Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen.

Von **Heinrich Walter.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Als Perldrüsen bezeichnet man ein- oder vielzellige Gebilde, die bei verschiedenen Pflanzen auftreten. In ihrer äußeren Gestalt erinnern sie an kleine Perlen oder Wassertröpfchen. Sie erreichen selten eine Größe von über 2 mm und bilden sich immer an jungen noch wachsenden Organen.

Im Innern treten zahlreiche Fettropfen auf, was wohl den Anlaß zu ihrer Bezeichnung als Drüsen gegeben hat, obwohl irgend eine sekretorische Funktion dieser Gebilde nicht nachzuweisen ist und, wie wir sehen werden, die Fettropfen als Degenerationserscheinung der Chloroplasten aufzufassen sind. Die Bezeichnung „Perlblasen", die ihnen Tomaschek gibt, wäre somit gerechtfertigt.

Obgleich die Perldrüsen dem Äußeren nach einander sehr ähnlich sind, so ist ihre Entstehung bei den einzelnen Pflanzenfamilien doch sehr verschieden. Es können einzellige oder vielzellige Haargebilde sein, an deren Bildung nur die Epidermis allein teilnimmt, wie bei Piperaceen, Begoniaceen und anderen, wobei sie wiederum aus einer oder mehreren Epidermiszellen gebildet werden können. Oder aber es sind Emergenzen, an deren Bildung außer der Epidermis auch noch das Grundgewebe beteiligt ist. Letzteres gibt wohl sogar den Anstoß zu ihrer Entstehung. Diese Perldrüsen lassen, ihrer Entstehung entsprechend, eine deutliche Differenzierung in eine äußere epidermale Schicht und innere große wasserreiche Zellen unterscheiden. Sie sind bei ihrer Entstehung oft an Spaltöffnungen gebunden, brauchen es aber, wie z. B. bei Urticaceen, nicht zu sein.

Ein Verzeichnis der Pflanzen an denen Perldrüsen beobachtet worden sind, sowie Angaben über ihren anatomischen Bau findet man

bei Solereder in der systematischen Pflanzenanatomie, sowie bei Holmgren, Raciborski und Penzig, wo auch die ältere Literatur angeführt ist.

In der vorliegenden Arbeit werden nur die Perldrüsen der Ampelideen berücksichtigt und speziell nur diejenigen, welche an Vitis- und Ampelopsisarten vorkommen. Die Beobachtungen und Versuche sind mit folgenden Pflanzenarten gemacht worden:

1. Vitis vinifera L. (verschiedene Kulturrassen),
2. Vitis japonica Thumb.,
3. Ampelopsis radicantissima = Quinaria radicantissima Koehne = Ampelopsis quinquefolia c. angustifolia Dippel.,
4. Ampelopsis radicantissima var. hirsuta = A. quinquefolia Mich. var. hirsuta Fon. u. Gr. = A. hirsuta Donn.,
5. Ampelopsis Veitchii = Quinaria Veitchii,
6. Ampelopsis tricuspidata Siebold u. Zuccarini = Quinaria tricuspidata Koehne = Vitis inconstans Miquel.

Um etwaige Mißverständnisse zu verhüten, habe ich hier mehrere Synonyme angeführt. In der Arbeit selbst soll nur der erste von den angeführten Namen gebraucht werden.

Wenn man die sich auf Perldrüsen beziehende Literatur durchsieht, so findet man meist nur Angaben über den anatomischen Bau derselben. Versuche, die Ursachen der Perldrüsenbildung festzustellen, sind fast gar nicht gemacht worden. Einige Angaben findet man bei Tomaschek, bei dem Lichtmangel und feuchte Luft als Ursache angeführt werden. Müller-Thurgau weist auf die Abhängigkeit der Perldrüsenbildung von der Triebkraft des Weinstocks und dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft hin. Auch Hofmeister gibt an, „daß die Perldrüsen in nassen Frühjahren sich auf austreibenden Sprossen von Vitis und Ampelopsis vereinzelt entwickeln und dem bloßen Auge sich als glashelle Perlen darstellen“. Man sieht, daß in allen diesen Fällen Überschuß an Wasser die angebliche Ursache sein soll. Zu einem ganz andern Resultate gelangte Stahl. Durch seine Beobachtungen und Versuche kam er zu dem Schluß, daß die Perldrüsenbildung nur in trockner Luft stattfindet und daß feuchte Luft direkt das Auftreten der Perldrüsen verhindert. Als Ursache ihrer Bildung nimmt er verhinderte Exkretion und damit im Zusammenhang Salzanhäufungen an. Es galt nun durch zahlreiche abgeänderte Versuche diese von Stahl aufgestellte Hypothese zu prüfen. Das Hauptgewicht ist daher in dieser Arbeit auf den biologisch-physiologischen Teil gelegt worden.

Die Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Das dazu nötige Material ist mir von Herrn Prof. Dr. Stahl auf die freundlichste Weise zur Verfügung gestellt worden. Außerdem gab er mir jederzeit die nötige Anleitung und Anregung, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche.

II. Anatomie der Perldrüsen.

Eine kurze genaue Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Perldrüsen findet man bei Penzig und bei de Bary in der vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane. Da es meist glashelle durchsichtige Gebilde sind, so bietet die anatomische Untersuchung keine Schwierigkeiten.

Die Perldrüsen der Ampelideen sind Emergenzen. Sie unterscheiden sich von den sehr ähnlich aussehenden Perldrüsen bei Urtica macrophylla durch das Vorhandensein einer Spaltöffnung an ihrer Spitze oder nahe derselben. Ihre Bildung geht von den an die Atemhöhle angrenzenden Parenchymzellen aus, die sich enorm vergrößern und die darüber gelegenen Schließzellen mit den benachbarten Epidermiszellen emporheben. Anfangs sitzen die Perldrüsen mit einer breiten Basis dem Pflanzenteile an, späterhin vergrößert sich die Ausstülpung um ein vielfaches, während die Ansatzstelle sich nicht wesentlich ändert, so daß die Perldrüse sich nach unten zu einem Stiele verengt oder mit schmaler Basis ansitzt. Obgleich die Perldrüsen sich immer unter einer Spaltöffnung bilden, so treten sie doch nur an den Pflanzenteilen auf, wo die Spaltöffnungen in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden sind, wie: an den jungen Stengelteilen, an den Blattstielen und der Unterseite der Blattrippen, hauptsächlich an Hauptrippen, aber auch an Seitenrippen (Fig. 1, 2). Niemals aber kann man Perldrüsen zwischen den letzteren aus dem zwischen den Rippen gelegenen Gewebe hervorgehen sehen, obgleich ja gerade dort die meisten Spaltöffnungen liegen.

Die Form der ausgewachsenen Perldrüsen ist bei Vitis vinifera, Vitis japonica und Ampelopsis radicantissima eine sphärische, (Fig. 3, 5), wobei die Perldrüse direkt dem Pflanzenteile mit schmaler Ansatzstelle aufsitzt. Bei Ampelopsis Veitchii und Ampelopsis tricuspidata dagegen ist die Form eine keulenförmige, indem sich die Perldrüse nach unten zu ganz allmählich in einen Stiel verengt. Bei in dampfgesättigter Luft entstandenen Perldrüsen trat bei Ampelopsis radicantissima eine enorme Vergrößerung ein, wobei aber die Kugelform mehr oder weniger gewahrt blieb, bei Ampelopsis tricus-

pidata aber bemerkte man eine starke Streckung, die mit Krümmung verbunden sein konnte (Fig. 4).

An einer ausgewachsenen Perldrüse lassen sich nun ihrer Entstehung gemäß eine aus der Epidermis hervorgegangene äußere Schicht, die die Epidermis der Perldrüse bildet, und aus den Grundgewebezellen

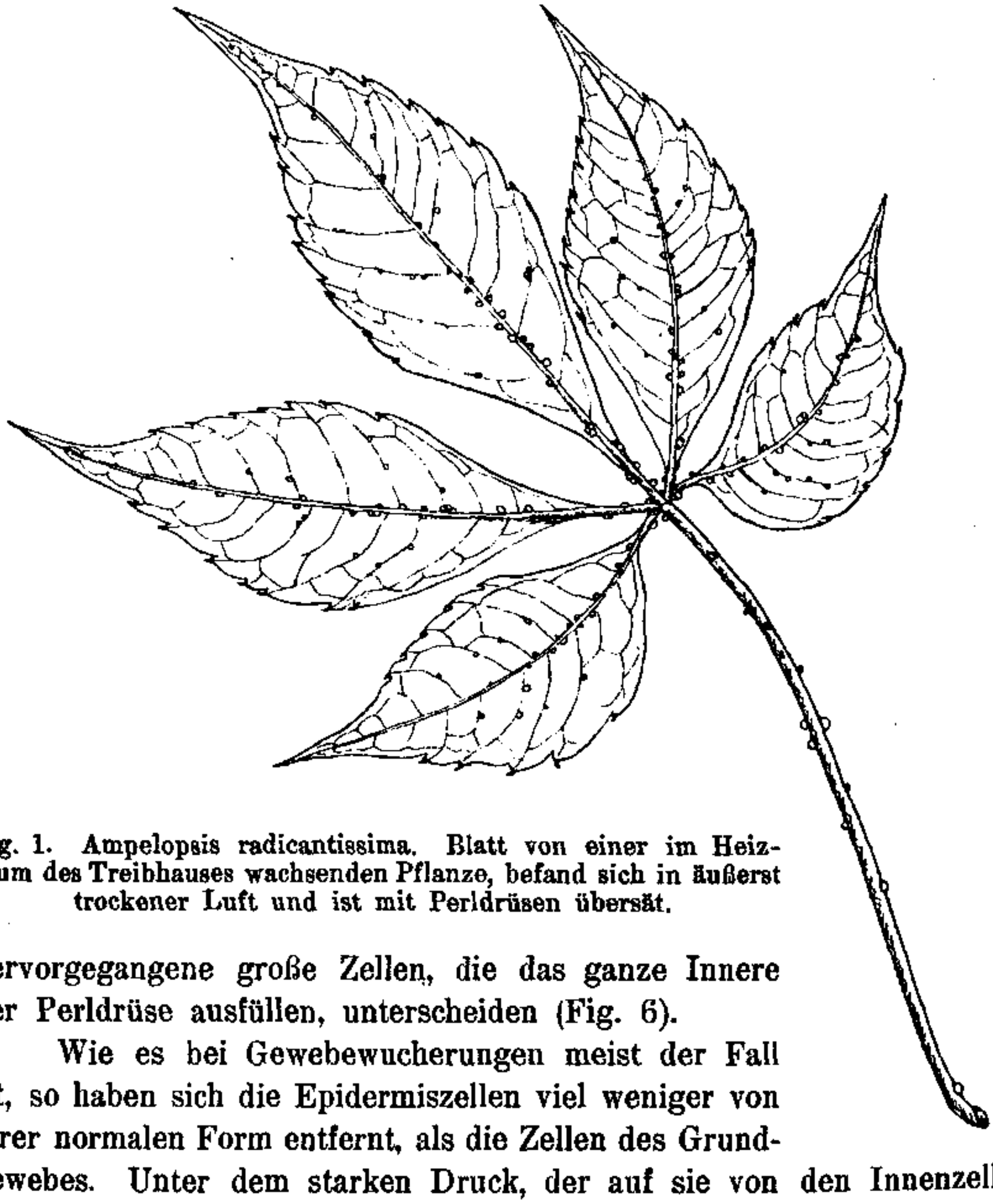


Fig. 1. Ampelopsis radicantissima. Blatt von einer im Heizraum des Treibhauses wachsenden Pflanze, befand sich in äußerst trockener Luft und ist mit Perldrüsen übersät.

hervorgegangene große Zellen, die das ganze Innere der Perldrüse ausfüllen, unterscheiden (Fig. 6).

Wie es bei Gewebewucherungen meist der Fall ist, so haben sich die Epidermiszellen viel weniger von ihrer normalen Form entfernt, als die Zellen des Grundgewebes. Unter dem starken Druck, der auf sie von den Innenzellen ausgeübt wird, erfährt die Epidermis eine starke Dehnung in tangentialer Richtung, wodurch die Zellen stark abgeflacht erscheinen. Im allgemeinen bleibt aber ihre parenchymatische Gestalt erhalten. In einzelnen Fällen trat bei Perldrüsen von Ampelopsis tricuspidata, die sich in dampfgesättigter Luft bildeten, zugleich mit enormer Streckung der Perldrüsen auch Streckung der Epidermiszellen in einer Richtung ein, so

daß sie ganz die Form prosenchymatischer Zellen annahmen (Fig. 4). Daß aber die Epidermiszellen nicht nur passiv gedehnt werden, sondern sich auch durch Teilung vermehren, kann man daraus schließen, daß die Ansatzstelle der Perldrüsen ungefähr eine Fläche von 16—25 normalen Epidermiszellen einnimmt. So viele Epidermiszellen haben also



Fig. 2. Ampelopsis radicantissima am Kamin des Treibhauses. Ein aus dem unteren Teile des Stammes hervorgetriebener Sproß, der unter der Dachrinne wuchs, wo er vor Benetzung vollkommen geschützt war, mit zahlreichen Perldrüsen bedeckt.

ursprünglich an der Perldrüsenbildung teilgenommen. Nun kann man aber schon an einer jungen Perldrüse über 75 Epidermiszellen zählen. Jede Zelle muß sich daher mehrmals geteilt haben.

Eine Eigentümlichkeit zeigen die Epidermiszellen bei Vitis japonica. Ungefähr jede 4.—5. Epidermiszelle, bei jungen Perldrüsen sogar fast jede, weist eine kleine Papille auf, die zuweilen von der Mutterzelle

durch eine Zellwand abgegrenzt wird. Dadurch bekommt eine junge Perldrüse fast das Aussehen eines Seeigels (Fig. 5). Die Papillen werden beim Reifen der Perldrüse nicht größer, wachsen also kaum. Das Merkwürdige dabei ist, daß auf der Epidermis von Vitis japonica nirgends

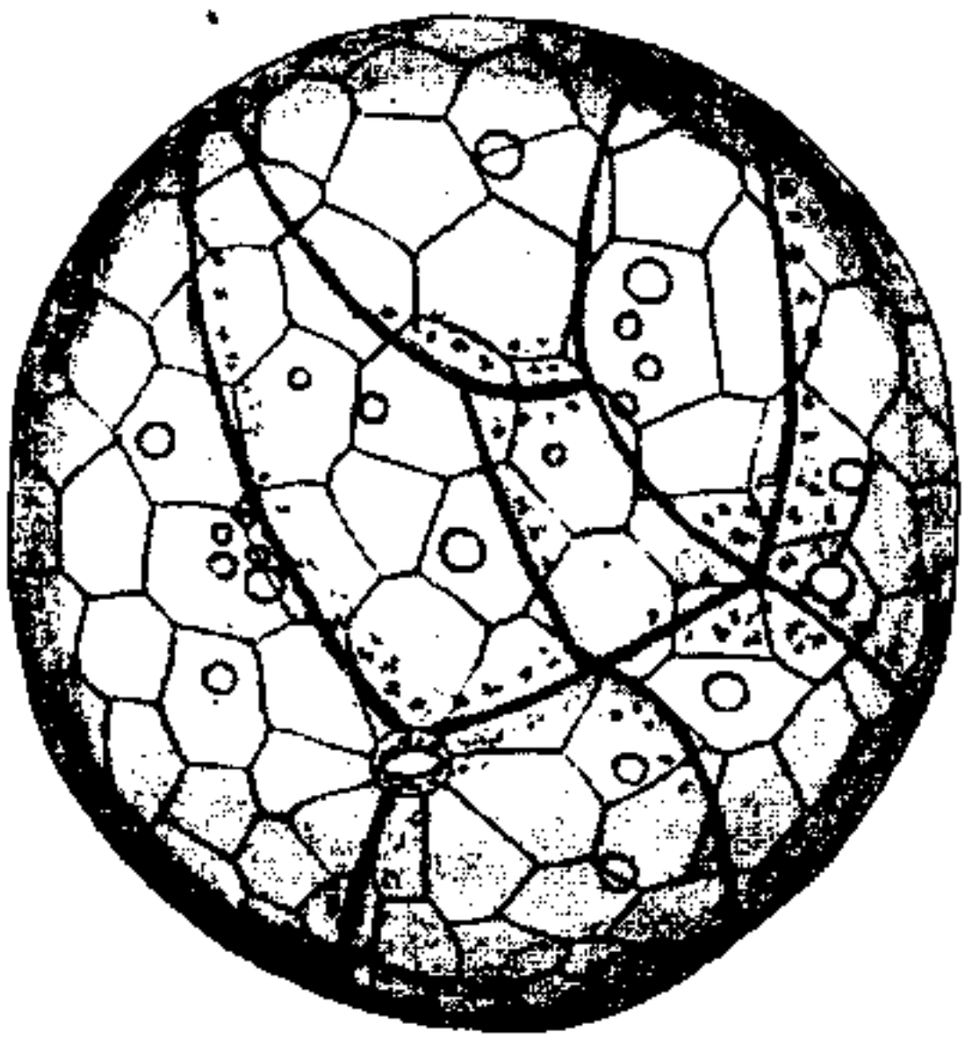


Fig. 3. Perldrüse von Ampelopsis radicantissima schräg von oben, links unten die Spaltöffnung, Fetttropfen und Wandungen der Innenzellen schimmern durch.

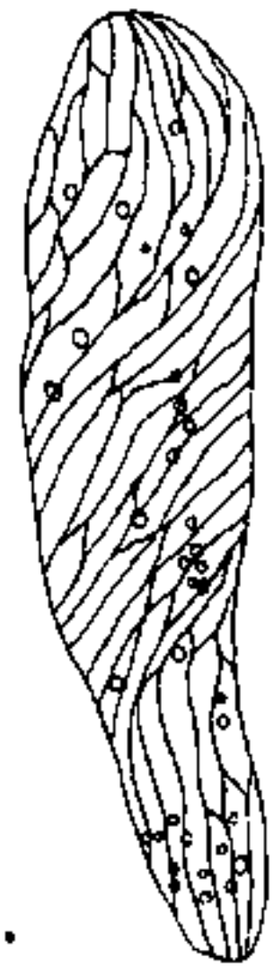


Fig. 4. Perldrüse von Ampelopsis tricuspidata in dampfgesättigter Luft gebildet.

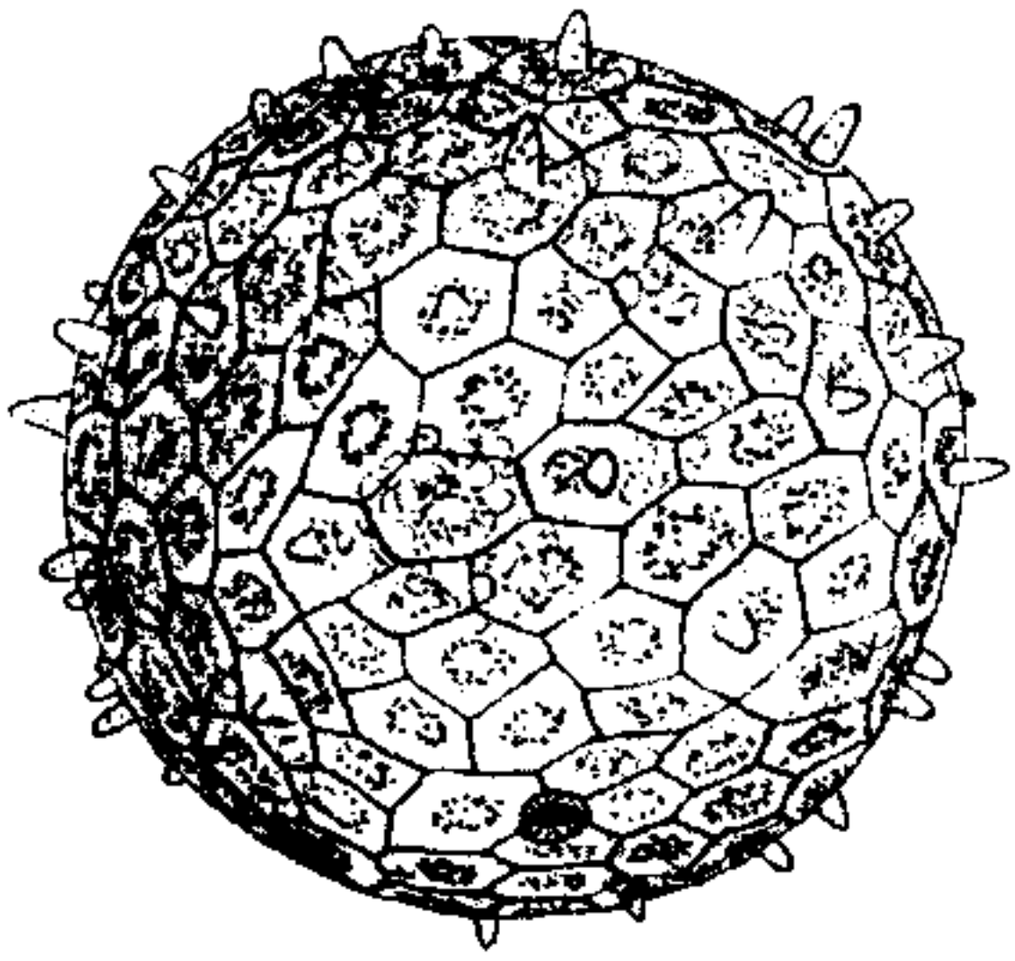


Fig. 5. Perldrüse von Vitis japonica mit papillenförmigen Ausstülpungen der Epidermiszellen.

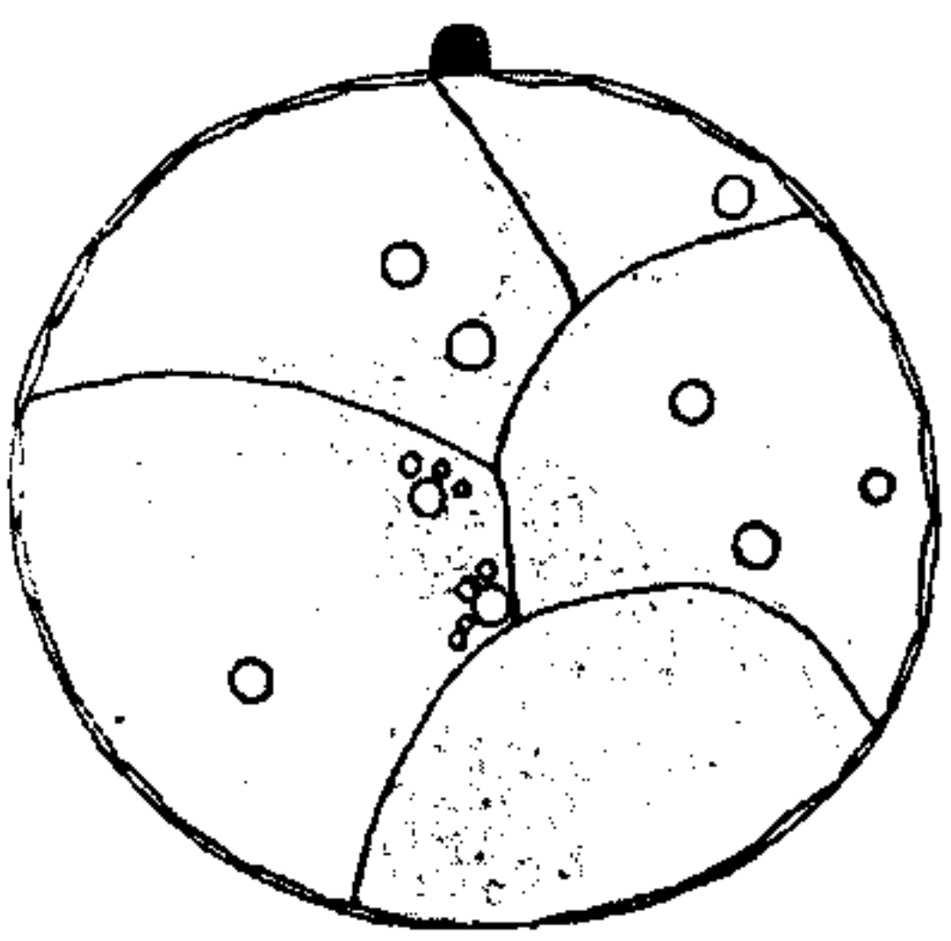


Fig. 6. Perldrüse von Vitis vinifera im optischen Medianschnitt mit der schornsteinförmigen Ausstülpung an der Spitze.

solche Papillen zu finden sind. Man findet nur Trichome, die aus einer Reihe großer toter Zellen bestehen und in viel geringerer Zahl auftreten. Dagegen weist die Epidermis der Blattrippen und Stengel von Ampelopsis radicantissima ganz ähnliche Papillen auf, wodurch sie ein sammetartiges Aussehen bekommt. Bei den Perldrüsen dieser Art sind

aber niemals Papillen vorhanden (Fig. 3). Verändern sich schon die Epidermiszellen weniger als die Grundgewebezellen, so zeigen sich von ersterer wiederum die Schließzellen, als die widerstandsfähigsten. Von einer geringen Dehnung abgesehn finden wir sie von ganz normaler Form meist genau der Ansatzstelle gegenüberliegend. Die Spaltöffnung ist meist weit offen und kann durch den Druck von innen in den Rändern eingerissen werden.

Eine Eigentümlichkeit zeigen wiederum die Schließzellen bei Vitis vinifera. Normal sind sie von 5—6 Zellen umgeben, die größer und höher als die übrigen Epidermiszellen sind, so daß die Schließzellen etwas eingesenkt erscheinen. Auf einem Querschnitt durch den Stengel von einer Pflanze, an der gerade viele Perldrüsen auftraten, konnte man bemerken, daß alle Spaltöffnungen hervorgehoben waren. Die Ausstülpung ist anfangs gering, späterhin aber bildet sich ein schornsteinförmiger Auswuchs, an dessen Spitze nun hoch emporgehoben die Schließzellen liegen. Untersucht man die Perldrüsen von Vitis vinifera, so findet man diesen schornsteinförmigen Auswuchs vollkommen unverändert an deren Spitze wieder (*Fig. 6*).

Was nun das Innere der Perldrüsen betrifft, so wird dasselbe durch verhältnismäßig sehr wenige, enorm große zartwandige Zellen ausgefüllt. Sowohl in den Epidermiszellen als auch in den Innenzellen kann man nach Einwirkung von Jod deutlich den Kern erkennen. Er ist bei den Innenzellen ungewöhnlich vergrößert. Das Plasma ist meist nur den Zellwänden angelagert. Das Zellumen ist von riesigen Vakuolen oder verschiedenen Protoplasmaeinschlüssen, von denen im nächsten Abschnitt die Rede sein soll, eingenommen.

Haben die Perldrüsen ihre Reife erreicht, so können sie längere oder kürzere Zeit erhalten bleiben. Meist beginnen sie schon bald infolge von Wasserverlust zu schrumpfen, trocknen dann ganz ein, bräunen sich anfangs und werden schließlich ganz schwarz. An gegen Wind geschützten Pflanzen können die schwarzen Schüppchen noch lange erhalten bleiben. Dank ihrer leichten Abtrennbarkeit fallen sie aber bei Pflanzen, die Wind und Wetter ausgesetzt sind, schon oft bevor sie zu schrumpfen anfangen ab. In dampfgesättigter Luft dagegen trocknen sie nicht ab, sondern schwärzen sich nur und verschimmeln schließlich.

Die Wundstelle wird von Wundkork abgeschlossen. Die Narbe ist mit bloßem Auge in Form von kleinen Grübchen von der Größe eines Stecknadelstiches auf der Unterseite der Blätter von Vitis japonica zu sehen. Bei Vitis vinifera sieht man die Narben, wenn man

die abgezogene Epidermis unter dem Mikroskop untersucht. Die Reihen der Epidermiszellen sind an einer Narbenstelle gestört, indem sie statt parallel, hier zusammenlaufen. In der Mitte sieht man dann eine Gruppe verkorkter Zellen, die gelbbraun erscheinen.

III. Protoplasmaeinschlüsse in den Zellen der Perldrüsen.

Von den protoplasmatischen Einschlüssen, die in den Perldrüsen auftreten, kommen vor allen Dingen die Fettropfen und stärkeartigen Einschlüsse in Betracht. Erstere fehlen den Perldrüsen niemals und sind immer nur in den Innenzellen bald in größerer bald in geringerer Menge enthalten. Auch ihre Dimensionen unterliegen ziemlich großen Schwankungen. In schon fast ganz abgetrockneten Perldrüsen kann man sie noch deutlich sehen, sie werden also wohl mit den Perldrüsen abgeworfen. Eine Abhängigkeit ihres Auftretens von dem Ernährungszustande der Pflanze konnte nicht konstatiert werden. Sie traten sowohl an Perldrüsen der im Freien wachsenden Pflanzen, wie auch an Stecklingen und abgeschnittenen Zweigen auf. Es sind meist scharf umgrenzte, stark lichtbrechende Tröpfchen, doch konnten bei Vitis japonica auch unregelmäßigere Massen beobachtet werden, die ihrerseits aus kleinen Tropfen zusammengesetzt zu sein schienen.

Was nun die chemische Natur der Tropfensubstanz anbelangt, so scheint es kein echtes Fett zu sein; es verhält sich gegen die mikrochemischen Reagentien ebenso wie die von Arthur Meyer beschriebenen Mesophyll-Sekrettropfen in wintergrünen Blättern.

Es wurden folgende Reaktionen ausgeführt:

1. In Essigsäure (Eisessig) selbst nach 24 Std. unlöslich.
2. In Wasser unlöslich.
3. In 85% Alkohol haben sich nach 24 Std. nicht alle Tropfen gelöst; die übriggebliebenen bräunen sich mit Osmium nach längerer Zeit.
4. Löslich in Chloroform, Xylol, Äther und Alkohol absolut.
5. Mit Alkannatinktur färben sie sich rot.
6. Mit Osmiumsäure (1% Lösung) dunkelbraune Färbung bis schwarz.
7. In Chloralhydrat (wässerige Lösung) nach 24 Std. nicht aufgelöst. Die Perldrüsen werden dabei so brüchig, daß sie schon beim Auflegen des Deckglases zerdrückt werden.
8. In konzentrierter H_2SO_4 ungelöst.
9. Mit rauchender HNO_3 werden die Fettröpfchen nach längerer Zeit von Bläschen durchsetzt.

10. Beim Fixieren mit Chromessigsäure (0,5% Chromsäure, 1% Essigsäure) scheinen die Tropfen in einzelne kleine Tröpfchen zu zerfallen, sie werden dabei undurchsichtig und schwach bräunlich, mit Osmium aber schwärzen sie sich trotzdem.

11. Mit Kalilauge und Ammoniak — keine Umwandlung in Krystalle beobachtet (selbst nach 48 Std.).

12. Bei längerem Erhitzen auf 120—140°, Befeuchten mit Wasser und Einwirkung von konzentrierter H_2SO_4 treten die Tropfen nicht mehr deutlich hervor.

Außer den Fettropfen treten in großen Mengen stärkeartige Einschlüsse auf. Der Form nach haben wir alle Übergänge von kleinen Stärkekörnern bis zu großen, flüssigen, hyalinen Kugeln. Echte Stärkekörner finden wir nur in den Chloroplasten der Schließzellen. Diese geben mit Jod die typische rein blaue Färbung. Ähnliche Körner finden sich in den im Kranz um den Kern gelagerten Leukoplasten der Epidermiszellen von Perldrüsen und außerdem in den Innenzellen bei Ampelopsis radicantissima, wo sie in Gruppen zu 3—6 beisammen liegen. Aber schon diese Körnchen, besonders aber die anderen stärkeartigen Einschlüsse zeigen nicht mehr die typische Stärkefärbung mit Jod. Bei ganz schwacher Einwirkung kann oft noch ein violetter Ton bemerkt werden, der aber bald in braun, rotbraun oder rötlichviolett übergeht. Bei Vitis japonica finden wir meist größere, stärker lichtbrechende Körper, die oft noch eine konzentrische Schichtung zeigen. Mit Jod nehmen sie die für Amylodextrin typische Braunfärbung an und zerfließen, wie auch dieses, im Überschuß von Jod-Jodkalium zu einer kastanienbraunen Flüssigkeit. Bei Ampelopsis Veitchii und A. tricuspidata auch Vitis vinifera sind es flüssige Kugeln, die eine rotbräunliche bis rotviolette Färbung annehmen. Wie schon Penzig hervorgehoben hat, enthalten sie oft kleinere oder größere in Brownscher Molekularbewegung befindliche, stärkeartige Körnchen. Alle diese Beobachtungen sprechen dafür, daß wir es hier mit Spaltungsprodukten der Stärke, Amylo- und Erythrodextrin, zu tun haben. Sie sind bei der Perldrüsenbildung aus in den normalen Zellen vorhandener Stärke, denn nur solche finden wir in den übrigen Pflanzenteilen, entstanden. Zuweilen kann man noch um einen festeren, mit Jod sich rotbraun färbenden Kern einen farblos bleibenden Hof erkennen. Die Spaltung wird hier noch weiter bis zum Achroodextrin gegangen sein. Der farblose Hof ist umso größer, je kleiner der Kern ist. Auch das so

häufig erwähnte Vorkommen von Zucker in Perldrüsen wird auf eine weitgehende Spaltung der Stärke zurückzuführen sein.

Penzig hat irrtümlicherweise diese mit Jod sich braunfärbenden Einschlüsse als proteinähnliche Stoffe angesehen.

Während bei den Fettropfen keine Beziehung zur Assimilation festgestellt werden konnte, läßt sich eine solche sehr leicht bei den amyloseartigen Einschlüssen erkennen. Sie treten namentlich bei solchen Pflanzen auf, die sich unter günstigen Ernährungsbedingungen befinden und daher auch gut assimilieren können. Bei im Freien wachsenden Pflanzen sind die jungen Perldrüsen dicht mit diesen Einschlüssen gefüllt, bei älteren liegen sie zu Haufen zusammengeballt in den Innenzellen. In Perldrüsen von Stecklingen treten nur wenige auf, bei abgeschnittenen Sprossen fehlen sie fast vollkommen.

Da nun die Pflanzenteile, auf denen die Perldrüsen entstehen, weder Fettropfen noch größere Mengen von Stärkeeinschlüssen aufweisen, so fragt es sich, wie die Einschlüsse in die Perldrüsen gelangen.

Es gibt zwei Möglichkeiten: Durch Ernährungsstörungen, die durch die Perldrüsenbildung oder durch die sie bedingten Faktore hervorgerufen werden, können die Assimilate, die normalerweise abgeleitet werden, in den Perldrüsen zusammenfließen und hier in Fett resp. Stärke übergeführt werden. Solche Anhäufungen von Stärke sind in Blättern und Internodien von Polygonum fagopyrum bei Ernährung mit unvorteilhaften Kaliverbindungen oder Chlormangel, in Blättern von Tradescantia Selloi in kalkfreien Nährlösungen, in blattrollkranken Syringen und in zahlreichen anderen Fällen beobachtet worden. Auch der Übergang von Kohlehydraten in Fett ist beobachtet worden. Dagegen spricht aber schon, daß die Einschlüsse der Perldrüsen mit dem Alter nicht zunehmen. Schon ganz junge Perldrüsen sind mit Dextrinen vollständig angefüllt. Fettropfen bemerkt man in älteren in größerer Zahl, meist aber nur daher, weil sie in den jungen durch andere Einschlüsse verdeckt sind.

Die andere Möglichkeit wäre, daß diese Stoffe bei Degeneration der Zellen, aus denen sich die Perldrüsen bilden, aus den vorhandenen Stoffen entstehen. Diese Möglickeit ist die wahrscheinlichere. Es handelt sich wohl nicht um echtes Fett, sondern um lipoide Substanzen. Lipoide sind in jeder normalen Zelle und, wie die Untersuchungen von Biedermann u. Czapek zeigen, oft in großen Mengen vorhanden, so z. B. nach den Untersuchungen Biedermanns im Protoplasma chlorophyllfreier Pflanzen, wie bei Monotropa und Orobanche. In normalen

Zellen scheinen sie mit dem Protoplasma innig gemischt zu sein, „sie stehen also zueinander nicht im Verhältnis von Plasmaprodukt und Plasma sondern bilden offenbar zusammen die lebendige Substanz der Zelle.“ Sie sind deshalb oft maskiert und nicht immer reaktionsfähig und können nur nach tropfiger Entmischung nachgewiesen werden. Bei chlorophyllhaltigen Zellen scheint das Protoplasma ärmer an Lipoiden zu sein, dafür machen diese aber einen großen Teil der Substanz, aus der die Chlorophyllkörner bestehen, aus. Bei Einwirkung von einer Amylenhydrat - Pyridin - Sudanlösung auf Laubblattquerschnitte konnte Czapek ebenfalls zeigen, daß die Chloroplasten feintropfig entmischt werden und ihre Grundsubstanz rot gefärbt erscheint.

Wenn wir nun in Betracht ziehen, daß die Fettropfen nur in den Innenzellen d. h. solchen, die aus chlorophyllhaltigen Grundgewebezellen entstanden sind, vorkommen und niemals in den chlorophyllosen Epidermiszellen gefunden wurden, daß anderseits in den fetthaltigen Zellen die Chlorophyllkörner vollkommen degeneriert sind, während wiederum in den Schließzellen, wo die Chlorophyllkörner erhalten bleiben, keine Fettropfen auftreten, so kann man das Auftreten der letzteren nur auf eine tropfige Entmischung der Chloroplastensubstanz, die bei deren Degeneration stattfindet, zurückführen. Bei der Degeneration wird der Chlorophyllfarbstoff schon sehr früh zerstört, doch kann man oft die Fetttropfen noch schwach grün gefärbt finden, was ebenfalls auf ihren genetischen Zusammenhang mit den Chlorophyllkörnern hinweist.

In einigen Fällen konnte ich ihre Entstehung direkt beobachten. In den Innenzellen bei Perldrüsen von Ampelopsis radicantissima waren die Chloroplasten noch nicht vollständig degeneriert, sondern sie bildeten einen noch deutlich grün gefärbten Ballen. Aus diesem Ballen nun hatten sich zahlreiche Fettropfen ausgeschieden. Bald größer, bald kleiner umgaben sie den Ballen von allen Seiten.

Was nun die tropfige Entmischung anbelangt, so führte sie Biedermann an Elodea-Blättern auf folgende Weise aus: 3 bis 4 Stunden mit Kochsalz plasmolysierte Blätter werden in Alkohol gelegt, wobei eine große Zahl stark lichtbrechender farbloser oder blaßgrüner Körperchen auftreten. Fügt man danach Wasser hinzu, so bilden sich größere grünlich gefärbte Tropfen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen. Die grüne Farbe verblaßt nach einiger Zeit.

Außerdem kann man die tropfige Entmischung auf verschiedene andere Weise bewerkstelligen, wie durch Chloralhydrat, Kochen in Kochsalzlösung usw. Uns interessiert hier die erste Methode, da sie

einiges Licht auf den Entmischungsvorgang bei der Perldrüsenbildung werfen kann.

Die vorhergehende Einwirkung von Salzen scheint dabei eine große Bedeutung zu haben, denn bei nicht plasmolysierten Blättern gelingt diese Entmischung nicht. „Man kann also wohl annehmen, daß durch die Kochsalzlösung aus den Chlorophyllkörnern oder dem Plasma oder aus beiden eine Substanz herausgelöst wird, die wie ein Eiweißkörper durch Alkohol gefällt wird und dem Chlorophyllfarbstoff anhaftet. Durch Wasser tritt eine Spaltung ein, wobei sich grünliche Tröpfchen ausscheiden, die sich mit Osmium schwärzen."

Wie wir noch sehen werden, wird die Perldrüsenbildung dadurch bedingt, daß in den an die Atemhöhle grenzenden Zellen eine Anhäufung von mineralischen Salzen eintritt und nachher eine starke Aufnahme von Wasser erfolgt, wodurch sich das Zellvolumen so enorm vergrößert. Man kann also auch hier annehmen, daß durch konzentriertere Salzlösung der Lipoidkörper mit dem Chlorophyllfarbstoff herausgelöst wird und bei der darauffolgenden Wasseraufnahme die Entmischung stattfindet. Der Farbstoff verblaßt sehr bald, die kleinen Tröpfchen fließen zusammen zu größeren und bilden so die Fettropfen der Perldrüsen.

Überhaupt scheinen sich bei Degeneration des Zellinnern mehr oder weniger tiefgreifende Prozesse zu vollziehen, durch welche die sonst maskierten Lipoide direkt reaktionsfähig gemacht werden. So konnte Biedermann bei vergilbten Elodeablättern nach vorhergehender Plasmolyse die Schwärzung mit Osmiumsäure auch ohne Alkoholbehandlung beobachten, wobei die Bräunung nicht nur bei den Chlorophyllkörnern, sondern auch beim Plasma und sogar beim Zellsaft eintritt. Die Fettropfen der Perldrüsen können sich zum Teil wohl auch aus den Lipoiden des Protoplasma bilden.

Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß die Fettropfen in wintergrünen Blättern auch auf Degeneration einzelner Chlorophyllkörner zurückzuführen sind. Die Beobachtungen, daß ihr Auftreten nicht von Temperatur, Jahreszeit und Assimilationstätigkeit abhängig ist, sondern bloß vom Alter des Blattes und daß sie bei Kalmia latifolia mit den Blättern abgeworfen werden, also nicht wie ein Reservestoff, sondern wie ein Auswurfstoff behandelt werden, würden ja diese Anschauung stützen. Überall wo Chlorophyllkörner degenerieren, treten auch meist Fettropfen auf, so in den Intumeszenzen von Hibiscus vitifolius (Dale), in den Zellen chlorotischer Weinrebenblätter, wobei sie auch schon von Roux „als Produkte einer fettigen Entartung der Chloroleuciten

gehalten wurden“ (Molz), in Erineumhaaren auf Ahorn (Küster), in Emergenzen von Acacia pendula (Sorauer)[1]).

Was nun die Bildung amyloseartiger Einschlüsse in den Perldrüsen betrifft, so wurde die Abhängigkeit ihres Auftretens von der Assimilationstätigkeit der Pflanze bereits erwähnt. Hat die Pflanze assimiliert, so werden in den Chlorophyllkörnern Stärkeeinschlüsse enthalten sein. Bei dem Entmischungsvorgange werden die Stärkekörner oft nur wenig angegriffen, wir finden sie deshalb bei Ampelopsis radicantissima in Form von kleinen Körnern, die noch ihre ursprüngliche Anordnung zeigen und im Stroma des Chlorophyllkornes enthalten sind. Auch bei Vitis japonica kann man noch einzelne solcher Körner finden. In den meisten Fällen scheint dagegen eine starke Quellung der Körner und zugleich auch eine teilweise Spaltung zu Amylodextrin, Erythrodextrin und Achroodextrin stattzufinden, wodurch das verschiedene Verhalten bei Jodeinwirkung bedingt wird. Analoge Erscheinungen beobachtete Biedermann an Elodeablättern bei Einwirkung von Kalilauge nach vorangehender Plasmolyse und Entfärbung mit Alkohol.

Von andern Reaktionen der Perldrüsen seien hier noch einige angeführt:

1. Mit α-Naphthol (10% alkoholische Lösung) und konz. H_2SO_4 tritt Rotfärbung ein.
2. Mit Fehlingscher Lösung bekam man nach längerem Erwärmen nur eine sehr schwache Fällung von Kupferoxydul.
3. Anorganische Salze waren in größeren Mengen nicht nachzuweisen. Bei Vitis japonica fand man in einer Perldrüse einen Raphidenschlauch, der wahrscheinlich zufällig mit den andern Zellen hereingestülpt wurde.
4. Konzentrierte H_2SO_4 zerstört alles bis auf die Fetttropfen und die sich braun färbende Cuticula.
5. Chlor-Zink-Jod färbt die Außenwände der Epidermiszellen gelbbraun, alle anderen Membranen intensiv blau.
6. In Perldrüsen, die 24 Std. in Alkohol abs. lagen, traten wiederholt in den Zellen zahlreiche an Sphaerokristalle erinnernde Kristallaggregate auf. Sie wurden nicht näher untersucht. Sie waren schwach gelbbraun gefärbt, in Wasser

---

1) Ebenso eine tropfige Entmischung und Ausscheidung von Fettropfen scheint in alten mikroskopischen Präparaten bei Anwendung von Glyzerin-Gelatine als Einschlußmittel einzutreten.

schwer löslich, in 3% H_2SO_4 dagegen lösten sie sich sofort. Mit Jod färbten sie sich nicht.

Das mikrochemische Verhalten der Perldrüsen stimmt also mit demjenigen, welches Raciborski für die Perldrüsen (Ameisenbrötchen) von Leea hirsuta angibt, überein.

Nachdem nun die Anatomie der Perldrüsen besprochen ist, will ich mich zum physiologischen Teile wenden. Ich werde dabei zuerst nur die Beobachtungen anführen und erst zum Schluß dieselben näher besprechen.

IV. Auftreten von Perldrüsen an im Freien wachsenden Pflanzen.

Wie schon erwähnt, führen alle älteren Angaben die Perldrüsenbildung auf Luftfeuchtigkeit und nasses Wetter zurück.

Bevor ich daher zu den Beobachtungen der Perldrüsen im Freien übergehe, will ich einen kurzen Überblick über die Witterungsverhältnisse für Jena im Sommer 1919 geben.

1. Witterungsverhältnisse.

Die Beobachtungen wurden am 12. Mai 1919 angefangen und bis zum Schluß der Vegetationszeit im Oktober fortgesetzt. In dieser Zeit ließen sich vier scharf begrenzte Wetterperioden unterscheiden.

I. Periode — Spätfrühling und erste Hälfte des Sommers bis zum 22. Juni — zeichnete sich nach einem sehr kalten Frühjahr durch große Trockenheit, heißes und klares Wetter aus. Nur 7 Tage hatten Niederschläge.

II. Periode — vom 22. Juni bis zum 9. August — vorwiegend feuchtes und kühles Wetter mit 19 Regentagen und nachts häufigem Nebel.

III. Periode — vom 9. August bis zum 19. September. — Dem feuchten und kühlen Sommer folgte wieder ein äußerst heißer und trockener Herbst. Die Niederschläge waren ganz unbedeutend. Der September brachte die Maximaltemperatur für dieses Jahr. Die Nächte waren aber oft schon kühl.

IV. Periode — vom 19. September an setzte regnerisches und trübes Herbstwetter ein. Das Laub fing an sich zu färben und abzufallen. Die Temperatur war niedrig und besonders die Nächte empfindlich kalt.

Im ganzen genommen war das Jahr ein äußerst trockenes. Allgemein wurde über große Dürre geklagt. Besonders den Frühling kann man keineswegs zu den nassen rechnen.

Wollen wir nun sehen was für einen Einfluß die Witterung auf die Perldrüsenbildung hatte.

2. Auftreten der Perldrüsen an ganz frei wachsenden Pflanzenteilen.

Zur Beobachtung dienten die Pflanzen, die im botanischen Garten in Jena wuchsen. Die Ergebnisse waren folgende:

1. Vitis vinifera wuchs an der Südseite des Treibhauses, der Sonne vollkommen ausgesetzt.

Als mit der Beobachtung angefangen wurde, hatte der Weinstock noch ganz kleine unentwickelte Blätter. Er war mit zahlreichen Perldrüsen besetzt, die sowohl an den Blättern als auch an den jungen Triebspitzen besonders häufig aber an der Basis der Nebenblätter saßen. Trotz des heißen und trockenen Wetters blieben sie lange Zeit erhalten und bildeten sich immer wieder aufs Neue. Eine starke Abnahme konnte nach völliger Entfaltung der Blätter beobachtet werden. Am 20. Mai kamen im Durchschnitt auf ein Blatt sechs Perldrüsen (einzelne hatten noch bis 14), am 22. Mai nur noch vier, wobei einige Blätter schon gar keine mehr aufwiesen, andere dagegen noch über 10. Schließlich am 26. Mai waren schon die meisten verschwunden; auf ein Blatt kamen 1—2 Perldrüsen. In der folgenden Zeit blieb die Zahl der Perldrüsen verhältnismäßig gering, doch konnte man ohne Mühe immer welche finden, besonders an den jüngeren Triebspitzen. Fast vollkommen verschwanden sie aber dagegen während der zweiten Periode. Nur nach langem genauen Suchen konnte man einzelne an austreibenden Geizen finden. Nach Eintritt des trockenen Wetters im August nahm die Zahl der Perldrüsen deutlich zu. Es kamen wieder 1—2 Perldrüsen auf ein Blatt; bei einer Varietät mit filziger Blattunterseite sogar 4—7. Allerdings blieben die ausgewachsenen Blätter frei von Perldrüsen und traten diese fast ausschließlich an jungen Blättern und Trieben, auch an Blüten und Fruchtstielen auf. Allmählig nahm aber im September die Zahl der Perldrüsen ab, was wohl auf das Einstellen des Wachstums zurückzuführen ist.

Ein anderer Weinstock zeigte im ganzen weniger Perldrüsen. Es scheint, daß die verschiedenen Arten sich nicht gleich verhalten. So sollen nach Müller-Thurgau bei Vitis-Solonis überhaupt keine Perldrüsen auftreten.

2. Ampelopsis Veitchii.

Diese Pflanze rankte sich am Treibhaus empor, wobei ein Teil auf der Ostseite, der andere auf der Nordseite derselben wuchs. Dadurch gelang es, besonders deutlich die Abhängigkeit der Perldrüsen-

bildung von der Wachstumsintensität zu beobachten. Beim Austreiben im Frühlinge entwickelten sich die Blätter anfangs langsam, dann aber trat plötzlich eine schnelle Entfaltung ein. Da die Exemplare auf der Nordseite viel weniger der Sonne ausgesetzt waren, so blieben sie im Wachstum gegenüber denen auf der Ostseite zurück. Während die Entfaltung der Blätter auf der Ostseite um den 24. Mai herum stattfand, trat sie bei den Exemplaren auf der Nordseite eine ganze Woche später ein. Auf den eben entfalteten Blättern tritt das Maximum der Perldrüsen auf. Wir sehen daher das Maximum bei den Exemplaren auf der Ostseite am 26. Mai eintreten, auf der Nordseite dagegen erst am 4. Juni. Folgende Zahlen mögen eine Vorstellung von den beobachteten Verhältnissen geben.

Exemplare auf der Ostseite: am 20. Mai kamen 3—4 Perldrüsen auf ein Blatt (an einzelnen bis 8), am 24. Mai — 14 Perldrüsen (bis zu 24), am 26. Mai durchschnittlich 25 (bis zu 30).

Vom 30. Mai fingen sie schon an abzutrocknen, und am 2. Juni kamen wiederum nur 14 auf ein Blatt (bis zu 22). Am 4. Juni waren die meisten schon abgetrocknet, es blieben durchschnittlich nur 3—4 Perldrüsen nach.

Bei den Exemplaren auf der Nordseite waren am 20. Mai 5—6 Perldrüsen auf einem Blatt, ihre Zahl stieg sehr langsam bis zu 6 am 24. Mai und 9 am 26. Mai, nach der Entfaltung aber waren am 2. Juni alle Blätter von Perldrüsen übersät. Es kamen 30—40 auf ein Blatt. Ihre Zahl stieg zum 4. Juni bis auf 45 an ganz entwickelten und gegen 10 an noch unentwickelten, um dann wieder, nachdem die Blätter ihre normale Größe erreicht hatten, abzunehmen.

Es blieben aber besonders an jungen Blättern während der ganzen trockenen Zeit einzelne Perldrüsen erhalten, die dann später nach Eintreten des feuchten Wetters fast gänzlich verschwanden. Nachdem aber am 20. und 21. Juli sehr heißes und trockenes Wetter war, konnte man eine deutliche Zunahme der Perldrüsen konstatieren. An jungen Blättern waren gegen 8 (bis zu 14 Perldrüsen), an halbausgewachsenen gegen 3 (bis 8), an ganz ausgewachsenen keine. Alle diese Perldrüsen waren klein, eben im Entstehen begriffen; und als bald darauf das kalte regnerische Wetter wieder einsetzte, verschwanden sie, ohne die Reife erreicht zu haben. Im Herbst traten wieder Perldrüsen auf, ausschließlich aber an noch im Wachstum befindlichen Pflanzenteilen. Sie blieben erhalten, bis im Herbst wieder das kalte Wetter einsetzte und die Blätter sich zu verfärben anfingen.

3. Ampelopsis radicantissima: am Kamin des Treibhauses.

Auch hier trat besonders gut die Abhängigkeit der Perldrüsenbildung von der Wachstumsintensität hervor. Die Pflanze trieb früh aus, die Blätter blieben aber lange Zeit unentwickelt und rötlich. Perldrüsen traten nur vereinzelt auf, bis plötzlich am 11. Juni eine starke Zunahme zu bemerken war. Gleichzeitig aber hatte sich auch die ganze Pflanze merklich verändert. Die Blätter hatten sich vollkommen entwickelt und bildeten um den Kamin einen grünen Mantel, so daß von den Ziegeln nichts zu sehen war. Im übrigen verhielt sie sich ebenso wie die anderen Pflanzen.

4. Ampelopsis tricuspidata.

Diese Pflanze, die in mehreren Exemplaren am Treibhaus und an der Mauer des botanischen Instituts wächst, scheint keine so plötzliche Blattentfaltung zu zeigen. Die Entwicklung scheint allmählich vor sich zu gehen. In Übereinstimmung damit ist auch keine so starke Zunahme der Zahl der Perldrüsen im Frühling zu beobachten. Es waren fast auf jedem Blatte Perldrüsen zu sehen, die späterhin während der zweiten Periode verschwanden. Dafür trat aber bei dieser Art besonders deutlich die Zunahme im Herbst hervor. An Pflanzen, an denen vorher gar keine Perldrüsen vorhanden waren, konnte man jetzt auf jedem Blatt, selbst auf älteren 3—4 Perldrüsen finden.

5. Vitis japonica: am Treibhaus.

Diese Pflanze unterscheidet sich von den bisher besprochenen dadurch, daß sie nur krautige Stengel bildet, und die oberirdischen Triebe jeden Herbst absterben. Dafür zeichnet sie sich vor den anderen durch ungemeine Raschwüchsigkeit aus. Es war daher bei ihr besonders starke Perldrüsenbildung zu erwarten, was auch in der Tat der Fall war. In wenigen Tagen schossen die Triebe zu $1^1/_2$—2 m Höhe hervor. Während nun bei den anderen Pflanzen sich im Frühling alle Blätter mehr oder weniger gleichzeitig entfalten, und daher auch die Perldrüsen gleichmäßiger auf die einzelnen Blätter verteilt sind, so sehen wir bei dieser Pflanze die unteren Blätter schon vollkommen entfaltet, während die oberen noch ganz unentfaltet sind. Da die Perldrüsen in größter Zahl an den eben vollständig entwickelten Blättern auftreten, so werden wir an ein und derselben Pflanze von oben nach unten gehend dasselbe Verhältnis feststellen können, wie bei den anderen an nacheinanderfolgenden Tagen. Außerdem wird sich, da die Pflanze fortwährend weiter wächst, das Maximum der Perldrüsen in demselben Maße verschieben. Folgende Zahlen mögen das bestätigen:

Am 13. Juni . . .	—	—	0	2	2	5	8	12	17	20	35	60	130	110	120
Am 18. Juni . . .	0	1	6	10	11	12	13	20	33	42	75	63	130	110	130

Jede Zahl bedeutet die Anzahl Perldrüsen, die auf ein Blatt mit dem entsprechenden Internodium kommt. Die Zählungen sind an ein und demselben Triebe am 13. und 18. Juni vorgenommen und die Zahlen, die sich auf ein und dieselben Blätter mit ihren Internodien beziehen, sind untereinandergestellt worden. Der doppelte Strich zeigt die Stelle, an der sich die Krümmung der Triebspitze befand. Von links nach rechts sind die Internodien in ihrer Reihenfolge von oben nach unten angeführt. Man sieht, daß vom 13.—18. Juni der Sproß zwei neue Internodien gebildet, und daß die Krümmung sich um drei Internodien nach oben verschoben hat, gleichzeitig haben sich die Zahlen auch ungefähr auf zwei Internodien nach oben verschoben. Würde man die Zahl der Perldrüsen weiter nach unten verfolgen, so würde man eine allmähliche Abnahme bemerken können. Dieselbe Anordnung konnte auch an anderen Trieben beobachtet werden, z. B. auf nacheinanderfolgenden Internodien 4, 7, 10 ‖ 32, 69, 87, 126, 117, 124. Während der feuchten Periode waren die meisten Perldrüsen verschwunden, das Wachstum war auch nicht mehr so intensiv. Wie bei Ampelopsis Veitchii, so konnte auch hier nach den heißen Tagen am 20. und 21. Juli eine Zunahme beobachtet werden. Die Zählung ergab folgende Zahlen: 1, 2, 2, 5, 8, 12 ‖ 15, 21, 34, 25, 16, 17, 8. Man sieht, daß die ausgewachsenen Blätter eine bedeutend geringere Zahl als im Frühling zeigen. Aber auch hier blieben die Perldrüsen klein und verschwanden wieder. Im Herbst konnte gleichfalls eine Zunahme festgestellt werden. So waren am 18. August an älteren Blättern im Duchschnitt 10—11 Perldrüsen, an jüngeren 6—7. Diese Pflanze, die am spätesten von allen austreibt, scheint auch am spätesten ihr Wachstum einzustellen, daher konnte man an ihr noch den September hindurch immer einzelne Perldrüsen finden, selbst Anfang Oktober waren an jüngeren Trieben welche vorhanden.

Dieselben Verhältnisse konnte man an verschiedenen Ampelopsis- und Vitis-Arten, die in Jena und Umgegend an Mauern, Zäunen und Häusern wuchsen, beobachten. Während der ganzen ersten Periode waren alle Pflanzen von Perldrüsen übersät, man brauchte nur ein beliebiges Blatt umzuwenden, um welche zu finden. Während der zweiten feuchten Periode mußte man lange Zeit suchen, bis man einzelne fand. Im August wiederum waren alle Pflanzen dicht übersät; besonders viele

waren an jungen Trieben, aber auch an alten Blättern von Ampelopsis radicantissima konnte man immer welche finden. Im allgemeinen kann man sagen, daß an Pflanzen, die an der Sonne besonders ausgesetzten Mauern wuchsen, bedeutend mehr Perldrüsen zu finden waren als an solchen, die einen schattigen Standort hatten.

Aus allen diesen Beobachtungen geht deutlich hervor, daß die Perldrüsenbildung im Freien von zwei Faktoren abhängt: erstens von der Wachtumsintensität und zweitens von der Witterung.

Was den ersten Faktor anbelangt, so kann man im allgemeinen sagen, daß die Perldrüsenbildung der Wachstumsintensität proportional ist. Wollte man das Auftreten der Perldrüsen graphisch darstellen, indem man auf die Abzisse die nacheinanderfolgenden Tage, auf der Ordinate, die auf ein Blatt im Durchschnitt kommende Zahl Perldrüsen einträgt, so würde man eine Kurve erhalten, die anfangs langsam, dann rapide steigt und schließlich wieder erst allmählich dann rascher abfällt.

Für Vitis japonica müßte man an Stellen der aufeinanderfolgenden Tage die aufeinander von oben nach unten folgenden Internodien mit ihren Blättern eintragen.

An aufeinanderfolgenden Tagen würde dann die ganze Kurve, ohne ihre Form zu ändern, sich von rechts nach links dem Zuwachs der Sprosse und der Wachstumszone entsprechend verschieben.

Der Form nach stimmt die Kurve mit derjenigen von der großen Wachstumsperiode überein. Die geringeren Abweichungen lassen sich dadurch erklären, daß die Perldrüsen, einmal entstanden, längere Zeit erhalten bleiben, bevor sie abtrocknen.

Ich kann also die Angaben von Müller-Thurgau und Hofmeister, die behaupten, daß die Perldrüsenbildung von der Triebkraft des Weinstocks abhängt und somit hauptsächlich am austreibenden Wein auftritt, nur bestätigen.

Wenn man aber die durch die große Wachstumsintensität bedingte Perldrüsenbildung beim Austreiben nicht berücksichtigt und nur den Einfluß der Witterung in Betracht zieht, so fällt es einem sofort auf, daß bei trockenem und heißem Wetter die Zahl der Perldrüsen stark zunimmt, während dieselben bei feuchtem und kaltem fast vollkommen verschwinden. Außer dem direkten Einfluß auf die Perldrüsenbildung kann die Witterung auch wohl einen indirekten Einfluß ausüben, indem sie das Wachstum und somit auch die Perldrüsenbildung begünstigt oder hemmt.

Meine Beobachtungen beschränken sich nur auf dieses Jahr, ich kann daher nicht sagen, wie stark die Perldrüsenbildung in nassen

Frühlingen beim Austreiben ist. Ich denke aber, daß sich weniger Perldrüsen bilden und diese dann nach der Entfaltung vollkommen verschwinden. Wir würden dann in nassen Frühjahren die Perldrüsen nur beim Austreiben beobachten. Es ist möglich, daß daraus der Schluß gezogen wurde, daß sie durch Feuchtigkeit hervorgerufen werden. Jedenfalls wären vergleichende Beobachtungen durch mehrere Jahre hindurch sehr erwünscht.

3. Auftreten der Perldrüsen an gegen Regen geschütztesten Teilen.

Vorhin wurde gesagt, daß die Perldrüsen während der feuchten Periode alle verschwanden. Das hat nur soweit Geltung, als wir die vollkommen ungeschützten Triebe in Betracht ziehen. In Wirklichkeit konnte man auch während der feuchten Periode fast an jedem Exemplar Perldrüsen in größerer Zahl finden, es waren dann aber immer, worauf auch Stahl aufmerksam gemacht hat, die gegen Regen und Tau geschützten Pflanzenteile. So konnten den ganzen Sommer hindurch zahlreiche Perldrüsen an Blättern von Ampelopsis radicantissima, die durch die oberen Teile der Pflanze vollkommen vor Regen geschützt waren, beobachtet werden. Noch mehr Perldrüsen saßen an Trieben dieser Pflanze, die von unten austrieben und von den Blättern überdacht waren. An jungen Blättchen solcher Triebe konnten 56 Perldrüsen gezählt werden. Bei einem unter die Dachrinne geratenen Sproß waren sogar 170 Perldrüsen an einem Blättchen, von dem daher kaum etwas zu sehen war. Diese Triebe wuchsen in Lichtmangel und zeigten sehr intensives Wachstum, wodurch wohl auch teilweise die enorme Zahl von Perldrüsen bedingt wurde. Letztere verschwanden aber, sobald die Triebe heranwuchsen und nicht mehr geschützt waren.

Eine stärkere Perldrüsenbildung zeigte ebenfalls ein Exemplar derselben Art, das in einem Taxusbusche wuchs, also auch vor Benetzung geschützt war. Noch deutlicher trat dieses Verhältnis bei einem Exemplar, das an einem Balkon wuchs, zutage. Am 30. Juli konnte man an den Blättern und Trieben, die an der Außenseite wuchsen, nur ganz vereinzelte Perldrüsen finden, dagegen waren die Blätter, die nach innen hereinragten, also unter dem Schutze des Daches wuchsen, von Perldrüsen übersät. An einem Blatte waren bis 40 große Perldrüsen. Nur einige Blätter wiesen wenige auf.

Dasselbe trifft auch bei Vitis vinifera zu. Ein unter dem Dachrande wachsender Langtrieb wies zahlreiche Perldrüsen auf (ungefähr neun auf einem Blatte), während an anderen Pflanzenteilen nur einzelne vorhanden waren.

Daß die Perldrüsenbildung in allen diesen Fällen nicht durch Lichtmangel, sondern durch Schutz vor Benetzung hervorgerufen wird, sieht man aus folgenden Versuchen: Zweige von Vitis vinifera wurden durch ein halbgeöffnetes Fenster ins Innere des Treibhauses hereingeführt. Während an den Zweigen draußen nur ganz vereinzelte Perldrüsen zu finden waren, traten an den eingeführten Zweigen schon sehr bald zahlreiche auf (ungefähr 10 auf einem Blatte, auf einzelnen bis 25). Die Fenster gingen nach Süden, so daß von Lichtmangel keine Rede sein konnte. Das Treibhaus stand leer, die meisten Fenster und Türen waren offen, so daß sich die Feuchtigkeitsverhältnisse von denen draußen nicht viel unterscheiden konnten. Die einzige Ursache konnte also nur Schutz vor Benetzung sein.

4. Auftreten der Perldrüsen an etiolierten Pflanzenteilen.

Aus den vorhin angeführten Versuchen geht noch nicht hervor, ob Lichtmangel nicht doch noch nebenbei eine Rolle bei der Perldrüsenbildung spielen könnte. Es wurden daher einzelne Triebe von im Freien wachsenden Pflanzen unter Blechzylinder in vollständige Dunkelheit eingeführt. An ganz etiolierten Trieben trat keine Perldrüsenbildung auf Solange die Triebe noch grün waren, konnte man die erste Zeit eine kleine Zunahme bemerken, die aber wohl darauf zurückzuführen ist, daß diese Triebe auch vor Benetzung geschützt waren. Wurden vollständig etiolierte Triebe wieder dem Lichte ausgesetzt, so traten einzelne Perldrüsen auf. Verdunkelung begünstigt also nicht nur die Perldrüsenbildung nicht, sondern hemmt sie eher.

Da, wie wir sehen, Schutz vor Benetzung allein schon genügt, um die Perldrüsenbildung hervorzurufen, so liegt es sehr nahe, die Wirkung des trockenen und heißen Wetters darauf zurückzuführen, daß erstens die Pflanzen selten von Regen benetzt und zweitens die Tauniederschläge verhindert werden. Außerdem kann die Wirkung eine indirektere sein, indem das Wetter auf die Wachstumsintensität und Transpiration einwirkt.

V. Einfluß von Luftfeuchtigkeit.

Vor allen Dingen will ich hier einen Fall erwähnen, durch den schon Stahl auf die Perldrüsenbildung aufmerksam gemacht wurde, und der bestimmt gegen Luftfeuchtigkeit als Ursache der Perldrüsenbildung spricht.

In den Heizraum des Treibhauses hatten sich einige Triebe von Ampelopsis radicantissima, die draußen am Kamin wuchsen,

unter dem Fensterrahmen hereingezwängt. Sie wuchsen hier weiter und bildeten lange sich stark verzweigende Triebe aus. Der Raum war hell, mit Oberlicht, die Sonne konnte frei hereinscheinen. Da in diesem Raume keine Pflanzen standen und deshalb nicht gespritzt wurde, so war die Luft sehr trocken. Die Pflanze, sowohl die Blätter auf der Unterseite an den Blattrippen, als auch die Blattstiele und Stengel, war mit Perldrüsen vom Frühling an bis spät in den Herbst hinein (Oktober) übersät. Die Zahl konnte bis zu 100 an einem Blatt steigen. Diese außerordentlich reiche Perldrüsenbildung kann man nur auf den Umstand zurückführen, daß die Pflanzenteile niemals mit Wasser benetzt wurden. Denn tauchte man einzelne Triebe in Wasser, so unterblieb die Perldrüsenbildung. Führte man einzelne Triebe unter eine Glocke, die mit Wasser abgeschlossen war, also in mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre, so bildeten sich an den jungen, neugebildeten Blättern keine Perldrüsen. Sie erschienen aber bald wieder, wenn die Triebe der trockenen Luft ausgesetzt wurden. Ein Versuch, den schon Stahl ausgeführt hat.

Entfernte man von einzelnen Blättern alle Perldrüsen, so wurden sie in kurzer Zeit wieder neu gebildet. Nach Entfernung am 30. Mai konnten am 11. Juni wieder über 20 an einem Blatt beobachtet werden.

War die Witterung lange Zeit feucht und kalt, so nahm die Zahl der Perldrüsen bedeutend ab, kamen dann aber wieder einige sonnige Tage, so war die Pflanze wieder mit Perldrüsen übersät. Während der heißen Zeit stieg die Temperatur im Raume außerordentlich hoch, so daß man sich kaum längere Zeit in ihm aufhalten konnte. Die Perldrüsen trockneten in dieser Zeit sehr rasch ab. Ich konnte an einem Blatte wohl 110 vertrocknete Reste, aber keine einzige Perldrüse zählen. Man sieht also, daß, wenn die Temperatur zu hoch steigt, die Perldrüsenbildung verhindert wird.

Die anderen Versuche, den Einfluß der Luftfeuchtigkeit festzustellen, wurden zum Teil mit abgeschnittenen Zweigen, zum Teil mit Stecklingen und Blättern ausgeführt.

1. Versuch mit abgeschnittenen Zweigen.

Austreibende Zweige von Vitis vinifera, Ampelopsis tricuspidata und Ampelopsis radicantissima wurden abgeschnitten und in ein Gefäß mit Wasser in ein trockenes und sonniges Zimmer gestellt. Die austreibenden Blätter und Ranken waren mit zahlreichen Perldrüsen bedeckt. Aber auch in feuchter, warmer Luft bildeten sich

viele aus. Der Versuch wurde deshalb nochmals in größerem Umfange angestellt.

Von einer Ampelopsis radicantissima, var. hirsuta und einer Ampelopsis tricuspidata wurden am 5. Juni dicke, mehrjährige Sprosse abgeschnitten. Die Pflanzen hatten schon ihre Blätter entfaltet. An den abgeschnittenen Trieben wurden sämtliche Blätter entfernt, so daß sie aus den Augen austreiben mußten. Darauf wurden sie in etwa 15—20 cm lange Stücke geschnitten, in Gefäße mit Wasser gestellt und diese am 6. Juni auf verschiedene Standorte verteilt. Die Ergebnisse waren folgende:

a) Feuchte Standorte.

I. Im Mooshaus. Standort sehr feucht, die Pflanzen wurden oft bespritzt, Temperatur niedrig, kein direkter Sonnenschein.

Unter diesen Bedingungen wurde das Austreiben sehr gehemmt. Bis zum 20. Juni hatten sie gar nicht getrieben. Am 23. fingen sie an etwas auszutreiben. Perldrüsen waren keine vorhanden, ausgenommen eine einzige an einem Triebe von Ampelopsis tricuspidata. Es bildeten sich auch weiterhin keine aus. Die Zweige entwickelten sich sehr langsam und gingen bald an Schimmel zugrunde.

II. Im Selaginellenkasten. Standort feucht, ziemlich lichtreich, aber kein direktes Sonnenlicht. Temperatur hoch (20° C).

Bis zum 19. Juni hatten nur einzelne Zweige schwach getrieben. Es hatten sich keine Perldrüsen gebildet. Am 23. Juni hatten sich an einem Zweige von Ampelopsis tricuspidata acht Blätter und vier Triebe entwickelt, die mit zahlreichen Perldrüsen besetzt waren (bis zu 70 auf einem Blatt), Ampelopsis radicantissima entwickelte sich langsam. Ein Zweig hatte drei Blätter gebildet mit ungefähr neun Perldrüsen an einem Blatt. Am 2. Juli waren alle Zweige mit Perldrüsen übersät, die vom 9. Juli an schon zu vertrocknen anfingen.

III. Im Warmhaus unter einer Glasglocke in dampfgesättigter Luft, direktes Sonnenlicht.

Die Zweige wurden am 14. Juni zum Versuch genommen. Am 23. begannen sie erst zu treiben, an einem kleinen Blatt waren 15 kleine Perldrüsen. Zum 30. Juni waren alle dicht mit Perldrüsen übersät. Die Perldrüsen bei Ampelopsis tricuspidata sind ungemein lang gestreckt (bis zu 3 mm) und oft gekrümmt. Am 11. Juli sind viele braun geworden und fangen an zu schimmeln, schrumpfen aber nicht.

IV. Im Warmhaus bei feuchter Luft und direktem Sonnenschein, aber nicht gespritzt.

Schon am 14. Juni waren an den ausgetriebenen Blättern zahlreiche Perldrüsen, die sich immer noch vermehrten, am 23. Juni waren alle Blätter dicht übersät, (bei Ampelopsis tricuspidata bis 70 an einem Blatt, bei Ampelopsis radicantissima bis 33). Darauf begannen sie zu vertrocknen und am 28. Juli waren fast alle Perldrüsen verschwunden.

V. Im Warmhause, nicht gespritzt, Luft nur zeitweise feucht, direkter Sonnenschein, hohe Temperatur.

Schon am 13. Juni waren zahlreiche Perldrüsen an den austreibenden Zweigen zu sehen. Ihre Zahl nimmt stark zu, so daß die Blätter wie verzuckert erscheinen. Am 23. Juni bis 100 Perldrüsen an einem Blatt, schon am 26. Juni waren aber bereits alle Perldrüsen abgefallen.

b) Trockene Standorte.

I. Heizraum des Treibhauses. Luft vollkommen trocken und heiß, direkter Sonnenschein.

Am 13. Juni haben die Zweige ausgetrieben und zahlreiche Perldrüsen gebildet, am 19. Juni waren die Blätter ganz mit Perldrüsen übersät. Am 20. wurden an einem Zweige mit sechs kleinen Blättern über 700 Perldrüsen gezählt. Sie halten sich verhältnismäßig lange und fangen erst am 7. Juli teilweise an zu vertrocknen.

II. In einem trockenen, nach Süden gelegenen Zimmer. Luft sehr trocken, direkter Sonnenschein.

Viele Zweige litten unter der großen Trockenheit und trieben gar nicht oder langsam aus. Sie zeigten wenige Perldrüsen. Andere, die gut austrieben, waren mit Perldrüsen übersät, die sich sehr lange hielten. Am 15. Juli waren noch fast gar keine vertrocknet.

III. Laboratorium. Trockene Luft, kein direkter Sonnenschein. Die Sprosse trieben schlecht aus. Am 23. Juni begannen sie erst auszutreiben und hatten nur einzelne Perldrüsen gebildet.

c) Im Freien.

Einzelne Zweige wurden draußen aufgestellt. Obgleich das Wetter bis zum 22. Juni trocken und sonnig war, so trieben sie im Vergleich zu den Zweigen im Warmhaus sehr langsam aus, da die Temperatur bedeutend niedriger war. Sie verblieben bis zum 15. Juli draußen. Es hatten sich aber nur wenige Perldrüsen gebildet.

Außer den Perldrüsen wurden bei allen Zweigen von Ampelopsis tricuspidata reichlich Kallusbildung und Lenticellenwucherungen beob-

achtet. Es war nicht schwer, ihre Abhängigkeit von der Feuchtigkeit zu bemerken. Lenticellenwucherungen bildeten sich unter Wasser; über dem Wasserspiegel nur soweit die Luft mit Wasserdampf gesättigt war. Auch die Kallusbildung war in feuchter Luft viel stärker. Bei Ampelopsis radicantissima bildete sich Kallus viel seltener.

Aus diesen Versuchen ist kein besonderer Unterschied zwischen feuchten und trockenen Standorten zu ersehen. Nur bei den extremen Fällen, bei zu großer Feuchtigkeit sowohl, als auch bei zu großer Trockenheit wurde das Austreiben und somit auch die Perldrüsenbildung gehemmt. Die Perldrüsenbildung wird hier, wie auch beim Austreiben im Frühling hauptsächlich auf die außerordentlich große Wachstumsintensität zurückzuführen sein. An sonnigen Standorten trieben sie rascher aus, daher trat auch die Perldrüsenbildung früher auf. Es erweckte daher anfangs den Anschein, als ob an feuchten Standorten die Perldrüsenbildung geringer sei. Späterhin aber bildeten sich an feuchten Standorten ebenso reichlich Perldrüsen wie an trockenen.

Schon Stahl hatte darauf hingewiesen, daß die Perldrüsen an dicken Stengeln sich reichlicher bilden, als an dünnen. Treiben beide gleich rasch aus, so ist kein besonderer Unterschied zu bemerken. Da die dicken Stengel aber mehr Reservestoffe enthalten, so treiben sie stärker aus, es bilden sich mehr Perldrüsen und bleiben auch länger erhalten.

Daß trockene Luft aber die Perldrüsenbildung begünstigt, feuchte dagegen nicht, geht aus folgenden Versuchen hervor.

Zweige von Ampelopsis radicantissima und Ampelopsis tricuspidata, die vom 6. Juni an draußen standen, entwickelten sich bis zum 22. Juni langsam und bildeten nur einzelne Blätter aus. Darauf entwickelten sie sich rascher und bildeten viele Blätter aus. Da das Wetter aber die Zeit über regnerisch war, so zeigten sie bis zum 15. Juli immer noch keine Perldrüsenbildung. Darauf wurden sie in den Heizraum in trockene Luft gebracht. Obgleich sie hier keine neuen Blätter entfalteten, so bildeten sich doch an einem Zweige von Ampelopsis tricuspidata bis zum 2. August 65 Perldrüsen; an einem solchen von Ampelopsis radicantissima 70.

Ein anderes Mal hatten sich an einem Zweige von Ampelopsis radicantissima im Selaginellenkasten bis 100 Perldrüsen an einem Blatt gebildet. Sie wurden am 30. Mai alle entfernt. Bis zum 30. Juni hatten sich an allen Blättern zusammen nur 17 neue gebildet. Diese wurden nochmals entfernt und die Zweige in einen sehr trockenen Raum gestellt. Obgleich bis zum 23. Juni die Zweige keine neuen

Blätter und Triebe hervorbrachten, so hatten sich doch in diesen 10 Tagen über 100 neue Perldrüsen gebildet.

Wenn feuchte Luft die Perldrüsenbildung besonders bei intensivem Wachstum niemals ganz verhindert, so ist letzteres immer der Fall, wenn Blätter ganz oder nur teilweise mit Wasser direkt in Berührung kommen. An austreibenden Pflanzenteilen, die von Wasser benetzt wurden, konnten niemals Perldrüsen beobachtet werden.

2. Versuche mit belaubten Zweigen und Blättern.

Die Versuche wurden mehrmals im Laufe des Sommers ausgeführt, sowohl mit Zweigen von Vitis vinifera als auch mit denen von Ampelopsis radicantissima, Ampelopsis Veitchii und Ampelopsis tricuspidata. Da die Zweige offen im Wasser stehend sich nicht lange hielten, so wurden sie unter eine Glasglocke in mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre gehalten. Die Assimilation wurde oft noch durch Zufuhr von CO_2 gefördert. Die Zweige konnten auf diese Weise längere Zeit frisch erhalten werden, aber in keinem Falle wurde eine merkliche Perldrüsenbildung beobachtet, weder bei reichlicher Lichtzufuhr, noch bei Lichtmangel. Sollte also Lichtmangel und ruhige, feuchte Luft die Perldrüsenbildung begünstigen, so hätten sie bei diesen Versuchen unbedingt auftreten müssen. Andere krankhafte Erscheinungen, die durch feuchte Luft hervorgerufen werden, traten in der Tat in sehr starkem Grade auf. Unter ihnen seien besonders die abnormen Trennungsgewebe erwähnt. Durch sie wurden alle jungen Triebe nach kürzerem oder längerem Verweilen unter der Glocke an den Knoten und die Blätter an ihrer Basis abgestoßen. Auf den Narben sah man dann die Zellen des Trennungsgewebes als mehliges Pulver. Bei Ampelopsis radicantissima traten außerdem, besonders an jungen Trieben, ja selbst an Blattstielen, ungewöhnlich starke Lenticellenwucherungen auf, wobei die Zellen ebenfalls als mehliges Pulver aus denselben hervortraten.

Es sei hier noch erwähnt, daß in einzelnen Fällen stärkere Perldrüsenbildung festgestellt wurde. Es waren dann aber immer Zweige von Pflanzen, bei denen auch im Freien reichlich Perldrüsen zu finden waren, die also dazu neigten.

Versuche, die Perldrüsenbildung künstlich durch Einpressen von Wasser in abgeschnittene Zweige mittels Quecksilberdruck zu erzeugen, wodurch nach Copeland bei Tomaten Intumeszenzen hervorgerufen werden können, mißlangen. Die Blätter blieben vollkommen frisch und zeigten hydronastische Krümmungen, so daß in ihnen unzweifelhaft ein

erhöhter Wasserdruck herrschte. Wasserüberschuß allein kann die Perldrüsenbildung, wie man sieht, nicht auslösen.

In der pathologischen Pflanzenanatomie von Küster findet man eine Angabe, daß an Blättern von Ampelopsis, die mit der Oberseite auf dem Wasser schwimmen, sich schon in 24 Stunden Perldrüsen bilden, die sich in den nächsten Tagen noch vermehren.

Ich habe diese Versuche mit Blättern von Vitis vinifera, Vitis japonica, Ampelopsis Veitchii, Ampelopsis tricuspidata und Ampelopsis radicantissima nachgeprüft. Doch kann ich diese Angabe nicht bestätigen. Die Versuche wurden auf verschiedene Weise variiert, indem bald das ganze Blatt aufs Wasser gelegt wurde, bald nur der Stiel ins Wasser tauchte; auch wurden einzelne schwimmende Blätter durchstochen, um das Eindringen von Wasser zu erleichtern. Aber fast in allen Fällen traten entweder gar keine Perldrüsen auf oder es bildeten sich nur ganz vereinzelte. Nur in zwei Fällen, einmal bei Ampelopsis radicantissima, ein andermal bei Vitis japonica bildeten sich reichlicher Perldrüsen (bis 11 an einem Blatt), aber in beiden Fällen zeigten die Pflanzen draußen, von denen sie entnommen waren, ebenfalls reichlich Perldrüsen. Die Bedingungen zu ihrer Bildung waren also schon früher geschaffen und das Einlegen in Wasser löste das Auswachsen nur aus. Es ist anzunehmen, daß es sich bei den Blättern von Küster ebenfalls um solche Fälle gehandelt hat.

Bei Vitis vinifera dagegen traten zahlreiche Intumeszenzen an den Blättern auf. Man sieht also, daß die Bedingungen zur Bildung von hyperhydrischen Geweben günstige waren.

3. Versuche mit Stecklingen.

Gut angewurzelte Stecklinge von Vitis vinifera, Ampelopsis radicantissima und Ampelopsis tricuspidata wurden am 4. Juni in zwei Gruppen geteilt. Gruppe I wurde in den Selaginellenkasten des Treibhauses gestellt. Der Standort war also feucht und warm, hatte kein direktes Sonnenlicht. Die Pflanzen wurden häufig bespritzt.

Gruppe II wurde in den Gang des Instituts gestellt. Der Standort war trocken und warm, die Pflanzen hatten von 3 Uhr nachmittags Sonne; bespritzt wurden die Pflanzen nicht, es wurde aber für genügende Wasserzufuhr durch das Wurzelsystem gesorgt.

Schon nach einer Woche traten besonders bei einer Ampelopsis radicantissima aus Gruppe II, die stark trieb, zahlreiche Perldrüsen

auf. Bei den andern, die langsam wuchsen, erst viel später. Dagegen konnte man bei Gruppe I keine Perldrüsenbildung feststellen. Eine Ausnahme bildete nur ein Exemplar von Vitis vinifera, das 30 Perldrüsen hatte. Es ist aber zu beachten, daß dieses Exemplar sich schon von vornherein von den andern unterschied. Es hatte, noch bevor es zum Versuch genommen war, schon 10 Perldrüsen gebildet, während an den anderen Stecklingen, die unter den gleichen Bedingungen wuchsen, keine waren. Woran das liegt, läßt sich schwer sagen.

Am 23. Juni war folgendes festzustellen:

Gruppe I. Das erwähnte Exemplar von Vitis vinifera ausgenommen, waren an keinem Steckling Perldrüsen zu beobachten. Einzelne Stecklinge trieben sehr stark und hatten bis zu 13 neue Blättchen gebildet.

Gruppe II. 1. Ampelopsis radicantissima. Es haben sich sehr zahlreiche Perldrüsen gebildet. An einem Exemplar, das gar kein Wachstum zeigte, hatten sich dennoch bis 30 Perldrüsen an einem Blatt gebildet. Bei einem anderen, das sehr stark wuchs und 2 Triebe mit 11 Blättern gebildet hatte, waren diese mit Perldrüsen übersät. An einem ausgewachsenen Blatt konnten 65 gezählt werden.

2. Ampelopsis tricuspidata. Perldrüsen ziemlich reichlich, obgleich Wachstum nicht sehr intensiv. An einem Triebe mit 9 Blättern 75 Perldrüsen, an älteren weniger.

3. Vitis vinifera. Perldrüsen vereinzelt, an einem Exemplar durchschnittlich drei auf ein Blatt. Bei einem haben sich keine gebildet.

Es sei hier gleich bemerkt, daß Stecklinge von Vitis vinifera sich am schlechtesten zu Versuchen eigneten, indem die Perldrüsenbildung bei ihnen immer sehr schwach ausfiel.

Am stärksten war die Perldrüsenbildung bei Gruppe II am Anfang. Allmählich stellten sie, sei es durch die trockene Luft, sei es durch andere ungünstige Bedingungen veranlaßt, ihr Wachstum ein, wobei die meisten Perldrüsen vertrockneten. Als aber ein Exemplar von Ampelopsis radicantissima nochmals anfing zu treiben, da waren die Triebe wieder mit Perldrüsen übersät. Der Unterschied zu Gruppe I war immer deutlicher zu bemerken, denn bei ihr traten auch späterhin keine Perldrüsen auf. Nur ein Exemplar, ebenfalls Ampelopsis radicantissima, begann stark zu treiben, doch bildeten sich

auch hier nur 40 Perldrüsen im ganzen, während bei Gruppe II schon an einem Blatte 65 auftraten.

Da durch die Beobachtungen im Freien festgestellt worden war, daß im Grunde genommen nicht der Feuchtigkeitsgehalt der Luft eine Rolle spielt, sondern mehr die Verhinderung der Benetzung der Blätter, was allerdings meist durch einen geringen Feuchtigkeitsgehalt der Luft hervorgerufen wird, so wurde folgender Versuch angestellt:

Es wurden wiederum Stecklinge derselben Arten genommen und im Freien aufgestellt. Dabei wurde ein Teil durch einen Glaskasten vor Regen und Tauniederschlägen geschützt, wobei die Luft aber frei zirkulieren konnte. Der andere wurde daneben aufgestellt, aber vollkommen ungeschützt. In der Tat war auch eine bedeutend stärkere Perldrüsenbildung bei den überdeckten Stecklingen gegenüber den freistehenden zu bemerken. Anfangs trat der Unterschied allerdings nicht hervor, denn das Wetter war klar und trocken, die freistehenden Stecklinge wurden lange Zeit hindurch nicht benetzt und bildeten daher gleichfalls Perldrüsen. Späterhin wurde der Unterschied deutlicher. So z. B. am 8. September.

Seit dem 28. Juli überdeckt:

Ampelopsis radicantissima — trieb anfangs sehr stark aus und war mit Perldrüsen übersät, darauf stellte die Pflanze ihr Wachstum ein und die Perldrüsen trockneten an den alten Blättern ab. Jetzt sind an den alten Blättern keine, an jungen dagegen 12, 25, 28 und 6 Perldrüsen.

Vitis vinifera — bei allen Stecklingen an jedem frischen Blatt einzelne Perldrüsen, an einigen mehr (4—5 Perldrüsen).

Seit dem 27. August überdeckt:

Ampelopsis radicantissima — frisch austreibender Steckling. Zahlreiche Perldrüsen an allen Blättern, an einzelnen bis 26.

Ampelopsis tricuspidata — frisch austreibender Steckling, an allen Blättern durchschnittlich 3—4 Perldrüsen vorhanden.

Bei den zur Kontrolle ungeschützt stehenden Stecklingen waren keine Perldrüsen zu beobachten. Nur bei einer austreibenden Ampelopsis radicantissima an einem jungen Blättchen 5 Perldrüsen.

Auch am 6. Oktober, nachdem andauernd kaltes und regnerisches Wetter geherrscht hatte, waren an den meisten frischen Blättern der überdeckten Stecklinge Perldrüsen vorhanden. Besonders bei Ampelopsis radicantissima waren bis zu 10 auf einem Blatt, da-

gegen gar keine an Blättern, die sich schon rot gefärbt hatten. An den unbedeckten konnten nur an einem jungen Blättchen von Ampelopsis radicantissima drei Perldrüsen, die vielleicht noch von früher erhalten geblieben waren, beobachtet werden.

4. Versuche mit Keimlingen.

Auch diese Versuche will ich kurz anführen, obgleich man aus ihnen noch keinen endgültigen Schluß ziehen darf. Da die erste Aussaat nicht keimte und die zweite 4 Wochen zur Keimung brauchte, so hatte ich erst im August brauchbare Keimlinge. Die Versuche fielen also schon in eine ungünstige Jahreszeit und ich konnte sie außerdem nicht auf eine genügend lange Zeit ausdehnen.

Von den auf verschiedene Standorte verteilten Stecklingen gediehen die im Selaginellenkasten, also auf feuchtem Boden, am besten, und auch nur sie bildeten eine größere Zahl Perldrüsen aus. An den Kotyledonen traten niemals welche auf, immer erst am ersten Laubblatt. An einzelnen bildeten sich bis 12 Perldrüsen. Es sei aber hier gleich bemerkt, daß sie nur in der ersten Zeit auftraten. Sie fielen bald ab und bildeten sich nicht wieder, obgleich das Wachstum weiterging. Auch wenn man die gebildeten Perldrüsen sofort entfernte, wurden sie nicht durch neue ersetzt. Man sieht also, daß die Perldrüsenbildung bei Keimlingen sehr schwach ist, trotz des verhältnismäßig intensiven Wachstums. In trockener Luft bildeten sich nur einzelne Perldrüsen aus, wie es schien hauptsächlich bei Keimlingen, deren Boden stark feucht gehalten wurde. Es ist also möglich, daß die anderen Wassermangel litten, deshalb nicht gut gediehen und auch keine Perldrüsen bildeten. Bei vielen hingen die Blätter auch etwas welk herunter. Aber auch bei den Keimlingen im Selaginellenkasten gab es etliche, die überhaupt keine aufwiesen. Es scheinen also auch individuelle Schwankungen eine Rolle zu spielen.

VI. Einfluß anderer Faktoren.

1. Einfluß von Salzen.

Da nach Stahls Hypothese „die Perldrüsen krankhafte Gebilde sind, deren Entstehung wahrscheinlich auf verhinderter Exkretion beruht", wodurch es in den Zellen zu Salzanhäufungen kommen muß, so konnte man vermuten, daß durch erhöhte Zufuhr von Salzen die Perldrüsenbildung begünstigt wurde.

Diese Versuche wurden mit Blättern, abgeschnittenen, entblätterten oder nach Entfernung der Blätter aus Augen austreibenden Zweigen von allen zu den schon früher angeführten Versuchen verwendeten Pflanzenarten angestellt. Sie wurden in $^1/_2$—1 % Lösungen von Kaliumnitrat, Chlorkalium, Natriumnitrat und Kalziumnitrat gestellt. Die Blätter meist mit der Oberfläche auf den Salzlösungen schwimmend gelegt. Vergleichspflanzen wurden in destilliertem Wasser gehalten. Die meisten dieser Versuche ließen keinen merklichen Unterschied zwischen den Pflanzen in den Salzlösungen und denen in destilliertem Wasser erkennen. Die Salzlösungen, besonders Natriumnitrat und Chlorkalium wirkten in diesen Konzentrationen schädlich auf die Pflanzenteile ein. In den meisten Fällen verjauchten die Pflanzenteile bald. Die unbeblätterten holzigen Zweige wiederum trieben meist nicht aus.

Eine Begünstigung der Perldrüsenbildung konnte in zwei Versuchen einwandfrei festgestellt werden. Sie seien hier angeführt:

I. Versuch.

Junge Stengel von Ampelopsis radicantissima und Ampelopsis tricuspidata ohne Blätter wurden am 6. Juni in destilliertes Wasser, 1% Kalziumnitrat- und 1 % Kaliumnitratlösung unter eine feucht gehaltene Glasglocke im Freien aufgestellt.

Am 26. Juni konnte folgendes festgestellt werden:

1. in destilliertem Wasser: Ampelopsis tricuspidata — 1 bis 3 Perldrüsen auf ein Blatt, gut getrieben.
   Ampelopsis radicantissima 4—6 Perldrüsen auf ein Blatt, gut getrieben;
2. in 1 % Kalziumnitratlösung: A. tricuspidata — alle neu entwickelten Blätter dicht mit Perldrüsen besetzt, bis 42 auf einem Blatt.
   A. radicantissima — die Stengel vertrocknet;
3. in 1 % Kaliumnitratlösung; A. tricuspidata — die Stengel hatten nicht getrieben, an einer etwas vergrößerten Knospe eine Perldrüse.
   A. radicantissima — an noch unentfalteten Blättern sechs Perldrüsen, an einem entfalteten 11 Perldrüsen.

II. Versuch.

Als Versuchsobjekte dienten dieselben Pflanzen. Sie wurden außer den oben angeführten Lösungen noch in 1 % Kaliumchloridlösung am 26. Juni gestellt.

Am 10. Juli hatten die Stengel von Ampelopsis tricuspidata in destilliertem Wasser sehr stark ausgetrieben, in den Salzlösungen dagegen viel schwächer. Obgleich man unter diesen Umständen bei den in destilliertem Wasser stehenden Stengeln eine viel stärkere Perldrüsenbildung hätte erwarten müssen, so war die Zahl derselben bei allen Stengeln ungefähr die gleiche.

Bei Ampelopsis radicantissima machte sich der Unterschied deutlicher sichtbar:

1. in destilliertem Wasser: stark entwickelt, im ganzen 11 Perldrüsen ausgebildet:
2. in 1% Kalziumnitratlösung: stark entwickelt und 40 Perldrüsen ausgebildet;
3. in 1% Kaliumchloridlösung: etwas schwächer entwickelt, aber mit Perldrüsen übersät;
4. in 1% Kaliumnitratlösung: ganz schlecht entwickelt und welk, aber trotzdem noch sechs Perldrüsen gebildet.

Daß diese Versuche günstiger als die anderen ausfielen, läßt sich vielleicht dadurch erklären, daß sie im Freien ausgeführt wurden, während sonst die Versuchspflanzen im Treibhaus standen. Die Entwicklung war daher viel langsamer. Bei rascher Entwicklung können die Salze, die in den Pflanzenteilen aufgespeichert sind, schon an und für sich genügen, um reichliche Perldrüsenbildung hervorzurufen. Es werden dann auch an den Stengeln in destilliertem Wasser zahlreiche Perldrüsen auftreten.

Es ist aber auch möglich, daß die Salzanhäufungen nur in gewissen Zellen stattfinden müssen. Vielleicht kommt es gerade darauf an, daß in diesen Zellen die Konzentration im Verhältnis zu den anderen Zellen höher ist. Außerdem müssen diese Zellen bei der Entwicklung der Perldrüsen große Mengen von Wasser aufnehmen. 1% Salzlösungen können aber schon stark wasserentziehend wirken, so daß sie vielleicht die Perldrüsenbildung dadurch verhindern. So konnten z. B. bei Keimlingen von Ampelopsis Veitchii, die sich sonst unter ganz gleichen Bedingungen befanden, keine Perldrüsen, weder in reinem Regenwassser noch in von der Croone'scher Nährlösung + 1% Salz (KNO_3 oder $Ca(NO_3)_2$) beobachtet werden. Bei denen in normaler von der Croone'scher Lösung aber bildeten sich einzelne aus. Schwächere Konzentrationen konnte man nicht gut nehmen, da die Stengel einen ziemlich großen Vorrat an Salzen enthalten. Die Unterschiede würden

dann zu gering sein um eine Schlußfolgerung aus den Versuchen zu erlauben.

Dieses berücksichtigend wurden die anderen Versuche so angestellt, daß man die Wirkung der Salzzufuhr zeigen konnte, ohne starke Konzentrationen anwenden zu müssen. Die Versuche fielen auch alle positiv aus.

Es wurde schon im vorigen Kapitel erwähnt, daß die Perldrüsen, die sich an aus den Augen treibenden Stengeln gebildet hatten, nach längerer oder kürzerer Zeit abfielen. Diese Stengel konnten nachher lange im Wasser stehen ohne jemals Perldrüsen zu bilden. Viele trieben dabei am Kallusgewebe Wurzeln aus. Dieses gänzliche Unvermögen Perldrüsen zu bilden, sowohl in feuchter als auch in trockener Luft, kann nur auf die gänzliche Erschöpfung aller im Stengel aufgespeicherter Nährsalze zurückgeführt werden. Solche dicke Zweige, die ganz frisch geblieben waren, aber ihr Wachstum natürlich eingestellt hatten, wurden nun in von der Croonesche Nährlösung übertragen.

Die Resultate waren folgende:

1. Ein Stengel von Ampelopsis radicantissima, der über 3 Monate im Wasser stand und alle Perldrüsen verloren hatte, wurde am 9. August in Nährlösung übertragen. Schon zum 5. September waren an den einzelnen Blättern 2, 16, 4 und 3 Perldrüsen zu sehen.

2. Ein gleicher Stengel von Ampelopsis radicantissima mit einem Blatte und ohne Perldrüsen wurde am 30. Juli in Nährlösung übertragen. Zum 16. August hatte er einen neuen kräftigen Trieb, der mit zahlreichen Perldrüsen besetzt war, gebildet. Allein an dem alten Blatte konnten 30 Perldrüsen gezählt werden.

Beide Zweige hatten ein starkes Wurzelsystem entwickelt.

Zweige von Ampelopsis tricuspidata und Ampelopsis Veitchii mit schwachem Wurzelsystem wuchsen gar nicht. Sie verloren sogar einen Teil ihrer Blätter. Es bildeten sich ebenfalls Perldrüsen, wenn auch nur eine geringe Zahl.

Beim Entzug von Salzen konnte man dagegen bemerken, daß Pflanzen mit starker Perldrüsenbildung diese allmählich vollständig einstellten.

Der Zweig von Ampelopsis radicantissima, aus Versuch 2, wurde am 16. August in Regenwasser übertragen. Das Wachstum nahm noch einige Zeit seinen Fortgang. Am 19. September hatte die Pflanze 9 neue Internodien gebildet, dabei wurde aber die Perldrüsenbildung sehr bald eingestellt. Die neugebildeten Blätter waren fast

ganz ohne Perldrüsen; an den alten trockneten sie allmählich ab. Am 24. September waren im ganzen nur noch acht vorhanden.

2. Versuche mit verdunkelten Stecklingen.

Diese Versuche wurden im Anschluß an die schon beschriebenen mit einzelnen unter Blechzylinder eingeführten Trieben ausgeführt. Das Ergebnis war dasselbe. Die Stecklinge wurden sowohl in feuchter als auch in trockener Luft gehalten. Sie bildeten vollständig etiolierte Triebe. In trockener Luft hielten sie sich über 2 Monate lang, es konnte jedoch keine einzige Perldrüse bemerkt werden. Nachdem die etiolierten Triebe wieder dem Licht ausgesetzt wurden, traten in trockener Luft einzelne Perldrüsen auf.

3. Einwirkung von Paraffinum liquidum und Sublimat.

Die Blattunterseite (hauptsächlich die Blattrippen), die Blattstiele und jungen Triebe von Ampelopsis, d. h. die Teile, an denen allein die Perldrüsen auftreten, wurden mit Paraffinum liquidum und 0,1% alkoholischer Sublimatlösung bestrichen. Bei Paraffinum liquidum wurde es mehrere Tage hintereinander wiederholt. Perldrüsen traten an den bestrichenen Stellen nicht auf, obgleich sie sich an anderen Blättern derselben Pflanze, von denen zur Kontrolle die Perldrüsen entfernt waren, in größerer Zahl neu bildeten. Auch an den nicht bestrichenen Teilen eines Blattes bildeten sie sich aus. Bei Paraffinum liquidum hielten sich die Blätter lange Zeit, bis sie endlich abfielen. Am Stengel schienen sich Lentizellenwucherungen zu bilden. Beim Bestreichen mit Sublimat wurde die Epidermis abgetötet und bräunte sich, es waren aber keine Neubildungen zu bemerken.

4. Einfluß von Leuchtgas.

Keimlinge von Ampelopsis Veitchii wurden unter eine Glocke mit Wasserabschluß, in die Leuchtgas gelassen wurde, gestellt und längere Zeit in dieser Gasatmosphäre eingeleitet. Ein Teil der Keimlinge wurde dabei bei schwachem Licht gehalten, der andere an einem Südfenster dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt.

Perldrüsen traten nicht auf. Die Pflanzen zeigten aber dabei die charakteristischen hydronastischen Krümmungen. Außerdem waren die Stengel und Blattstiele dicht mit Lentizellenwucherungen besetzt. Gleich feucht gehaltene Keimlinge im Treibhaus zeigten diese Erscheinung nicht. Da nun Stahl gezeigt hat, daß in Leuchtgasatmosphäre die Spaltöffnungen bei vielen Pflanzen sofort geschlossen werden, so erblicke ich in diesem Verschluß die Ursache der Lentizellenwucherungen.

Dafür spricht auch die Beobachtung von Wisniewski, daß man bei Ficus australis und Ficus elastica durch Bestreichen der Zweigoberfläche mit Paraffinum liquidum Lentizellenwucherungen erhalten kann, d. h. durch Verstopfen der Spaltöffnungen, was dem Verschluß derselben gleichkommt. Ob dabei die sistierte Transpiration oder der Mangel an Sauerstoff die ausschlaggebende Rolle spielt, läßt sich nicht entscheiden. Wenn man in Betracht zieht, daß sich Lentizellenwucherungen auch in dampfgesättigter Atmosphäre bilden, so scheint die erstere Annahme die wahrscheinlichere zu sein.

VII. Ursachen der Perldrüsenbildung.

Nachdem nun die verschiedenen die Perldrüsenbildung betreffenden Beobachtungen und Versuche angeführt worden sind, will ich etwas näher auf die sie bedingenden Ursachen eingehen. — Wie bereits erwähnt, war bis vor kurzem die Ansicht vertreten, daß Perldrüsen wie auch Intumeszenzen hauptsächlich durch Wasserüberschuß hervorgerufen werden. Sie haben auch viel mit Intumeszenzen gemein. Die Innenzellen der Perldrüsen sind z. B. ebenfalls enorm vergrößert und mit einer wässerigen Flüssigkeit gefüllt. Der Chlorophyllapparat ist degeneriert. Die Perldrüsen sind, wie viele Intumeszenzen, immer an Spaltöffnungen gebunden. Doch muß betont werden, daß die Ursachen, welche die Perldrüsenbildung hervorrufen, verschieden von denen sein müssen, welche die hyperhydrischen Gewebe bedingen. So treten bei Vitis vinifera Perldrüsen und Intumeszenzen niemals gleichzeitig auf. Bildeten sich Intumeszenzen, so waren keine Perldrüsen vorhanden und umgekehrt. Auch Lentizellenwucherungen und abnorme Trennungsgewebe kamen selten mit Perldrüsen zusammen vor.

In seiner Arbeit „Zur Physiologie und Biologie der Exkrete" hat Stahl die Ansicht ausgesprochen, daß die Perldrüsen krankhafte, durch verhinderte Exkretion hervorgerufene Gebilde seien. Die Ergebnisse meiner Beobachtungen bestätigen vollauf diese Ansicht.

Die in die Pflanze gelangenden Salze werden nicht alle verwendet. Es ist hervorzuheben, daß wir bis jetzt von keinem der unentbehrlichen Metallionen dessen Verwendung in der Pflanze kennen. Ein großer Teil wird vielleicht nur zum Transport der Anionen (NO_3' SO_4'' und PO_4''') benötigt. Ein anderer dient vielleicht zur Entgiftung, wie es ja für Ca dem Mg gegenüber erwiesen ist. Nach Verwendung der Anionen oder der zu entgiftenden Metallionen bleiben die anderen Metallionen als Exkrete übrig und müssen unschädlich gemacht werden. Es geschieht, wie Stahl in seiner Arbeit gezeigt hat, entweder durch

Ablagerung in fester Form in der Pflanze oder durch Ausscheidung mittels Wasserspalten oder Wasserdrüsen.

Die Ampelopsis- und Vitisarten gehören nun durchweg zu den Wasserspalten führenden Pflanzen. Wie ich bei Vitis feststellen konnte, kann die Guttation sogar eine sehr energische sein, wobei große Mengen von Salzen ausgeschieden werden. Bei einem Exemplar von Vitis vinifera konnten vom 20. bis 27. Mai regelmäßig jeden Morgen an allen Blattspitzen große Wassertropfen beobachtet werden. Nach ihrem Verdunsten blieben Salzschüppchen zurück, die sich leicht lösten und abfielen. Aber auch bei den Ampelopsisarten konnte die Guttation leicht nachgewiesen werden. Betrachtet man zunächst die Blätter von Vitis und Ampelopsis, so fallen einem gleich die verdickten chlorophyllarmen Spitzen der Blattzähne auf. In jeden Zahn führen drei Gefäßbündel, die sich hier pinselartig verzweigen. Wenn man die Epidermis unter dem Mikroskop untersucht, so sieht man, daß auf der oberen Seite keine Spaltöffnungen vorhanden sind. Nur auf den Spitzen der Blattzähne befinden sich zahlreiche, von den gewöhnlichen kaum zu unterscheidende Schließzellen. Ihr Inhalt kann oft abgestorben sein, so daß es sich hier zweifellos um typische Wasserspalten handelt.

Stark treibende Stecklinge von Ampelopsis radicantissima und Ampelopsis tricuspidata wurden, nachdem sie mehrere Tage kräftig assimiliert hatten, abends in ein warmes Zimmer unter eine mit Wasser abgeschlossene Glasglocke gebracht. Am andern Morgen saßen an allen Blattrandspitzen kleine Wassertropfen.

Wenn auch die Wasserausscheidung an im Freien wachsenden Pflanzen nicht oft zu sehen ist, so kann sie doch stattfinden, wenn die Blätter längere Zeit benetzt werden. Wenn die oberirdischen Pflanzenteile vor Benetzung geschützt sind, so unterbleibt die Guttation und mithin auch die Salzausscheidung.

Es fragt sich nun, wo die stärksten Anhäufungen von Salzen stattfinden. Da die Salze mit dem Wasser in die Pflanze gebracht werden und nach Verdunstung des letzteren zurückbleiben, so wird es hauptsächlich in den transpirierenden Teilen zur Anhäufung kommen. Hier wiederum wird die Konzentration des Zellsaftes in den Zellen nahe den Spaltöffnugen am größten sein, da erstens die Luft unter den Spaltöffnungen am wenigsten mit Wasserdampf gesättigt ist und die Zellen daher am meisten Wasserdampf abgeben werden, zweitens in den inneren Zellen durch das aus den Gefäßen nachströmende Wasser die Konzentration immer wieder erniedrigt wird.

Damit es aber nun zur Perldrüsenbildung kommt, müssen diese Zellen mit erhöhter Konzentration des Zellsaftes soviel Wasser zur Verfügung haben, daß sie durch Aufnahme großer Mengen ihr Volumen so enorm vergrößern können, wie es tatsächlich auch geschieht und sie dadurch die Ausstülpung hervorrufen. Von allen Zellen nahe den Spaltöffnungen werden diejenigen, welche außerdem nahe an Gefäßen liegen, in dieser Hinsicht am günstigsten gestellt sein. Die Perldrüsenbildung muß deshalb erstens an die Spaltöffnungen und zweitens an den Verlauf der Gefäße gebunden sein, was auch tatsächlich der Fall ist.

Bei allen Pflanzenteilen gehen die lebhaftesten Stoffwechselprozesse in den jungen wachsenden Pflanzenteilen vor sich. Dort müssen sich auch die größten Exkretmengen ansammeln. Besonders rasch wird es zu einer Anhäufung von Salzen kommen, wenn durch Schutz vor Benetzung die Ausscheidung verhindert wird. Tatsächlich sehen wir die Perldrüsen in erster Linie an jungen Pflanzenteilen auftreten. Ihre Bildung steht in deutlicher Beziehung zur Wachstumsgeschwindigkeit. Sie treten deshalb in größter Menge beim Austreiben der Pflanzen im Frühling oder auch später aus den Augen auf. Auch verhinderte Exkretion durch Schutz vor Benetzung ganzer Pflanzen oder auch von Teilen derselben genügt, um reichliche Perldrüsenbildung hervorzurufen. Die krankhaften Erscheinungen, die Stahl bei Pflanzen in trockener Luft beobachtete, traten ebenfalls immer zuerst an jungen Pflanzenteilen auf.

Unter sonst gleichen Bedingungen muß die Anhäufung von Salzen bei starker Transpiration am raschesten vor sich gehen. Deshalb begünstigt trockene Luft und hohe Temperatur die Perldrüsenbildung. Da es den Pflanzen in feuchter Luft meistens gelingt Salze auszuscheiden, so unterbleibt die Perldrüsenbildung ganz oder tritt nur dann auf, wenn die gebildeten Exkretmengen die ausgeschiedenen übertreffen, wie z. B. bei stark aus den Augen treibenden Stengeln. Es ist überhaupt noch fraglich, ob abgeschnittene Stengel aktiv ausscheiden können. Die Perldrüsenbildung unterbleibt vollständig bei direktem Kontakt der Blätter mit flüssigem Wasser, da hierbei eine Salzanhäufung unmöglich ist.

Da die Exkretmengen in der ausgeschiedenen Flüssigkeit gewöhnlich sehr gering sind, so wird die Exkretion längere Zeit unterdrückt werden müssen, bis eine merkliche Konzentration des Zellsaftes zustande kommt. Wenn eine Anhäufung stattgefunden hat, so wird gleichfalls nicht beim ersten Regen die ganze überschüssige Exkretmenge hinausbefördert werden. Dadurch läßt es sich erklären, daß der Einfluß der Witterung auf die Perldrüsenbildung kein so ausgeprägter ist. Es kommt darauf an, wie die Witterung im allgemeinen während einer

längeren Zeitperiode ist. Einzelne trockene Tage während einer feuchten Periode und einzelne Regentage während einer trockenen werden keine Rolle spielen. Auch werden kurze starke Regen an heißen Tagen die Exkretion nicht so begünstigen können wie langandauernder Regen an feuchten kühlen Tagen. Es kommt nicht auf die Quantität der Niederschläge an, sondern auf die Zeit, während der die Blätter benetzt bleiben. So blieb z. B. ein tägliches Bespritzen der Pflanzen, die in einem trockenen Raum standen, ganz wirkungslos, denn nach wenigen Minuten waren die Blätter bereits wieder trocken. Eine größere Bedeutung kommt vielleicht dem Tauniederschlage zu, da die Pflanzen dabei längere Zeit benetzt bleiben.

Man ersieht hieraus, daß im Freien sehr viele Faktoren mitspielen können und bei ihrer Kombination sehr verschieden auf die Perldrüsenbildung einzuwirken vermögen. Die Anhäufung ist umso größer, je mehr Salze den Pflanzenteilen zur Verfügung stehen. Dadurch läßt sich die starke Perldrüsenbildung bei austreibenden Pflanzen erklären. „Die Aschenbestandteile, derer die jungen Triebe in ihrem Stoffwechsel und Wachstum benötigen, werden größtenteils aus dem Vorrate geschöpft, der in den Achsenorganen aufgespeichert liegt. Weder die Knospen selbst noch die direkte Aufnahme der Mineralstoffe aus dem Boden durch die Wurzeln des Baumes können den notwendigen Bedarf decken“ (Czapek). Es werden also bei raschem Austreiben besonders große Salzmengen in die jungen Pflanzenteile hineinbefördert. Deshalb bilden sich an dicken abgeschnittenen Stengeln auch mehr Perldrüsen als an den dünnen. An diesjährigen Stengeln und einzelnen Blättern unterbleibt die Perldrüsenbildung meist ganz. Die Blätter, an denen Perldrüsen auftraten, stammten von dazu neigenden Exemplaren, d. h., die Pflanze befand sich unter Bedingungen, die die Anhäufung von Salzen in den Blättern begünstigten. Als dann die Blätter auf Wasser gelegt wurden, nahmen die Zellen mit erhöhter Konzentration Wasser auf und dieses löste die Perldrüsenbildung aus. Wir sahen gleichfalls, daß beim Überführen von Pflanzen, die an Salzen Mangel litten, in von der Croonesche Nährlösung, sofort Perldrüsen auftraten, die beim Zurückversetzen in Regenwasser sofort wieder wegblieben. Daß bei künstlicher Zufuhr von Salzen meist negative Resultate erzielt werden, ist wohl, wie schon erwähnt, auf die giftige Wirkung der Salze und der hohen Konzentration zurückzuführen, auch „kann Steigerung des Mineralstoffgehaltes der Blätter bei gesteigerter Zufuhr verschieden zusammengesetzter mineralischer Nahrung wohl vorkommen und wurde wiederholt festgestellt, doch bleibt diese Wirkung in anderen Fällen wieder aus“ (Czapek).

Auch die Verteilung der Aschenbestandteile in den Blättern widerspricht nicht dieser Hypothese. Bei Czapek finden wir folgende Angaben:

Blattrippen erwiesen sich oft aschenreicher als das Mesophyll (Dahlen). Groß fand für Vitis vinifera folgende Zahlen für den Reinaschengehalt in der Trockensubstanz der Blätter:

am	26. April	3,64 %
„	10. Juli	2,03 %
„	20. Oktober	2,84 %.

Nun treten die Perldrüsen gerade an Blattrippen auf und in größter Zahl im Frühling, d. h. gerade an den Stellen und zu der Jahreszeit, wo der Aschengehalt am größten ist.

Zur Kontrolle wurden mehrere Rohaschenbestimmungen ausgeführt. Obgleich die Genauigkeit dieser Methode eine ziemlich ungenügende ist, so war die Übereinstimmung eine überraschende. Ich will sie in folgender Tabelle anführen:

(Siehe Tabelle S. 226.)

Wenn man den Aschengehalt in Spalte VIII vergleicht, so sieht man, daß die Pflanzen mit Perldrüsen einen größeren Aschengehalt aufweisen, als diejenigen ohne. Ausgenommen sind 5 und 6, 9 und 10. Im ersten Falle war der Unterschied in der Zahl der Perldrüsen kein großer. Ampelopsis Veitchii hatte im Frühling wohl zahlreiche gehabt, zum 19. Juni waren die meisten aber schon abgefallen. Bei 9 handelte es sich um einen halb-etiolierten Trieb. Die Perldrüsen saßen hauptsächlich an den unentfalteten Blättchen und der äußersten Triebspitze. Wenn hier der Aschengehalt vielleicht auch größer war, so konnte er durch die dicken und stark gestreckten Internodien zum Teil wieder ausgeglichen werden.

Vergleicht man 5 mit 7 und 6 mit 8 (die Blattstiele gehörten den zur Analyse genommenen Blättern an), so sieht man, daß auch bei Ampelopsis die Blattstiele und somit wohl auch die Rippen einen größeren Aschengehalt aufweisen, als das Mesophyll.

Wenn man nun die in Spalte VII angeführten Zahlen miteinander vergleicht, so sieht man, daß trotz des höheren Aschengehalts der Wassergehalt in Prozenten des Frischgewichts bei allen Pflanzen mit Perldrüsen größer ist. Wenn die primäre Ursache der Perldrüsenbildung die Anhäufung von Salzen ist, so ist noch als Realisationsfaktor größerer Wassergehalt nötig. Das kann man aus folgendem ersehen:

Bei welken Pflanzen treten niemals Perldrüsen auf, ebenfalls nie an schon rötlich gefärbten Blättern im Herbst.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Nr.	Name der Pflanze und Standort	Zur Analyse genommen	Tag der Entnahme	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Wasser in % des Frisch-gewichts	Rohasche in % des Trocken-gewichts	Zustand der Pflanze
1.	Ampelopsis radicantissima aus dem Heizraume	43 Blätter	19. Juni	21,90	2,68	87,76	14,07	Mit Perldrüsen übersät
2.	Ampelopsis radicantissima im Freien	19 Blätter	19. Juni	49,30	6,47	86,88	13,34	Nur vereinzelte Perldrüsen
3.	Ampelopsis japonica im Freien	40 Blätter	19. Juni	46,03	6,32	86,27	16,29	Mit zahlreichen Perldrüsen
4.	Dasselbe	20 Blätter	1. Juli	77,06	13,36	82,66	15,86	Keine Perldrüsen vorhanden
5.	Ampelopsis Veitchii im Freien	26 Blätter	19. Juni	63,70	9,34	85,34	11,69	Die meisten Perldrüsen abgefallen, einzelne noch vorhanden
6.	Dasselbe	24 Blätter	1. Juli	75,61	15,22	79,87	11,85	Ganz vereinzelte Perldrüsen
7.	Dasselbe	26 Blattstiele v. Analyse 5	19. Juni	21,92	1,37	93,75	15,82	Die meisten Perldrüsen abgefallen, einzelne noch vorhanden
8.	Dasselbe	24 Blattstiele v. Analyse 6	1. Juli	23,50	2,18	90,72	12,41	Ganz vereinzelte Perldrüsen
9.	Ampelopsis radicantissima-Trieb unter einer Dachrinne	Triebspitze	3. Juli	10,24	1,26	87,70	8,29	Teilweise etiolierter Trieb mit zahlreichen Perldrüsen
10.	Ampelopsis radicantissima im Freien	3 Triebe	3. Juli	10,35	1,55	85,02	8,32	Normaler Trieb fast ohne Perldrüsen

Die Proben wurden nach Möglichkeit bei gleichem Wetter und zur gleichen Tageszeit entnommen, um die durch die Assimilation bedingten Schwankungen des Aschengehalts zu vermeiden.

Wenn Perldrüsen in dampfgesättigter Luft auftreten, so nehmen die Zellen bedeutend mehr Wasser auf, wodurch die Perldrüsen ein größeres Volumen erreichen und sich enorm strecken können.

Übermäßige Hitze kann, indem wahrscheinlich Wassermangel eintritt, die Perldrüsenbildung hemmen, was sowohl bei den Pflanzen im Heizraum als auch bei der prallen Sonne ausgesetzten Stecklingen beobachtet wurde. Nach einem kühlen Tage oder bei Übertragung in feuchte Luft treten plötzlich zahlreiche Perldrüsen auf, wenn der Wasserdruck wieder steigt.

Die zahlreichsten Perldrüsen treten beim Austreiben auf, wenn, wie bekannt, der Wurzeldruck gerade beim Weinstock eine beträchtliche Höhe erreichen kann. Auch sonst traten Perldrüsen in großer Zahl an austreibenden abgeschnittenen Stengeln auf, die gleichfalls viel Wasser zur Verfügung hatten.

Darauf führe ich es auch zurück, daß bei Keimlingen die Perldrüsen hauptsächlich in feuchter Luft auftreten. Das Wassersystem war bei ihnen noch schwach entwickelt, so daß sie Wasser und Bodensalze nur in geringen Mengen erwerben konnten. Die Salzanhäufungen konnten nur auf Kosten der in den Samen gespeicherten Salze auftreten. Nun sind Samen bekanntlich arm an Nährsalzen — die Perldrüsenbildung mußte deshalb spärlich sein. In Bezug auf die Salzmengen waren also alle Keimlinge unter gleichen Bedingungen. Was aber die Wasserversorgung und das Wachstum anbelangt, so waren diejenigen in feuchter Luft in günstigeren Bedingungen. Wie erwähnt traten in trockener Luft auch einzelne Perldrüsen auf, vorwiegend bei Keimlingen in Nährlösungen oder bei denen der Boden stark feucht gehalten wurde.

In Abschnitt III wurde bereits bemerkt, daß bei der Perldrüsenbildung eine Spaltung der Stärke bis zum Erythrodextrin und noch weiter eintritt. In seiner unlängst veröffentlichten Arbeit hat Biedermann eine diastatische Wirkung von anorganischen Salzen nachgewiesen. Es wäre demnach möglich, daß diese Spaltung durch die Anhäufung von Salzen hervorgerufen wird, wobei bei dem nachträglichen Zutritt von Wasser eine starke Quellung der Spaltprodukte eintritt.

VIII. Schlußbetrachtungen.

Aus dem vorhergehenden Kapitel geht hervor, daß man die Perldrüsen als pathologische Gebilde aufzufassen hat. Eine ernstliche Schädigung fügen sie den Pflanzen nicht zu. Ihr Auftreten scheint aber ein so allgemeines zu sein, daß man sie bei uns fast als normale Gebilde ansehen kann. Dieser Umstand kann wohl nur darauf zurück-

zuführen sein, daß sich die angepflanzten Vitis- und Ampelopsisarten unter unnormalen Bedingungen befinden, wodurch diese krankhaften Gebilde hervorgerufen werden. Tatsächlich sind die Ampelideen Pflanzen, die in ihrer Heimat in feuchten Wäldern vorkommen, also an Standorten wo sie vor zu starker Sonneneinwirkung geschützt sind, die Transpiration herabgesetzt ist und wo die Blätter in der feuchten Atmosphäre häufig ausscheiden können. Unter ganz andern Bedingungen befinden sich die Kulturpflanzen. Sie ranken sich meist an Mauern und Hauswänden empor, wodurch sie erstens teilweise vor Benetzung durch Regen und Tau geschützt sind, zweitens den sehr hohen Temperaturen an den von der Sonne erhitzten Wänden ausgesetzt werden, beides Umstände, welche die Perldrüsenbildung begünstigen müssen. Bei Exemplaren, die in Gärten unter Bäumen wachsen, findet man Perldrüsen viel seltener. Eine andere Frage ist es, ob sich außer Perldrüsenbildung nicht noch andere Krankheitserscheinungen bei Kulturen in trockener Luft bemerkbar machen. Bekanntlich hat Stahl gezeigt, daß Pflanzen mit Wasserspalten meistens trockene Luft längere Zeit hindurch nicht vertragen. Sie können sogar völlig zugrunde gehen.

Zur Beantwortung dieser Frage kann uns wiederum die Pflanze aus dem Heizraum dienen, da sie schon mehrere Jahre mit Wasser nicht in Berührung gekommen ist. Vergleicht man ihre Sproßteile mit denjenigen von derselben Pflanze, die draußen wachsen, so bemerkt man, daß sie sozusagen auf einem Jugendstadium stehen bleiben. Die Sprosse zeigen starke Anthozyanbildung, die Stengel wie die Blätter sind bedeutend dichter behaart, was man bei der normalen Pflanze nur an jungen austreibenden Trieben bemerkt; die Blätter bleiben kleiner und dünner, ihre Färbung geht mehr ins Blaugrüne über, der Blattrand ist viel dichter aber nicht so tief gezähnt, die mechanischen Gewebe entwickeln sich nicht so stark. Das Auffälligste ist aber, daß die Pflanze draußen ein dichtes Blattmosaik bildet, bei der im Heizraum dagegen lauter lange Triebe in großer Zahl entwickelt werden. Dies kommt, so weit ich beobachten konnte, dadurch zustande, daß die jungen Triebe eine Zeitlang rasch weiter wachsen, dabei mit zahlreichen Perldrüsen übersät sind. Darauf aber vertrocknet die Spitze oder aber sie trennt sich bei leichter Berührung an einem Knoten ab, obgleich der Trieb vollkommen turgeszent bleibt. Das Wachstum wird eingestellt, die Zahl der Perldrüsen wird zum Teil geringer. Einige Zeit darauf schießen aus den Blattachsen eine Reihe von Seitensprossen hervor, bei denen sich dasselbe wiederholt usw. Ähnliche Erscheinungen konnten auch bei den in trockener Luft stehenden Stecklingen bemerkt werden.

Sie kamen nicht ordentlich fort, ohne daß dafür eine andere Ursache als die trockene Luft und damit verhinderte Exkretion angeführt werden konnte. Die Abtrennung von jungen Triebteilen, die sehr an die Chorismen (Fitting) erinnert, ist vielleicht auch auf die hohe Salzkonzentration des Zellsaftes zurückzuführen. Es scheint also, wie auch bei Stahls Versuchen, tatsächlich eine Schädigung der jungen Triebe stattzufinden. Dagegen konnte man bei den Pflanzen im Freien, die beim Austreiben zahlreiche Perldrüsen aufwiesen, weiter keine nachteiligen Folgen beobachten. Sie waren allerdings nicht so extremen Bedingungen ausgesetzt, wie die Versuchspflanzen.

Den Perldrüsen sind verschiedene biologische Bedeutungen zugeschrieben worden. Penzig nimmt an, daß sie von Milben gefressen werden, Müller-Thurgau weist darauf hin, daß die Perldrüsen besonders häufig an den Ansatzstellen der Blätter gehäuft sitzen und glaubt daher annehmen zu können, daß sie mechanische wie chemische Schutzorgane gegen kleine Tiere sind, wobei sie „in unseren trockenen Weinbergen nicht mehr so funktionieren wie in den feuchten Wäldern der Stammeltern".

Für diese Deutungen sind bis jetzt keine experimentellen Beweise erbracht worden.

Ich setzte kleine Nacktschnecken auf mit Perldrüsen besetzte Blätter; sie ließen sie meist unberührt, wichen ihnen sogar aus. Nur einmal fing eine an, die Perldrüsen zu fressen. Nachdem sie aber 10—15 gefressen hatte, hörte sie plötzlich auf und war nicht mehr dazu zu bewegen, noch eine aufzunehmen. Während an den extrafloralen Nektarien von Clerodendron fragrans im Treibhause zahlreiche Ameisen zu sehen waren, konnten diese an den nebenbei stehenden Ampelopsis-Stengeln, die mit Perldrüsen übersät waren, niemals beobachtet werden.

Wenn es also für die Ampelopsis- und Vitisarten sehr unwahrscheinlich ist, daß sie von irgendwelchen Tieren gefressen werden, so trifft es, wie Raciborski gezeigt hat, für die sehr nahe verwandten Leea-Arten zweifellos zu. Die Perldrüsen dieser Arten sehen denen von Vitis und Ampelopsis sehr ähnlich. Die mikrochemischen Reaktionen stimmen gleichfalls überein. Wie wir sahen, enthalten die Perldrüsen größere Mengen von Fettropfen und bei im Freien wachsenden Pflanzen auch amyloseartige Einschlüsse. Es ist deshalb möglich, daß Perldrüsen, die anfangs eine andere Bedeutung hatten, bei einigen Pflanzen noch die Rolle von Ameisenbrötchen (Food bodies) spielen können. Es fragt sich aber, ob wir darin eine Anpassung der Pflanze sehen dürfen. Es wird vielmehr für sie wahrscheinlich gleichgültig sein, ob

die Perldrüsen vertrocknen und abfallen oder von Ameisen, die durch die Inhaltsstoffe herangelockt sind, gefressen werden. So konnte z. B. Raciborski für die Perldrüsen von Gnetum-Arten feststellen, daß sie normalerweise von Ameisen nicht angerührt wurden. Brachte man aber die Zweige mit Perldrüsen auf eine andere von Ameisen besetzte Pflanze, so wurden sie verzehrt.

IX. Zusammenfassung.

Die Perldrüsen der Ampelideen sind Emergenzen, die aus einer flachen Epidermisschicht mit einer Spaltöffnung an der Spitze und großen, dünnwandigen, plasmaarmen Innenzellen bestehen.

Die Perldrüsenbildung wird durch Anhäufung von Salzen in den an die Atemhöhle grenzenden Zellen und nachherige starke Wasseraufnahme hervorgerufen. Die Zellen vergrößern dabei enorm ihr Volumen, stülpen sich hervor und heben die über ihnen liegende Epidermis mit der Spaltöffnung empor. Dabei tritt tropfige Entmischung des Protoplasmas und vor allen Dingen der Chloroplasten ein. Der grüne Farbstoff wird zerstört, und die Lipoide scheiden sich als Fettropfen ab. Die in den Chloroplasten enthaltene Stärke wird diastatisch bis zum Erythrodextrin und noch weiter gespalten, wobei eine starke Quellung eintritt.

Die Anhäufung von Salzen wird im Freien durch heißes und trockenes Wetter, sowie große Wachstumsintensität beim Austreiben und verhinderte Exkretion durch Schutz vor Benetzung gefördert. Die Perldrüsen treten deshalb in besonders großer Zahl beim Austreiben im Frühjahr und an rasch wachsenden gegen Regen geschützten Pflanzenteilen auf.

Es liegt in der Hand des Experimentators, die Perldrüsenbildung durch dieselben Faktoren künstlich hervorzurufen.

Wasser spielt nur als Realisationsfaktor eine Rolle, bei Wassermangel, z. B. an welken Pflanzen, kann es nicht zur Perldrüsenbildung kommen.

Dauernde Berührung mit Wasser sowie Salzentzug und wahrscheinlich auch Verdunkelung verhindern die Perldrüsenbildung vollkommen, da es nicht zu einer Salzanhäufung kommen kann.

Die Perldrüsen sind pathologische Gebilde, deren Bildungsursachen von denen der übrigen hyperhydrischen Gewebe (Intumeszenzen, Lentizellenwucherungen, abnorme Trennungsgewebe) wesentlich verschieden sind.

Das überaus häufige Vorkommen der Perldrüsen an unseren Ampelopsis- und Vitis-Arten läßt sich durch die abnormen Bedingungen, denen sie bei der Kultur unterworfen sind, leicht erklären.

Eine biologische Bedeutung kommt den in dieser Arbeit berücksichtigten Perldrüsen nicht zu.

Literaturnachweis.

1. Biedermann, Mikrochemische Beobachtungen an den Blattzellen von Elodea. Flora 1918, pag. 560.
2. Ders., Der Lipoidgehalt des Plasmas bei Monotropa hypopitys und Orobanche. Flora, Bd. CXIII, Heft 1, pag. 14.
3. Ders., Zur Autolyse der Stärke. Fermentforschung, Bd. II, Heft 4, 1919.
4. Ders., Fermentstudien V. Mitteilung: Fermentbildung durch Ionenwirkung. Fermentforsch. u. Bd. IV. Heft 1.
5. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanze.
6. Bütschli, Untersuchungen über Amylose und amyloseartige Körper. Verhandl. d. Nat.-mediz. Ver. z. Heidelberg 1903.
7. Czapek, Biochemie der Pflanze. Bd. II, pag. 759—788.
8. Ders., Zum Nachweis von Lipoiden in Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1919, Heft 5.
9. Dale, Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on Hibiscus vitifolius L. pag. 163. Phil. trans of the R. Soc. of London Series B., Vol. CXCIV.
10. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. pag. 69.
11. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868, pag. 545.
12. Holmgren, Einige Beobachtungen über das Vorkommen von Perlhaaren bei tropischen Pflanzen. Ref. im Bot. Zentralbl. 1911, II, pag. 482.
13. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. pag. 50.
14. Meyer, Arthur, Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1918, 1, pag. 5.
15. Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralbl. f. Bakt., Parasitenkunde u. Infektionskrankh. 1908, pag. 463.
16. Müller-Thurgau, Bericht im Bot. Zentralbl. 1891, II. pag. 362.
17. Penzig, Über die Perldrüsen des Weinstockes und anderer Pflanzen. Estratto d. Atti d. Congr. Bot. Internat. 1892.
18. Raciborski, Über myrmecophile Pflanzen. Flora 1900, pag. 44.
19. Ders., Biologische Mitteilungen aus Java. Flora 1898, pag. 357.
20. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen.
21. Stahl, Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora 1919, pag. 41.
22. Tomaschek, Bericht im Bot. Zentralbl. 1883, I, pag. 408.
23. Wisniewski, Über Induktion von Lenticellenwucherungen bei Ficus. Extrait du Bull. de L'ac. d. sciences de Cracovie. Mai 1910.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 114

Autor(en)/Author(s): Walter Heinrich

Artikel/Article: Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen 187-231