©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Anthoxanthin in den Schließzellen der Kronblätter von *Victoria amazonica* und *Nymphaea zanzibariensis*

Von

Lia BRAT und Friedl WEBER

Mit 1 Abbildung

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)
Eingelangt am 30. Oktober 1950

Die Kronblätter von *Victoria amazonica* sind am ersten Tag der Blütenentfaltung blendend weiß und färben sich am zweiten Tag vor dem Schließen und Untertauchen der Blüte intensiv rot (KNOCH, 1899). Die Rotfärbung beruht darauf, daß im Zellsaft der Epidermis ein Anthozyan gebildet wird. Die Schließzellen der Stomata bleiben farblos, bilden also kein Anthozyan aus. Das ist nicht überraschend, denn es gilt als Regel, daß in Anthozyan-gefärbten Epidermen die Schließzellen, manchmal auch die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, ungefärbt sind.

Bei Zusatz von Ammoniakwasser (10%) zu lebenden Epidermis-Präparaten der rot gefärbten *Victoria*-Korolle haben wir folgendes beobachtet: In den Epidermiszellen findet momentan ein Farbenumschlag von rot in schmutzig blau statt, die vorher farblosen Schließzellen aber färben sich dabei in auffallender Weise ebenso rasch intensiv gelb. Es ist demnach in den Schließzellen ein Flavan-Derivat vorhanden, das in der Zelle (fast) farblos ist, unter dem Einfluß von Alkali aber intensiv gelbe Färbung annimmt. Der positive Ausfall der Reaktion von SHIBATA (Gelbfärbung mit NH_3) spricht für Flavonol, doch geben auch Flavon und Anthozyanpseudobase, wie KLEIN und WERNER, 1925, hervorheben, die gleiche Gelbfärbung. Wir bezeichnen die Substanz mit der gemeinsamen Benennung „Anthoxanthin", wenn der „Farbstoff" in der lebenden Zelle ungefärbt erscheint. Der spezifische histochemische lokale Nachweis der Flavone nach KLEIN, 1922, dürfte an einzelnen isolierten Idioblasten, wie es die Schließzellen sind, nicht gelingen. Die Schließzellen heben sich nunmehr durch ihre leuchtend zitronengelbe Farbe von den graublau gewordenen Epidermiszellen schon bei schwacher Vergrößerung leicht ab.

Die Anthozyan-freien Schließzellen sind demnach durch reichlichen Besitz eines Anthoxanthins ausgezeichnet, die Epidermiszellen sind dagegen am Ende des zweiten Tages des Blühens in Besitz von Anthozyan; Flavonol oder ein anderes Anthoxanthin scheint ihnen zu fehlen oder nur

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

in geringer Menge in ihnen vorhanden zu sein, denn sonst würden sie auf Zusatz von Ammoniak einen Farbwechsel in Grün aufweisen (Mischfarbe aus dem Blau des Anthozyans und dem Gelb des Anthoxanthins).

Die Schließzellen sind Idioblasten, die sich nicht nur in ihrer Form, sondern auch in vielen chemisch-physiologischen Eigenschaften von den Epidermiszellen, zu denen sie entwicklungsgeschichtlich gehören, unterscheiden. WEISS, 1878, dürfte es gewesen sein, der als erster die Stomata-Zellen als Idioblasten der Epidermis bezeichnet hat; der Idioblasten-Charakter dieser Zellen wird aber noch immer zu wenig beachtet, obwohl die Eigenarten der Schließzellen schon wiederholt zusammenfassend dargestellt worden sind (WEBER, 1926, REUTER, 1949). An der *Victoria*-Epidermis kann die Sonderstellung der Schließzellen lediglich durch Zusatz von Ammoniak zu einem farbenprächtigen Ausdruck gebracht werden (Epidermiszellen: blau, Schließzellen: gelb). Es ist die Aufgabe der „Protoplasmatischen Pflanzenanatomie" (WEBER, 1929, REUTER, 1949), die protoplasmatisch-physiologischen Unterschiede der Zellen eines Gewebes aufzudecken. Selbst an dem von der „Protoplasmatischen Anatomie" besonders bevorzugten Untersuchungsobjekt, den Schließzellen, gelingt es nicht leicht, die Differenzen im Chemismus zwischen ihnen und den Epidermiszellen genau und eindeutig zu fassen. Die Stomata-Zellen der Kronblätter von *Victoria amazonica* dürften in dieser Hinsicht ein günstiges Studienobjekt sein.

Die Flavone und Anthozyane sind chemisch sehr nahe verwandt; es bedarf nur einer geringen Änderung am Farbstoffmolekül, um aus gelben Flavonen rote oder blaue Anthozyane zu erhalten. Es könnten also am ersten Tag der *Victoria*-Anthese in den Epidermiszellen Flavone vorhanden sein, am zweiten Tage aber diese in Anthozyane umgewandelt werden. Dieser Prozeß würde in den Schließzellen unterbleiben, so daß diese die Rötung nicht mitmachen. Es liegt aber auch noch eine andere Möglichkeit vor. Diese wird von NOACK, 1922, vertreten, der den Chemismus des Farbwechsels (die Anthozyanbildung) in Blütenblättern untersucht hat. NOACK kommt zu der Vorstellung, daß das Anthozyan der *Victoria*-Blüten nicht aus einem in der weißen Blüte vorgebildeten Flavonol auf dem Wege der Hydrierung entsteht, sondern daß (beim Rotwerden der Korollen) das Anthozyan und die größte Menge der Flavonole gleichzeitig aus ursprünglicheren Verbindungen gebildet werden. Wenn diese Ansicht richtig ist, dann würde in den Schließzellen im Gegensatz zu den Epidermiszellen aus den ursprünglichen Verbindungen Flavonol entstehen, nicht aber Anthozyan.

Es ist fraglich, ob die von NOACK zwischen den beiden Möglichkeiten getroffene Entscheidung endgültig ist. KUJPER, 1931, der den Farbwechsel der Blüten von *Hibiscus mutabilis*, die ebenfalls bei der Anthese weiß sind, vor dem Verblühen aber rot werden, untersucht hat, vertritt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die Ansicht, daß in der weißen Blüte als Vorläufer des Anthozyans ein Flavon vorhanden ist, das dann durch Reduktion in das Anthocyanin umgewandelt wird. Die Bedingungen, unter denen dies stattfindet, sind nach FLOREN, 1941, bei *Victoria amazonica* die gleichen wie bei *Hibiscus*. Die Blüten von *Victoria amazonica*, bezw. *Hibiscus mutabilis* sind nicht die einzigen, die solchen Farbwechsel aufweisen. MOLISCH 1930 vermutet, daß die Farbenwandlung der Korolle von *Hibiscus tiliaceus* von gelb in rot darauf beruht, daß ein flavonartiger Farbstoff in Anthozyan übergeht. Weitere Literatur findet sich zusammengefaßt bei BLANK 1947 und PAECH 1950. Auf das Verhalten der Schließzellen wurde bei diesen Untersuchungen offenbar bisher nicht geachtet. Es wäre von Interesse, ob bei den verschiedenen Pflanzen, die Blütenfarbwechsel aufweisen, im roten Stadium der Blütenblätter die Schließzellen farblos bleiben und ob die Stomatazellen dabei, wie dies hier für *Victoria amazonica* gezeigt wurde, Anthoxanthin enthalten. Wenn dies zuträfe, müßte man annehmen, daß der Stoffwechsel der Schließzellen sich u. a. darin von dem der Epidermiszellen unterscheidet, daß den Schließzellen die Fähigkeit abgeht, das Anthoxanthin in Anthozyan umzuwandeln. Die Blütenblätter von *Victoria amazonica* erwärmen sich durch starke Atmung (Dehydrierung) intensiv (KNOCH). Vielleicht hängt damit die Anthozyanbildung zusammen. Möglicherweise nehmen die Schließzellen, die ja ein Stoffwechsel-Sonderleben führen, an diesen enzymatischen Prozessen nicht teil.

Bei *Victoria amazonica* dürfte der Unterschied in der stofflichen Beschaffenheit des Zellsaftes von Epidermis- und Schließzellen wohl nicht auf das Vorkommen, bezw. Fehlen von Anthozyan und Anthoxanthin beschränkt sein. Beim Zusatz von Ammoniak findet in der Vakuole der Epidermiszellen eine rasch fortschreitende „tropfige Entmischung" (Koazervation) statt, in den Schließzellen ist dagegen nichts davon zu bemerken; dies fällt umso mehr auf, als sonst gerade die kolloidreichen Zellsäfte der Schließzellen ganz besonders zu tropfiger Entmischung neigen (WEBER, 1930).

Im neuen *Victoria amazonica*-Haus des Grazer botanischen Gartens entfaltete gleichzeitig mit der Königin der Seerosen auch *Nymphaea zanzibariensis* ihre blauen Blüten. Die Epidermis der Blumenblätter ist durch Anthozyan licht- bis dunkelblau gefärbt, die Schließzellen sind im allgemeinen farblos. Wird zu einem Epidermispräparat Ammoniakwasser zugesetzt, so nehmen die Epidermiszellen eine grünlich-braune Färbung an, die Schließzellen werden rein gelb, allerdings nicht so intensiv wie die Schließzellen bei *Victoria amazonica*. Die Schließzellen der Kronblätter, auch der *Nymphaea zanzibariensis*, sind also durch den Besitz eines in vivo farblos erscheinenden oder ganz schwach gelben Flavonols ausgezeichnet, enthalten dagegen kein Anthozyan. Von dieser Regel wurden interessante Ausnahmen beobachtet. Es fanden sich bei dieser *Nym-*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

phaea, allerdings nur ganz vereinzelt, an den Kronblättern leicht geöffnete Stomata, deren Schließzellen intensiv rotviolett gefärbt waren. Auf Ammoniakzusatz wurden sie graugrün. Die in vivo roten Stomatazellen hoben sich auffallend von den blauen Epidermiszellen ab.

Das Auftreten von Anthozyan in Schließzellen ist an sich eine große Seltenheit (FISCHER 1930); besonders beachtenswert ist es aber, daß bei *Nymphaea zanzibariensis* das Anthozyan in den Schließzellen in anderer Färbung auftritt, als in den Epidermiszellen. Wenn auch die Farbe des Anthozyans nicht ausschließlich vom p_H-Wert des Zellsaftes abhängt, so liegt die Annahme doch nahe, daß die Reaktion des Schließzellen-Zellsaftes gegenüber der des Epidermiszellen-Zellsaftes gegen den sauren Bereich hin verschoben ist. PEKAREK 1933 hat aus Änderungen der Färbung von mit Neutralrot vital tingierten Schließzellen von *Rumex acetosa* auf Aziditätsänderungen des Zellsaftes im Zusammenhang mit der Stomatabewegung geschlossen. Zwar ist die Färbung mit Neutralrot im allgemeinen wenig schädlich, es wären aber doch analoge Versuche mit von selbst (mit Anthozyan) gefärbten Schließzellen besonders erwünscht. Daß es solche Schließzellen gibt, zeigt der Fall von *Nymphaea zanzibariensis*. Vielleicht enthalten die Schließzellen der Nymphaeaceen ganz allgemein Anthoxanthin. In den Blättern von *Nymphaea alba*, die im Oktober in einem Wasserbecken im Freiland oberseits intensiv dunkelrot gefärbt waren, fanden wir die Epidermis anthozyanhaltig, die Schließzellen farblos. Auf Ammoniakzusatz werden die Epidermiszellen olivengrün, die Schließzellen zitronengelb. Es enthält also auch bei dieser *Nymphaea* der Zellsaft der Epidermis Anthozyan (und Anthochlor), der Zellsaft der Schließzellen aber nur Anthochlor. Die Epidermiszellen der weißen Kronblätter von *Nymphaea alba* nehmen im Ammoniak lichtgelbe Färbung an, die Schließzellen dunkelgelbe [1]).

Anhangsweise sei noch mitgeteilt, daß der Spaltöffnungsapparat der Kronblätter der *Nymphaea zanzibariensis* vielfach abnormalen Bau aufweist. Besonders häufig kommt es vor, daß die Trennungswand der beiden Schließzellen nur an einem Pole ausgebildet ist, an dem anderen aber fehlt; das hat zur Folge, daß die beiden Schließzellen miteinander an einem Pol in offener Verbindung stehen (Abb. 1 a, c, d). Die Schließzellen sind normal und lebend, bei Plasmolyse wird es besonders deutlich, daß nur ein einziger Protoplast vorliegt, der allerdings zweikernig ist. Durch die offene Verbindung der Schließzellen erinnert der für Phanero-

---

[1]) Gewiß besitzen die farblos erscheinenden Schließzellen der anthozyangefärbten Blütenblätter nicht aller Pflanzen Anthoxanthin. So bleiben die Schließzellen des Perianths von *Begonia semperflorens* in Ammoniakwasser farblos, die der Kronblätter von *Papaver Rhoeas* und *Pentstemon* sp. werden gelb.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

game abnormale Spaltöffnungsbau an den normalen Bau der Stomata von Moosen. HABERLANDT 1924: 436 sagt darüber folgendes: „Bei *Funaria hygrometrica* und anderen Laubmoosen" besteht der ausgebildete Spaltöffnungsapparat nicht aus zwei getrennten Schließzellen, sondern er stellt . . . einen einzigen ringförmig geschlossenen Schlauch vor". Dieser Schlauch geht aus der Verschmelzung zweier ursprünglich ge-

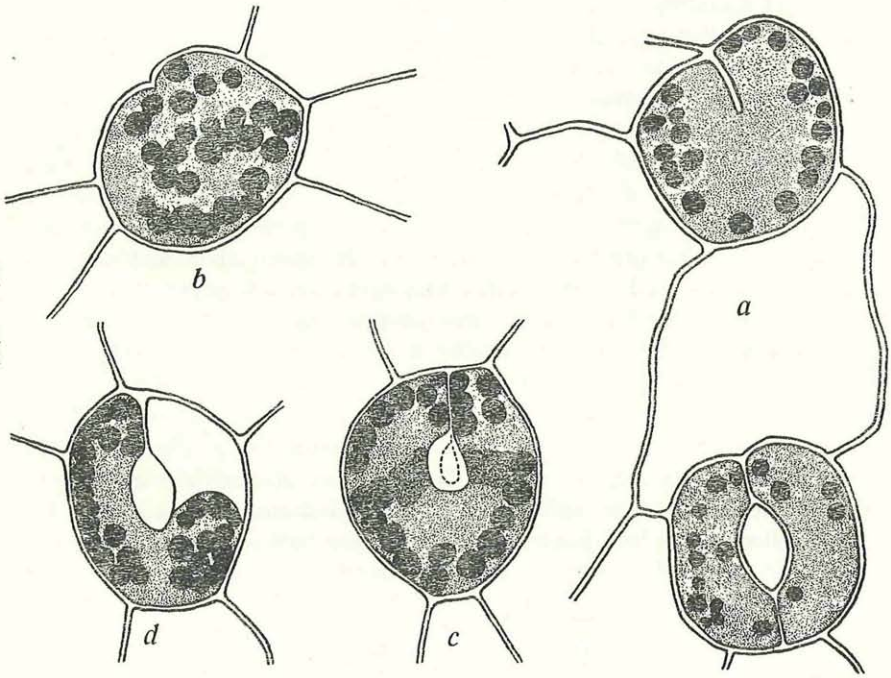

Abb. 1. *Nymphaea zanzibariensis* Kronblatt-Epidermis.

a) Abnormale Stomata. Obere Spaltöffnung mit unvollständiger Querwand, untere mit ungleicher Plastidenzahl der Schließzellen.

b) Persistierende Spaltöffnungsmutterzelle.

c) Abnormaler Spaltöffnungsapparat. Schließzellen an einem Pol nicht getrennt, gemeinsamer Protoplast zweikernig. Zellkerne grobpunktiert, Plastiden schwarz.

d) Abnormaler Spaltöffnungsapparat. Plasmolyse in 1 mol. $CaCl_2$. Gemeinsamer Protoplast (punktiert) nur in einer Schließzelle von der Membran abgehoben.

trennter Schließzellen hervor, deren Scheidewände vollständig aufgelöst werden. An solche „fusionierte Schließzellen" erinnern die abnormalen Spaltöffnungsapparate von *Nymphaea zanzibariensis*. Die Verbindung besteht hier allerdings nicht an beiden Polen, sondern nur an einem. Ob

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

diese Verbindung auch bei *Nymphaea zanzibariensis* durch Perforation der Trennungswand zustandegekommen ist, ließ sich an den fertig ausgebildeten Spaltöffnungsapparaten der zur Verfügung stehenden Blütenblätter nicht feststellen. Andere, an diesen Korollen vorkommende Spaltöffnungsanomalien scheinen uns dafür zu sprechen, daß keine unipolare Fusionierung vorliegt, sondern eine Störung der Querwandbildung ähnlich wie sie MAIROLD 1943 an colchizinierten Spirogyren erzielt hat.

Schließlich sei erwähnt, daß die Stomatazellen der *Nymphaea zanzibariensis* ein gutes Beispiel dafür bieten, daß diesen Idioblasten der Epidermis eine besondere Vitalität zukommt. Die *Nymphaea*-Blütenblätter unterliegen beim Abblühen in Wasser einer raschen, wohl zunächst autolytischen Zersetzung. Die Schließzellen überdauern dabei den Tod der übrigen Blattzellen längere Zeit und die Stomata öffnen sich dann infolge Nachlassens des Gegendruckes der abgestorbenen Nachbarzellen unter abnormer Gestaltsänderung der Schließzellen überaus weit.

Zusammenfassung

Die am zweiten Blühtage sich einstellende Rotfärbung der Kronblätter von *Victoria amazonica* ist durch Anthozyanbildung in der Epidermis bedingt; dabei bleiben die Schließzellen farblos, anthozyanfrei. Die Schließzellen enthalten dagegen Anthoxanthin, das sich bei Ammoniakzusatz intensiv gelb färbt. Auch die Schließzellen der anthozyanblauen Epidermis der Kronblätter von *Nymphaea zanzibariensis* sind farblos, ohne Anthozyan, sie nehmen ebenfalls in Ammoniakwasser Gelbfärbung an. Ausnahmsweise sind die Schließzellen von *Nymphaea zanzibariensis* aber anthozyanhaltig; sie sind dann im Gegensatz zu den blauen Epidermiszellen rot gefärbt. An den Kronblättern von *Nymphaea zanzibariensis* kommen nicht selten abnorme Stomata vor, bei denen die Schließzellen an einem Pol in offener Verbindung stehen.

Literatur

BLANK, 1947. The Anthocyanin Pigments in Plants. Bot. Rev. 13.

FISCHER, 1930. Anthozyanführende Schließzellen bei *Hyoscyamus*. Biologia generalis 6.

FLOREN, 1941. Untersuchungen über Blütenfarbmuster und Blütenfärbungen. Flora N. F. 35.

HABERLANDT, 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig.

KNOCH, 1899. Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Bibliotheca bot. 47.

KLEIN, 1922. Der histochemische Nachweis der Flavone. Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1, 131.

— und WERNER. Zur Physiologie und Verbreitung der Flavone. Z. physiol. Chem. 143.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

KUJPER, 1931. Über den Farbwechsel und die Ephemerie bei den Blüten von *Hibiscus mutabilis*. Rec. bot. neerl. 28.

MAIROLD, 1943. Studien an colchizinierten Pflanzen. Protoplasma 37.

MOLISCH, 1930. Als Naturforscher in Indien. Jena.

NOACK, 1922. Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen. Z. Bot. 14.

PAECH, 1950. Biochemie und Physiologie sekundärer Pflanzenstoffe. Berlin—Göttingen—Heidelberg.

PEKAREK, 1933. Über die Aziditätsverhältnisse in den Epidermis- und Schließzellen von *Rumex acetosa*. Planta 21.

REUTER, 1949. Protoplasmatische Pflanzenanatomie. (Sammelreferat.) Phyton 1.

WEBER, 1926. Die Schließzellen. Arch. exper. Zellforsch. 3.

— 1930. Vakuolen-Kontraktion, Tropfenbildung und Aggregation in Stomata-Zellen. Protoplasma 9.

WEISS, 1878. Anatomie der Pflanzen. Wien.

Anm. bei der Korrektur: METZNER hat, wie uns erst nachträglich bekannt wurde, 1930 auf Zusatz von verdünntem Ammoniak eine „tiefgoldgelbe" Färbung der Schließzellen von Nymphaea-Arten und anderen Pflanzen erhalten. Er führt diese Färbung auf das Vorhandensein von eisengrünenden Flavonderivaten zurück.

METZNER, 1930: Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen, ultravioletten Licht. Planta 10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: 3_1_2

Autor(en)/Author(s): Brat Lia, Weber Friedl

Artikel/Article: Anthoxanthin in den Schließzellen der Kronblätter von Victoria amazonica und Nymphaea zanzibariensis. 22-28