ferner die bleichen und grünen Stellen eines Blattes von Aspidistra und fand nicht nur die Stomata der ersteren, sondern auch die der letzteren trotz mehrstündiger Einwirkung des Sonnenlichts geschlossen. Diese Beobachtung machte ich an zwei auf einander folgenden Nachmittagen, den 11. April um 2 Uhr und 6 Uhr, den 12. April um 5 Uhr; die ganz gesunde Pflanze stand an dem sonnigen Fenster meines Zimmers, die Luft darin war trocken (20 Grad des Hygroskops von August); beide Nachmittage war die Temperatur im Schatten  $16^{\circ}$  R., beide hatten ununterbrochen Sonnenschein. Dieselbe Beobachtung machte ich bei Acer Negundo an einem heissen, durchaus sonnigen Tage des Monats Juni; die grünen Theile des Blattes zeigten trotz der direkten Einwirkung des Sonnenlichts gegen Mittag die Stomata geschlossen. —

Was endlich die Stomata der im Schatten gedeihenden Pflanzen betrifft, welche selbst an den grünen Theilen nur wenig oder gar nicht geöffnet sind, so war es mir interessant, die Einwirkung des direkten Sonnenlichtes auf dieselben zu beobachten; ich setzte zu diesem Zwecke ein gesundes Exemplar von *Majanthemum bifolium* einer mehrstündigen Bestrahlung durch die Sonne aus und fand, dass die Stomata in der That auch hier geöffnet waren. —

Soviel geht aus den gemachten Beobachtungen hervor, dass die Stomata der nicht grünen Theile immer geschlossen sind; dass ferner bei den lichtbedürftigen Pflanzen die Stomata der grünen Theile am Tage offen, des Nachts geschlossen sind.

## 4.

Amici machte zuerst (*Osservazioni microscopiche sopra varie piante* 1822; übersetzt in den *Annales des sciences nat.* 1824. tome II.) die Entdeckung, dass die Stomata der Blätter bei Tage offen, in der Nacht geschlossen seien; ausserdem wusste er schon, dass die Stomata an abgewelkten Theilen jederzeit geschlossen sind (was ich selbst auch mehrfach beobachtet habe). Er glaubte aber irriger Weise, dass die Stomata nur zur Sauerstoffausscheidung und nicht zur Transpiration dienten, da eine dem Verwelken überlassene Pflanze fortfahre, Wasserdämpfe auszuhauchen; er nahm also an, dass die geschlossenen Stomata keinen Wasserdunst nach aussen entlassen könnten, als ob sie luftdicht geschlossen wären; Beides ist ein Irrthum; denn zwischen den an einander lehenden Wänden der beiden Zellen eines geschlossenen Stoma's können Luft und Gase wohl hindurchgehen, freilich langsamer als durch die offene Spalte, aber viel leichter als durch die Wand der Oberhautzellen.

Ed. Morren (*Détermination du nombre des stomates*, 1864, in den *Bulletins de l'académie de Belgique*, II. série, tome XVI. No. 12) glaubt aus seinen werthvollen Untersuchungen über die Einwirkung schädlicher Gase auf die Pflanzen auch folgern zu können, dass die Stomata der Blätter immer offen bleiben; er setzte Pflanzen den Dämpfen der schwefeligen Säure aus und fand, dass eine Absorption derselben bei Tage und Nacht stattfand, dass sie dagegen gar nicht erfolgte, wenn die stomatentragende Blattseite mit einer Wachsschicht überzogen wurde. Allerdings konnten die Dämpfe also im ersteren Falle nur durch die Stomata eindringen, aber dafür braucht die Spalte nicht offen zu sein; die schwefelige Säure kann ebenso gut wie die atmosphärische Luft durch die im Finstern geschlossene Spalte nach innen in die Lufthöhle und die Intercellulargänge diffundiren.

## 5.

Wenn es nun unzweifelhaft ist, dass bei den lichtbedürftigen Pflanzen die Stomata der grünen Theile sich am Tage öffnen, wie kann das Licht diese Wirkung hervorbringen?

Hugo v. Mohl hat nachgewiesen, dass jede Oeffnung der Spalte die Folge einer Ueberfüllung und Ausdehnung der beiden Zellen sei. Durch die Lichteinwirkung werden also die beiden Spaltöffnungszellen in einen Turgescenzzustand gebracht; den dazu nöthigen Saft entnehmen sie offenbar den anstossenden Oberhautzellen, d. h. ihre Imbibition ist diesen Nachbarzellen gegenüber stärker. In welcher Weise verstärkt das Licht die Imbibition der Spaltöffnungszellen, und wie kommt die Oeffnung der Spalte zu Stande? — Vielleicht dürfte das Folgende zur Erklärung beitragen; ich bin dazu durch die Betrachtung der Thatsache geführt worden, dass die Stomata der nicht grünen Theile selbst im Licht geschlossen sind. Eine Verstärkung der Imbibition tritt offenbar ein, wenn der Inhalt der beiden Zellen verdichtet wird, ohne dass diess zugleich mit dem Inhalte der anstossenden Oberhautzellen geschieht; denn dann muss in einer gegebenen Zeit mehr von dem dünnen Saft der letzteren in die Spaltöffnungszellen treten, als aus diesen in die Oberhautzellen, und die ersteren müssen anschwellen. Das Licht, welches bekanntlich die Erzeugung des Chlorophylls anregt, veranlasst in den Spaltöffnungszellen durch die Bildung neuer Chlorophyllkörner, durch die Bildung von Amylum aus dem älteren Chlorophyll, eine Verdichtung und Zusammenziehung ihres Inhaltes, während diess mit dem Inhalte der anderen Oberhautzellen, welche bekanntlich keine Chlorophyllkörner führen, nicht der Fall ist; zu der Verdichtung des Inhalts der Spaltöffnungszellen liefert vielleicht auch die stärkere Transpiration dieser zum Theil freiliegenden Zellen einen Beitrag; die Transpiration derselben übertrifft nämlich diejenige der anderen, gewöhnlich cuticularisirten, Oberhautzellen — wenn wir gleich grosse Oberflächen beider vergleichen — im Lichte um ein Bedeutendes.

Durch die in den Spaltöffnungszellen eintretende Verdichtung des Inhalts werden die umgebenden Oberhautzellen genöthigt, Saft an dieselben abzugeben; bei den grünen Theilen werden die Oberhautzellen aber auch genöthigt, an die darunter liegenden und vom Lichte getroffenen, ihren Inhalt verdichten-

den Parenchymzellen Saft abzugeben. In Folge dieses Saftverlustes vermindern die Oberhautzellen nicht nur den seitlichen Druck auf die nunmehr anschwellenden Spaltöffnungszellen, sondern ziehen sogar, indem sich ihre Wände zusammenziehen, an denselben. Diese Zusammenziehung der Wände der Oberhautzellen und das daraus resultirende Ziehen an den Spaltöffnungszellen ist bei den grünen Theilen hinreichend gross, um die beiden Zellen trotz ihrer Anschwellung auseinander zu ziehen und die Spalte zu öffnen; bei den nicht grünen Theilen dagegen nicht hinreichend, die beiden Zellen auseinander zu ziehen, und die Stomata bleiben hier geschlossen. Das Letztere erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, dass das Parenchym der nicht grünen Theile wenig oder gar kein Chlorophyll enthält, demnach die Oberhautzellen nur einen geringen Saftverlust erleiden (durch die turgescirenden Spaltöffnungszellen, wenn diese überhaupt Chlorophyll führen) und ihre Wände sich nur sehr wenig zusammenziehen. —

Bei einbrechender Nacht schliessen sich die Stomata, welche am Tage offen waren, allmählich, indem in den beiden Zellen, wie auch in den Parenchymzellen, die Chlorophyllbildung, die Sauerstoffabscheidung und die Stärkebildung ganz aufhören und die Transpiration geringer wird. Bei plötzlich eintretender Finsterniss ist in ziemlich kurzer Zeit, in 1 bis 1½ Stunden, die Schliessung der Spalte vollständig erfolgt, ganz in Uebereinstimmung mit der von Boussingault gemachten und am 22. Februar 1869 der Pariser Akademie vorgelegten Beobachtung, dass eine Pflanze mit grünen Blättern, welche aus dem Lichte plötzlich in einen dunkeln Raum gebracht wird, sofort aufhört, Sauerstoff auszusecheiden, während sie diess selbst im diffusen Tageslichte noch thut. Natürlich kann die Schliessung der Spalte nicht auch sofort erfolgen, sondern bedarf einer gewissen Zeit; denn der vorhergehende offene Zustand ist das Endresultat einer Reihe von Vorgängen, deren Anfang die Bildung von Chlorophyll und Amylum und die Ausscheidung von Sauerstoff war; werden diese Vorgänge plötzlich sistirt, so ist eine gewisse Zeit nöthig, bis auch ihr Endresultat aufhört und der frühere geschlossene Zustand der Spalte eintritt. —

## 6.

Welche Bedeutung für das Leben der Pflanze hat aber die im Licht erfolgende Oeffnung der Stomata an den grünen Theilen?

Ohne Zweifel dient diese Einrichtung zur Verstärkung der Lichteinwirkung auf das im Innern des Blattes befindliche Parenchym; denn es ist klar, dass das Licht durch die offene Spalte in grösserer Menge und tiefer eindringt, als durch die geschlossene. Durch die offene Spalte dringt es ungebrochen in die darunter befindliche Lufthöhle unmittelbar in das Parenchym; ist die Spalte geschlossen, so erleidet es eine Brechung und somit auch Schwächung; noch mehr verliert es an Intensität, wenn es durch die Aussenwand der Oberhautzellen eintritt und bei seinem Durchgange durch die Cuticularschicht, die äussere Zellwand, die Zellflüssigkeit, die innere Zellwand, eine mehrmalige Brechung erleidet. Je mehr Licht in das Blatt eindringt, je stärker das Blatt durchleuchtet wird, desto lebhafter ist die durch das Chlorophyll bewirkte Reduction der Kohlensäure, desto grösser die Sauerstoffabscheidung und die Stärkebildung, desto kräftiger die gesammte Assimilation. Ich weiss sehr wohl, dass die Bildung des Chlorophylls durch eine Verstärkung des Lichtes nicht befördert wird; dass aber die eben genannten Assimilationsarbeiten dadurch lebhafter werden, ergibt sich unter andern auch aus den Versuchen, welche Prillieux angestellt hat; er setzte Wasserpflanzen in mit Kohlensäure gesättigtem Wasser abwechselnd direkt und hinter einem Papierschirm dem Sonnenlichte aus; die Entwicklung der Sauerstoffblasen zeigte sich stets grösser im direkten Sonnenlicht als hinter dem Schirm.

Offenbar wird das Blatt am stärksten durchleuchtet, wenn die vielen tausend Stomata, die es besitzt, offen sind; die Durchleuchtung würde geringer sein, wenn die Stomata sich im Lichte nicht öffneten. Da die Stomata der nicht grünen Theile niemals offen sind und die letzteren z. B. die farbigen Blumenblätter, zu ihrer normalen Ausbildung, wie bekannt, kein Licht nöthig haben, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, dass das nur an den grünen Theilen, besonders den

Laubblättern stattfindende Oeffnen mit dem Lichtbedürfniss der Pflanze in nothwendigem Zusammenhange stehe, das heisst, dass die Stomata sich öffnen, damit das Parenchym des Blattes das zu verschiedenen Assimilationsleistungen nöthige Licht erhalte; wir haben also in den geöffneten Stomaten eine besondere Einrichtung zur direkten Einlassung des Lichtes in das Parenchym und müssen die Stomata als Organe erkennen, welche diesen für die Pflanze so nützlichen Dienst verrichten.

Aus dieser Function der Stomata erklärt sich auch leicht die Thatsache, dass die chlorophyllhaltigen grünen Theile, besonders die Laubblätter, reichlich und vorzugsweise damit versehen sind; in den Laubblättern haben wir auch den Heerd der Assimilation zu suchen. Und in der That, überblicken wir die Verbreitung und das Vorkommen der Stomata, so finden wir, dass alle in Berührung mit der atmosphärischen Luft vegetirenden Laubblätter Stomata haben, desgleichen die für die Blätter fungirenden Stengel, z. B. die der Cacteen und vieler Euphorbien. Rudolphi führt zwar in seiner Anatomie vom Jahre 1807 mehrere Pflanzen an, deren Laubblätter keine Stomata haben sollen; aber bei der einen, *Cineraria maritima*, hat H. Kroker (de plantarum epidermide, 1833) wohl Stomata gefunden, durchschnittlich 59 auf 1 □Mm.; bei der anderen, *Cistus ladaniferus*, habe ich auf der Unterseite Stomata gefunden, durchschnittlich 80 auf 1 □Mm.; und so werden die übrigen, *Teucrium fruticans*, *Stachys lanata*, *Marrubium Pseudodictamnus*, wohl auch ihre Stomata haben. Es ist überhaupt keine kleine Zahl von Einzelbeobachtungen erforderlich, um mit Gewissheit festzustellen, dass ein bestimmter Pflanzentheil gar keine Stomata habe.

Nicht nur an den Laubblättern, sondern auch an vielen anderen chlorophyllhaltigen Theilen hat man Stomata entdeckt, freilich in geringerer Zahl, als an den ersteren, z. B. an grünen Stengeln, Blattstielen, Früchten, Samen, Gallauswüchsen, Keimblättern, Blütenblättern.

Die ganz eingetaucht lebenden Wasserpflanzen haben zwar keine Stomata, aber auch keine cuticularisirte, sondern eine ganz dünne Aussenwand ihrer Oberhautzellen, welche die nöthige Durchleuchtung wohl gestattet. Ad. Weiss hat indess auch an beständig unter Wasser bleibenden Theilen von *Najas* und *Potamogeton* einzelne, sporadisch vorkommende Stomata beobachtet. (Weiss, in Pringsh. Jahrb. 1865. S. 189.)

Dass die Zellenpflanzen keine Stomata haben, lässt sich erwarten, wenn man in Betracht zieht, dass sie keine Epidermis besitzen, mit Ausnahme der Frucht und des Stengels bei den Moosen; an den letzteren Theilen könnte man noch Stomata entdecken, wie es in der That schon bei der Frucht von *Anthoceros* geschehen ist.

Die Ansicht, dass die Stomata vorzugsweise an der lichtabgewandten Seite des Blattes, also Unterseite, vorkommen, lässt sich leicht mit den Beobachtungen von Hildebrand (»über die Spaltöffnungen der Coniferen« in der Bot. Zeitg. 1860), Morren und besonders Weiss widerlegen; eine sehr grosse Zahl von Pflanzen hat die Stomata auf beiden Blattseiten, viele nur auf der Oberseite; dass bei den lederartigen Blättern, oder wie es Weiss ausdrückt, bei den Blättern mit wachsglänzender Oberseite die Stomata fast immer nur auf der Unterseite vorkommen, ist eine Folge der Organisation des Blattes und hängt jedenfalls mit der Lebensweise und dem Haushalte solcher Pflanzen zusammen, beweist aber nichts gegen die Function der Stomata als Lichtspalten, ebenso wenig wie die Thatsache, dass etiolirte, im Finstern aus Samen erzogene Pflanzen dieselbe Menge und Ausbildung ihrer Stomata zeigen, wie die im Lichte kultivirten grünen Exemplare derselben Art; aus dieser Thatsache darf man nur folgern, dass zur Entstehung der Stomata kein Licht erforderlich ist.

Es wird schwer halten, andere und bessere Einwendungen gegen meine Ansicht, dass die Stomata zur Beförderung der Durchleuchtung der Laubblätter dienen, vorzubringen; selbst der Umstand, dass es das Licht ist, durch dessen Einwirkung die Stomata offen gehalten werden, scheint geeignet, meine Ansicht, dass sie auch Oeffnungen für das Licht sind, zu unterstützen; das Licht verschafft sich einen

offenen Eintritt; es öffnet die vielen tausend kleinen Pforten, welche man Stomata nennt, um tiefer in das Innere zu dringen.

## 7.

Eine andere wichtige und schon näher gekannte Function der Stomata ist die Vermittelung der Transpiration. Dass diese Wasser-Ausdünstung vorzugsweise durch die Stomata erfolgt, besonders wenn die Oberhaut mit Cuticularschichten bedeckt ist, diese Erkenntniss verdanken wir den werthvollen Untersuchungen von Unger und Garreau, welche die Transpiration der Ober- und Unterseite eines Blattes an derselben Pflanze verglichen, und fanden, Unger (Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855) bei *Helianthus annuus* und *Aucuba japonica*, Garreau (Annales des sciences nat., 1850) bei *Atropa Belladonna*, *Nicotiana rustica*, *Dahlia variabilis*, *Calla aethiopica* und *Tilia europaea*, dass unter übrigens gleichen Umständen die Blattseite mit der grösseren Stomatenzahl auch stärker transpirirt, als die Seite mit weniger Stomaten, ohne dass indess die Transpirationsgrösse und Stomatenzahl einfach proportionirt waren. Es ist diess ein ganz befriedigendes Resultat; denn eine wirkliche Proportionalität ist, wie Sachs in seiner trefflichen Experimentalphysiologie der Pflanzen, 1865, bemerkt, bei so complicirten Verhältnissen nicht zu erwarten, und wenn auch die Spaltöffnungen die Austrittswege für den im Innern des Gewebes entwickelten Wasserdunst sind, so wird doch ausser der Zahl jener auch die Weite und Form der Intercellularräume, welche zu den Spaltöffnungen hinführen, auf die Geschwindigkeit des Austritts des Wasserdunstes Einfluss ausüben. Ich füge hinzu, dass die Zahl der Stomata selbst auf einem bestimmten Blattstück bei derselben Pflanze veränderlich ist und innerhalb gewisser Grenzen schwankt, welche bei den verschiedenen Pflanzenarten eine verschiedene Ausdehnung haben, wie dies Jeder weiss, der sich mit solchen Zahlenuntersuchungen beschäftigt hat, und wie es besonders die sorgfältigen Beobachtungen von Weiss und Morren dargethan haben.

Vergleicht man innerhalb derselben Pflanzengattung oder unter verwandten Gattungen eine Art, welche einen nassen Standort verlangt, also viel Wasser zum Leben braucht, mit einer anderen, an trocknen Stellen gedeihenden, so wird man immer finden, dass die Blätter der ersteren mit einer grösseren Zahl von Stomaten versehen sind, als die der letzteren, wenn man homologe Blattstücke beider von derselben Grösse untersucht. Ich kann Belege dafür in folgender Tabelle anführen, welche die Stomatenzahlen auf einem 1 □Mm. grossen Blattstück angibt, und zwar die der Oberseite voran, dann die der Unterseite und die Summe beider; natürlich sind diese Zahlen nur Mittelwerthe; ich habe sie theils den Untersuchungen von Weiss und Morren, theils den meinigen entlehnt.

<i>Populus nigra</i>	20+115=135 (M.).
— <i>alba</i>	0+315=315 (Cz.).
<i>Brassica lyrata</i> Desf.	158+243=401 (W.).
— <i>palustris</i> Piron.	309+300=609 (W.).
<i>Solanum tuberosum</i>	0+263=263 (M.).
— <i>Dulcamara</i>	60+263=323 (W.).
<i>Veronica Chamaedrys</i>	0+175=175 (Cz.).
— <i>Beccabunga</i>	122+126=248 (Cz.).
<i>Pinus silvestris</i>	50+71=121 (W.).
— <i>balsamea</i>	0+228=228 (W.).
<i>Betula alba</i>	0+71=71 (M.).
— <i>Alnus (glutinosa)</i>	0+112=112 (Cz.).
<i>Quercus pedunculata</i>	0+228=228 (Cz.).
— <i>coccinea</i> (Wasser-Eiche)	0+368=368 (Cz.).

Diese Beispiele werden sich, wie ich mich überzeugt halte, noch leicht vermehren lassen.

Ich freue mich, mittheilen zu können, dass Pfitzèr bei seinen Untersuchungen über die Spaltöffnungen der Gräser (Pringsheim Jahrb. Bd. 7) zu ganz entsprechenden Resultaten betreffend die Stomatenzahl gekommen ist; er hat gefunden, »dass die Stomata desto zahlreicher sind und desto weniger versteckt liegen, je mehr Wasser der Pflanze an ihren natürlichen Wohnplätzen zur Verfügung steht. Es spricht sich dies namentlich darin aus, dass die Wassergräser — 9 Arten wurden untersucht — sämmtlich flache Blätter und beiderseits Stomata besitzen, während die eigentlichen Sandgräser — 12 Arten wurden untersucht — tief gefurchte Blätter und nur in den Furchen Stomata haben.«

Die Blätter einer Species, welche mehr Wasser zum Leben braucht, als eine andere aus derselben oder einer verwandten Gattung, scheiden, wie bekannt, in einer gegebenen Zeit und unter gleichen Umständen ein grösseres Quantum Wasserdunst aus, als die Blätter der letzteren, und haben, wie wir aus den Beispielen sehen, auch eine grössere Stomatenzahl; dieses Ergebniss ist ganz im Einklange mit den experimentell gefundenen Resultaten über die Abhängigkeit der Stomatenzahl von der Transpirationsgrösse.

Düsseldorf im Sommer 1872.

Dr. K. Czech.