FLORA.

70. Jahrgang.

No. 7. Regensburg, 1. März 1887.

Inhalt. G. Haberlandt: Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates. — Literatur. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar.

Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates.

Von **G. Haberlandt.**

(Mit Tafel II.)

I. Das innere Hautgelenk.

Als „Hautgelenk" der Spaltöffnung bezeichnet Schwendener[1]) bekanntlich jene verdünnte Stelle der äusseren Epidermiswand, rechts und links von den Schliesszellen, durch welche die Beweglichkeit dieser letzteren auf der convexen oder Rückenseite bedingt wird. Bald ist es nur eine äusserst schmale Rinne in der dicken Aussenwand, (*Prunus Laurocerasus*, *Myrtus communis*, *Calothamnus torulosus* u. A.) bald eine etwas breitere Membranlamelle von gleichmässiger Dicke; bei den *Cyperaceen* z. B. repräsentirt die ganze dünne Aussenwand der Nebenzelle das Hautgelenk. Im ersteren Falle ist blos eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle möglich, im letzteren Falle dagegen ist die Erweiterung der Spalte mit einer Auswärtskrümmung der dünnen Membranlamelle, der Schluss der Spalte mit einer Streckung derselben verknüpft.

[1]) Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsberichte ber Berliner Akademie, 1881, p. 834.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0099-6

Da bei verschiedenen Pflanzen auch die Innenwände der Epidermiszellen — oder nur diese — mehr oder minder stark verdickt sind, so frug es sich, ob in solchen Fällen auch die Epidermis-Innenwände an den Stellen, wo sie an die Spaltöffnungen grenzen, mit einem Hautgelenk versehen sind. Wie vorauszusehen war, ergaben in dieser Hinsicht angestellte Untersuchungen ein positives Resultat. Ich will den in Rede stehenden Apparat gegenüber dem von Schwendener beschriebenen „äusseren Hautgelenk" als das „innere Hautgelenk" bezeichnen. Dasselbe zeigt in Bezug auf seine Ausbildung dieselben Eigenthümlichkeiten wie das äussere Hautgelenk, und ist gleichfalls bald nur als sehr schmale Rinne, bald als breiterer Membranstreifen vorhanden. Nicht selten ist es schärfer differenzirt, als das äussere Hautgelenk und von von grosser Zartheit. — Im nachstehenden möge das Gesagte durch einige Beispiele erläutert werden.

Das Laubblatt von *Hartwegia comosa* besitzt ziemlich tief „eingesenkte" Spaltöffnungen von typischer Ausbildung (Fig. 10). Das äussere Hautgelenk ist sehr scharf differenzirt und kommt durch eine ganz plötzliche starke Verdünnung der Epidermis-Aussenwände zu Stande. Man kann sich für die „Aufhängung" der Schliesszellen an den Rändern der äusseren Athemhöhle kein eleganteres Beispiel wünschen. Das innere Hautgelenk ist schmäler doch dünner als das äussere und geht häufig allmählig in die verdickte Innenwand der Nebenzellen über. Seine Dicke beträgt kaum mehr als 1 μ.

Einen interessanten Bau besitzen die Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite des Laubblattes von *Clivia nobilis* (Fig. 8). Die äusseren Cuticularleisten sind sehr mächtig entwickelt und überdecken einen weiten Vorhof von beträchtlicher Höhe. Die inneren Cuticularleisten erscheinen auf dem Querschnittsbilde als stark nach einwärts gekrümmte, scharf zugespitzte Hörnchen. Das äussere Hautgelenk ist äusserst schmal und derbwandig. Seine Dicke beträgt 7—8 μ. Die Innenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen sind zart, jene der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates dagegen nicht unansehnlich verdickt (6—8 μ). Die gleiche Eigenthümlichkeit der Nebenzellen hatte ich bisher blos bei *Funaria hygrometrica* beobachtet [1]) und a. a. O. als einen

[1]) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik. XVII. B. p. 497 u. Taf. XXV, Fig. 9.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0100-2

mechanischen Stützapparat der Spaltöffnung gedeutet. Die verdickten Innenwände der Nebenzellen machen nun ein inneres Hautgelenk notwendig, welches weniger schmal als das äussere und blos 2 μ dick ist. Gegen die verdickten Zellwandpartien grenzt es sich scharf ab. — Aehnlich ist dasselbe bei *Crinum americanum* gebaut.

Bei verschiedenen *Liliaceen* findet man häufig ein mehr oder minder deutliches inneres Hautgelenk ausgebildet. Recht scharf ist dasselbe bei *Uropetalum serotinum* differenzirt, bei welcher Pflanze gleichfalls nur die Innenwände der Nebenzellen verdickt sind.

Während in den bisher besprochenen Fällen das innere Hautgelenk blos einen schmalen Membranstreifen vorstellte, besteht es in anderen Fällen aus der gesammten, zart verbleibenden Innenwand der Nebenzellen. Als ein typisches Beispiel können die Spaltöffnungen des Stengels von *Linum usitatissimum* angeführt werden. Das äussere Hautgelenk bietet nichts besonderes dar; das innere wird von der stark auswärts gekrümmten Innenwand der Nebenzellen gebildet, deren Dicke blos 2—3 μ beträgt. Die Innenwände der übrigen Epidermiszellen dagegen sind fast so dick wie die Aussenwände (5—7 μ).

Am auffälligsten zeigt sich die in Rede stehende Einrichtung bei den *Bromeliaceen*, deren Epidermis bekanntlich weit stärker verdickte Innen- als Aussenwände besitzt. Bei *Tillandsia zonata* sind die Spaltöffnungen des Laubblattes etwas über das Niveau der Epidermis erhoben (Fig. 9) und besitzen so stark verdickte Membranen, dass ihre Lumina nur noch als enge Spalten erscheinen. Die Nebenzellen sind nach aussen zu stark verschmälert, so dass die Aussenwände, welche das äussere Hautgelenk repräsentiren, nur schmale Membranstreifen bilden. Die Innenwände sind gegen die Athemhöhle zu vorgewölbt und stellen ein sehr zartes inneres Hautgelenk von blos 1 μ Dicke vor. Die Innenwände der angrenzenden Epidermiszellen sind etwas dicker (8—9 μ) als die der entfernteren, so dass der Unterschied in der Dicke des inneren Hautgelenkes und der benachbarten Epidermiswände besonders auffallend ist. Erwähnenswerth ist schliesslich noch die asymmetrische Form des Lumens der an die Nebenzellen angrenzenden Epidermiszellen, zufolge welcher die Radialwand zwischen Epidermis- und Nebenzelle in ihrer oberen Hälfte, oder wenigstens im oberen Drittel zart und unverdickt bleibt. Ob diese Einrichtung einen mecha-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0101-8

nischen Zweck hat oder der Erleichterung des Stoffverkehrs dient, muss dahingestellt bleiben.

Ebenso oder ähnlich sind die Spaltöffnungen von *Hohenbergia strobilacea*, *Pitcairnea xanthocarpa*, *Billbergia nutans* u. A. gebaut.

II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen.

Wenn die gegenwärtig wol allgemein acceptirte Auffassung richtig ist, dass die Spaltöffnungsapparate in erster Linie als Regulatoren der Transpiration funktioniren, und hierzu eben durch die Beweglichkeit ihrer Schliesszellen befähigt werden, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Spaltöffnungen der Wasserpflanzen, welche sich gegen zu grosse Transpiration natürlich nicht zu schützen brauchen, durch eine fehlende oder wenigstens geringere Beweglichkeit der Schliesszellen gekennzeichnet werden. Von Schwendener[1]) wurde thatsächlich angegeben, dass bei verschiedenen Wasserpflanzen (*Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Salvinia natans*) die Spaltöffnungen niemals geschlossen werden, „weder beim Liegenlassen in Glycerin, Jodlösung, Säuren etc., noch unter dem Einfluss der Dunkelheit. Die Schliesszellen bleiben vielmehr auch im spannungslosen Zustande gekrümmt, die Spalten geöffnet.“ In meiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (p. 307) habe ich unter Hinweis auf die erwähnte Beobachtung Schwendener's als wahrscheinlich hinzustellen versucht, dass die Funktionslosigkeit der Schliesszellen einiger Wasserpflanzen auch auf ihre anatomische Ausbildung nicht ohne Einfluss geblieben sei. In diesem Sinne glaubte ich nämlich die Beobachtung Strasburger's, dass bei *Azolla* und *Salvinia* die Schliesszellen statt der charakteristischen Halbmondform einen polygonal-eckigen Umriss besitzen, deuten zu sollen. Ich selbst führte auch noch *Lemna minor* als eine hiehergehörige Pflanze an, indem ich ihren Schliesszellen polygonale Umrissformen zuschrieb.

Diesen Angaben entgegen hat nun Kohl[2]) vor Kurzem behauptet, „dass die weitaus meisten Wasserpflanzen vollkommen bewegliche Spaltöffnungen besitzen.“ Seine Angaben beziehen sich namentlich auf *Trianea bogotensis*, doch hat er auch an den Blättern von *Caltha palustris*, *Pontederia crassipes*, *Alisma Plantago*

[1]) l. c. p. 853.

[2]) Die Transpiration der Pflanzen etc., Braunschweig, 1886, p. 25.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0102-4

nischen Zweck hat oder der Erleichterung des Stoffverkehrs dient, muss dahingestellt bleiben.

Ebenso oder ähnlich sind die Spaltöffnungen von *Hohenbergia strobilacea*, *Pitcairnea xanthocarpa*, *Billbergia nutans* u. A. gebaut.

II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen.

Wenn die gegenwärtig wol allgemein acceptirte Auffassung richtig ist, dass die Spaltöffnungsapparate in erster Linie als Regulatoren der Transpiration funktioniren, und hierzu eben durch die Beweglichkeit ihrer Schliesszellen befähigt werden, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Spaltöffnungen der Wasserpflanzen, welche sich gegen zu grosse Transpiration natürlich nicht zu schützen brauchen, durch eine fehlende oder wenigstens geringere Beweglichkeit der Schliesszellen gekennzeichnet werden. Von Schwendener[1]) wurde thatsächlich angegeben, dass bei verschiedenen Wasserpflanzen (*Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Salvinia natans*) die Spaltöffnungen niemals geschlossen werden, „weder beim Liegenlassen in Glycerin, Jodlösung, Säuren etc., noch unter dem Einfluss der Dunkelheit. Die Schliesszellen bleiben vielmehr auch im spannungslosen Zustande gekrümmt, die Spalten geöffnet.“ In meiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (p. 307) habe ich unter Hinweis auf die erwähnte Beobachtung Schwendener's als wahrscheinlich hinzustellen versucht, dass die Funktionslosigkeit der Schliesszellen einiger Wasserpflanzen auch auf ihre anatomische Ausbildung nicht ohne Einfluss geblieben sei. In diesem Sinne glaubte ich nämlich die Beobachtung Strasburger's, dass bei *Azolla* und *Salvinia* die Schliesszellen statt der charakteristischen Halbmondform einen polygonal-eckigen Umriss besitzen, deuten zu sollen. Ich selbst führte auch noch *Lemna minor* als eine hiehergehörige Pflanze an, indem ich ihren Schliesszellen polygonale Umrissformen zuschrieb.

Diesen Angaben entgegen hat nun Kohl[2]) vor Kurzem behauptet, „dass die weitaus meisten Wasserpflanzen vollkommen bewegliche Spaltöffnungen besitzen.“ Seine Angaben beziehen sich namentlich auf *Trianea bogotensis*, doch hat er auch an den Blättern von *Caltha palustris*, *Pontederia crassipes*, *Alisma Plantago*

[1]) l. c. p. 853.

[2]) Die Transpiration der Pflanzen etc., Braunschweig, 1886, p. 25.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0102-4

und *natans*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Limnocharis nymphoides* etc. diesbezügliche Beobachtungen angestellt. Ich wurde hierdurch veranlasst, eine Nachuntersuchung durchzuführen; gleichzeitig stellte ich mir die Frage, inwieweit sich im Bau der Spaltöffnungsapparate bei den verschiedenen Wasserpflanzen gemeinsame Merkmale nachweisen lassen. Da ich nicht die Absicht hatte, die Arbeit weiter auszudehnen, so beschränkte ich meine im vorigen Sommer durchgeführte Untersuchung auf Wasserpflanzen mit schwimmendem Laube; an diesen müssten voraussichtlich die betreffenden Erscheinungen am deutlichsten ausgeprägt sein. — Inzwischen sind auch Leitgeb's „Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate“ [1]) erschienen, in welchen von den Spaltöffnungen der Wasserpflanzen gleichfalls an mehreren Stellen die Rede ist.

Der grössere Theil der phanerogamen Schwimmpflanzen besitzt Spaltöffnungsapparate, deren anatomischer Bau im Wesentlichen ein sehr übereinstimmender ist. Derselbe weicht vom gewöhnlichen Bau der Schliesszellen in der Weise beträchtlich ab, dass der Spaltenverschluss nicht durch Berührung der vorgewölbten Bauchwände zu Stande kommt, sondern ausschliesslich auf der mehr oder minder vollständigen Annäherung der stark verbreiterten äusseren Cuticularleisten beruht. Die Gliederung des ganzen Porus in Vorhof, Centralspalte und Hinterhof unterbleibt vollständig oder ist höchstens andeutungsweise vorhanden; gleich unter der Spalte, welche die Kanten der äusseren Cuticularleisten bilden, erweitert sich nämlich der Porus nach Art eines Trichters, welcher mit weiter Oeffnung (die nur bisweilen von zarten inneren Cuticularleistchen umsäumt wird) in die Athemhöhle mündet. Im nachstehenden soll dieser eigenthümliche Bau des Spaltöffnungsapparates, auf welchen schon Leitgeb mit wenigen Worten [2]) aufmerksam machte, an einer Reihe von Beispielen näher erläutert werden.

Am auffälligsten und eigenartigsten sind in dieser Hinsicht die Spaltöffnungen von *Lemna minor* (und wol auch die der übrigen *Lemnaceen*) gebaut (Fig. 1). Dieselben liegen genau im Niveau der Epidermis oder erheben sich ein wenig über dasselbe. Die Aussenwände der Schliesszellen sind zarter als

[1]) Mittheilungen aus dem botanischen Institute zu Graz, herausgeg. von H. Leitgeb, 1. Heft, Jena 1886, p. 125 ff.

[2]) l. c. p. 172, Anmerkung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0103-9

die der angrenzenden Epidermiszellen; ebenso bleiben die Rückenwände vollkommen unverdickt. Die Bauchwände dagegen, welche gegen die Athemhöhle zu sehr stark zurücktreten, sind beträchtlich verdickt und gehen direkt in die horizontal vorspringenden äusseren Cuticularleisten über. Die inneren Cuticularleisten sind blos rudimentär entwickelt. — Auf dem Querschnittsbilde erscheinen demnach die Schliesszellen wie zwei Keile, welche mit ihren scharfen Kanten den Spalt begrenzen. In der Oberflächenansicht (Fig. 2) sieht man bei scharfer Einstellung deutlich den bogigen Verlauf der äusseren Wandansätze, resp. den typisch halbmondförmigen Contour der Schliesszellen und erst bei tieferer Einstellung erscheint die polygonale Umrissform derselben, welche durch die Ansatzlinien der Innenwände der Schliesszellen zu Stande kommt.[1])

Bei *Trianea bogotensis* (Fig. 6, 7) sind die äusseren Cuticularleisten gewöhnlich sehr stark vorgezogen und mächtig entwickelt. Der Porus hat die Gestalt eines weiten doch seichten Trichters. Nur ausnahmsweise findet man zarte innere Cuticularleistchen ausgebildet. Bei *Hydrocharis morsus ranae* (Fig. 18) sind die Cuticularleisten weniger breit, die Schliesszellen relativ höher, Rücken- und Bauchwände zart. Aehnlich sind auch die Spaltöffnungsapparate von *Limnocharis nymphoides* gebaut (Fig. 19).

Den Spaltöffnungen der *Hydrocharideen* schliessen sich jene der *Nymphaeaceen* am nächsten an. Bei *Nymphaea alba* (Fig. 20) und *thermalis* finden wir wieder die vorgezogenen äusseren Cuticularleisten, den trichterförmigen Porus und den vollständigen Mangel der inneren Cuticularleisten. Bemerkenswert ist die schon von Leitgeb hervorgehobene Thatsache, dass die Bauchwände der Schliesszellen, welche bogig in die Innenwände übergehen, an älteren Spaltöffnungen in ihrer ganzen Ausdehnung verdickt sind. — Bei *Victoria regia* und *Euryale ferox* zeigen die Schliesszellen den gleichen Bau. Etwas abweichend dagegen sind die Spaltöffnungen von *Nuphar luteum* ausgebildet (Fig. 21). Es zeigt sich hier eine Annäherung an die typische Querschnittsform der Schliesszellen, indem die unverdickt bleibenden Bauchwände sich vorwölben und so eine Centralspalte bilden. Dieselbe ist aber so breit, dass sie niemals

[1]) Meine frühere Angabe (l. c. p. 307) über die Gestalt der Schliesszellen von *Lemna minor* in der Flächenansicht ist demnach unrichtig.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0104-5

geschlossen werden kann; die Art des Spaltenverschlusses ist vielmehr dieselbe wie bei *Nymphaea* und den *Hydrocharideen*. In Folge des Vorhandenseins deutlicher wenn auch schwacher innerer Cuticularleisten kann ausser dem Vorhof auch noch ein Hinterhof unterschieden werden.

Auch bei den auffallend hohen und relativ schmalen Schliesszellen von *Trapa natans* (Fig. 5) erscheinen die zarten Bauchwände vorgewölbt, so dass von einer Centralspalte gesprochen werden kann. Allein wie bei *Nuphar* nähern sich auch hier die Bauchwände niemals so weit, um die Centralspalte zu schliessen. Der Spaltenverschluss erfolgt wie in den früher besprochenen Fällen ausschliesslich durch Berührung der vorspringenden äusseren Cuticularleisten. Innere Leistchen fehlen vollständig.

Eine Ausnahmsstellung unter den von mir untersuchten phanerogamen Wasserpflanzen mit schwimmendem Laube nimmt hinsichtlich des Baues und Verschlusses seiner Spaltöffnungen zunächst *Potamogeton natans* ein (Fig. 4). Allerdings sind auch hier die äusseren Cuticularleisten weit stärker entwickelt als die inneren, allein dieselben übernehmen nicht den Verschluss der Spalte. Derselbe kommt vielmehr, wie bereits Leitgeb erwähnt hat, auf die gewöhnliche Weise, nämlich durch Berührung der vorgewölbten Bauchwände zu Stande. Eine häufig vorkommende Variation dieses Spaltenverschlusses besteht darin, dass bei stark emporgehobenen Innenwänden der Verschluss durch Berührung der inneren Cuticularleisten erfolgt (Fig. 3).

Ganz ähnlich verhalten sich auch die Spaltöffnungen von *Limnanthemum nymphoides*. Das gleiche gilt von *Alisma natans*, doch sind hier die äusseren Cuticularleisten nur wenig stärker entwickelt, als die inneren. Von *Ranunculus hederaceus* kann ich nur soviel mit Bestimmtheit angeben, dass der Spaltenverschluss gleichfalls durch die aneinandergepressten Bauchwände der Schliesszellen erfolgt. Genaueres über den Bau der letzteren liess sich an dem schlecht conservirten Herbarmateriale, welches mir zur Verfügung stand, nicht feststellen.

Der besprochene charakteristische Bau der Spaltöffnungen, welcher in systematisch so weitabstehenden Familien *(Lemnaceen, Hydrocharideen, Nymphaeaceen, Halorageen)* zur Durchführung gelangt, ist zweifellos zu den anatomischen Anpassungsmerkmalen der phanerogamen Schwimmpflanzen zu zählen; es stimmt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0105-1

damit überein, dass bei denjenigen Formen, welche den Charakter der Schwimmpflanzen am ausgesprochensten und vollkommensten zeigen, die Spaltöffnungen den geschilderten Bau besonders deutlich erkennen lassen.

Fragen wir nun nach der biologischen Bedeutung dieses Baues, so ist die Antwort hierauf nicht leicht in befriedigender Weise zu geben. So viel ist allerdings sicher, dass der Verschluss der Spalten bei den besprochenen Spaltöffnungen lange nicht so vollkommen sein kann, wie bei den typischen Spaltöffnungen der Landpflanzen. Wenn man selbst eine hinreichende Beweglichkeit der Schliesszellen voraussetzt, so werden doch die scharfen Kanten der äusseren Cuticularleisten niemals einen so vollständigen Verschluss herstellen können, wie die zarten Membranstreifen der gegeneinander gepressten Bauchwände.[1]) Ueberdies ist ja der Verschluss der Spaltöffnungen bei den Landpflanzen (so z. B. bei der in dieser Hinsicht so oft untersuchten *Amaryllis formosissima*) häufig ein dreifacher, indem nicht nur die Centralspalte verschwindet, sondern überdies auch die äusseren und inneren Cuticularleisten sich paarweise berühren Dazu kommt dann noch bei den Schwimmpflanzen die mangelnde Ausbildung von Vor- und Hinterhof, das ist jener mehr oder minder geschlossenen Hohlräume, welchen man mit Tschirch eine Verlangsamung des Gasaustrittes, resp. eine Herabsetzung der Transpiration zuschreibt. Dies Alles würde nun recht gut mit dem stimmen, was oben über die geringe Schutzbedürftigkeit der Wasserpflanzen gegen zu hohe Transpiration gesagt wurde. Allein es ist nicht wahrscheinlich, dass dieser Erklärungsgrund zum Verständnisse der so eigenartigen Ausgestaltung der Spaltöffnungsapparate der Schwimmpflanzen ausreicht. Man kann auch nicht sagen, dass mit dem besprochenen Spaltöffnungsbau ein erleichterter Gasaustritt bezweckt werde, welcher für die in feuchter Luft transpirirenden Schwimmpflanzen vortheilhaft sein müsste; denn im offenen Zustande haben ja die geschilderten Spaltöffnungen vor den gewöhnlichen in dieser Hinsicht nichts voraus. Ich möchte daher die biologische Bedeutung des in Rede stehenden Spaltöffnungsbaues wo anders suchen und glaube, dass es sich hier um eine Schutzeinrichtung gegen die capillare Verstopfung der Spalten mit Wasser handelt. Dass die Stomata der Schwimmpflanzen

[1]) Vgl. Schwendener, l. c, p. 858.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0106-7

dieser Gefahr besonders ausgesetzt sind, ist ja selbstverständlich. Andererseits kann zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Cuticularleisten das Wasser blos in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dasselbe wird sehr leicht platzen, oder auch bald durch Verdunstung verschwinden.

Bei den Landpflanzen kann die kapillare Verstopfung der Stomata nur auf indirekte Weise, durch die Art ihrer Vertheilung, durch Wachs- und Haarüberzüge verhütet werden[1]), da sich die Ausbildung von Vor- und Hinterhöfen und analog wirkenden Hohlräumen wegen der Transpirationsverhältnisse als nothwendiger erwiesen hat, als ein direkter Schutz gegen kapillare Verstopfung der Spalten. Bei den Schwimmpflanzen dagegen sind jene Hohlräume als Mittel zur Herabsetzung der Transpiration überflüssig, die Ausbildung der Spalten konnte unmittelbar mit Rücksicht auf den doppelt nothwendigen Schutz gegen kapillare Verstopfung erfolgen. In diesem Sinne übten also auch die Transpirationsverhältnisse einen allerdings nur indirekten Einfluss auf den anatomischen Bau der Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen aus.

Ich brauche kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass ich den vorstehenden Erklärungsversuch nur mit aller Reserve mittheile.

Wir haben jetzt noch den anatomischen Bau der Spaltöffnungen von *Salvinia natans* und *Azolla caroliniana* zu besprechen, deren Gesammtform in der Flächenansicht von Strasburger[2]) und von de Bary[3]) als unregelmässig drei- bis viereckig angegeben wird. Hinsichtlich der *Salvinia natans* trifft aber diese Angabe ebenso nur halb zu, wie meine frühere Mittheilung betreffs der Wasserlinsen. Die ziemlich tief eingesenkten Spaltöffnungen erscheinen allerdings, wenn man auf die Ansatzlinien der Aussenwände einstellt, von drei- bis viereckiger Umrissform (Fig. 11, 12). Bei tieferer Einstellung dagegen sieht man, dass die inneren (resp. unteren Wandansätze) einen sehr zarten breit elliptischen Contour bilden; zum mindesten sind die scharfen

---

[1]) Vgl. Francis Darwin, On the relation between the „Bloom" on leaves and the distribution of the stomata, Linnean Society's Journal, Vol. XXII. Ref. im bot. Centralblatt 1887, p. 67.

[2]) Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, V. Bd. Taf. 36; derselbe, Ueber *Azolla*, Jena 1873, p. 34, 35.

[3]) Vgl. Anatomie, p. 37.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0107-3

Ecken bedeutend abgerundet. Was die Querschnittsform des Apparates betrifft, so verweise ich auf die Abbildung (Fig. 13), aus welcher hervorgeht, dass die Schliesszellen ringsum zartwandig erscheinen (am dünnsten sind die Bauchwände), dass die äusseren und inneren Cuticularleisten gar nicht, oder höchstens ganz rudimentär entwickelt sind, und dass der Porus an allen Stellen annähernd gleich weit ist.

Auch bei *Azolla caroliniana* sind die Spaltöffnungen eingesenkt, wenn auch weniger stark, als bei *Salvinia natans*. Durch ihre unregelmässig drei- bis fünfseitige Umrissform, sowie durch die zur Richtung der Scheidewände der Schliesszellen rechtwinkelige Stellung der Spalte zeichnen sich die Stomata der *Azollen* vor allen anderen Spaltöffnungen aus. Bereits Mettenius[1]) hat gefunden, dass die äusserst zarte Querwand, welche die beiden Schliesszellen trennt, bisweilen aufgelöst wird, eine Angabe, welche von Strasburger (l. c. p. 35) bestritten wird. Ich habe mich dagegen bei *Azolla caroliniana* von der Richtigkeit der Behauptung Mettenius' überzeugen können. Bei einer grossen Anzahl von Spaltöffnungen wird thatsächlich die Scheidewand zwischen den Schliesszellen theilweise resorbirt. Oft sind es nur kleine circumscripte Wandpartien, welche aufgelöst werden, so dass die Wandung siebartig durchlöchert erscheint (Fig. 15); häufig verschwinden auch grössere Wandungstheile, wobei die Resorption stets von der Spalte aus gegen den Rand zu vorschreitet (Fig. 14); bisweilen bleiben auf diese Weise nur kleine Membranreste übrig, welche vom Rand des Apparates aus leistenförmig nach innen vorspringen (Fig. 16). Nur selten kommt es vor, dass die Scheidewand auf beiden Seiten der Spalte vollständig gelöst wird, — ein Fall, welcher wie ich an einem anderen Orte[2]) gezeigt habe, bei den Spaltöffnungen der *Funariaceen*kapsel die Regel bildet.

Auf dem Querschnitte sieht man, dass die Wandungen der Schliesszellen ringsum gleichmässig zart und unverdickt sind (Fig. 17). Cuticularleisten fehlen vollständig. Der Spaltenverschluss wird durch die sich vorwölbenden Bauchwände bewirkt.

Es muss anfänglich auffallen, dass bei so ausgesprochenen und offenbar sehr alten Schwimmpflanzen, wie *Salvinia* und

[1]) *Azolla nilotica*. Seorsum impressa ex Dr. Th. Kotschy Plantis Tinneanis, 1. u. 2. Spalte. Ich zitire hier nach Strasburger.

[2]) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. XVII. Bd. p. 461 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0108-8

Azolla es sind, die Spaltöffnungen nach einem ganz anderen Typus gebaut sind, wie bei den meisten phanerogamen Schwimmpflanzen. Auf Grund unserer obigen Annahme, wonach der besprochene charakteristische Bau der Schliesszellen als eine Schutzeinrichtung gegen kapillare Verstopfung mit Wasser aufgefasst werden kann, gelangen wir aber zu einer befriedigenden Erklärung dieses abweichenden Verhaltens. Bei *Salvinia* sowol wie bei *Azolla* sind nämlich andere und sehr ausgiebige Schutzeinrichtungen vorhanden, welche die Benetzung des ganzen Laubes und mithin auch der mehr oder minder eingesenkten Spaltöffnungen ausserordentlich erschweren. Bei *Salvinia natans* sind die Schwimmblätter mit zahlreichen, schiefreihigen Wärzchen besezt, welche Haarbüschel tragen und die Benetzung verhindern. Bei *Azolla* wachsen zahlreiche Epidermiszellen, wie Strasburger (l. c. p. 32—35) näher ausgeführt hat, zu papillenartigen ein- oder zweizelligen Haaren aus, welche schräg gegen den Scheitel zu wachsen. Mit Rücksicht auf die zweifellose Funktion dieser Haare als Schutzmittel gegen Benetzung ist es interessant, dass, wie Strasburger angiebt, die Spaltöffnungen meist scheitelwärts vor je einem Haare stehen, „das bei *Azolla filiculoides* vorspringend sie oft papillenartig überragt." Die kapillare Verstopfung der Spaltöffnungen muss so doppelt erschwert sein.

Zum Schlusse wende ich mich jetzt der Frage nach der Beweglichkeit der Schliesszellen zu. In dieser Hinsicht ist zunächst hervorzuheben, dass bei keiner der untersuchten Schwimmpflanzen die Fähigkeit zur Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen von Anfang an vollkommen fehlt. Selbst bei den am abweichendsten gebauten, drei- bis fünfeckigen Spaltöffnungsapparaten von *Azolla caroliniana* können die Spalten, deren Weite im offenen Zustande allerdings blos 3—4 μ beträgt, vollständig geschlossen werden. Andererseits ist es aber auch zweifellos, dass bei den Schwimmpflanzen die Verschlussfähigkeit der Spaltöffnungen früher und häufiger verloren geht, als bei den Landpflanzen. Man findet häufig an noch jungen, eben ausgewachsenen Blättern die Beweglichkeit der Schliesszellen bei Zusatz wasserentziehender Mittel beträchtlich verringert, so dass blos eine Verengerung der Spalte möglich ist. Wie bereits Leitgeb (l. c. p. 171) hervorhebt findet man allerdings „auch bei den verschiedensten Landpflanzen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0109-7

an älteren Blättern unter zahlreichen beweglichen Apparaten auch solche, wo die Spalten nach Aufhebung des Turgors der Schliesszellen nicht zum vollen Verschluss kommen," allein ebenderselbe Forscher hebt gleich darauf ausdrücklich hervor, dass diese Erscheinung bei den Landpflanzen nicht so häufig und regelmässig eintritt, wie bei den Wasserpflanzen.

Bei *Lemna minor* fand ich an ausgewachsenen Sprossen die Beweglichkeit der Schliesszellen so gut wie ganz erloschen. Die Weite der eigentlichen Spalte (zwischen den Cuticularleisten) betrug 2—4 μ; einzelne Spaltöffnungen waren vollständig geschlossen. Nach Zusatz von Glycerin oder alkohol. Jodlösung blieb die Spaltweite dieselbe, ebenso auch an angeschnittenen Apparaten. Bei *Limnocharis nymphoides* (wie bei den übrigen *Hydrocharideen*) wird am vollständig ausgewachsenen Blatte die Mehrzahl der Spaltöffnungen nach Glycerinzusatz so weit geschlossen, dass die Cuticularleisten sich nahezu oder ganz berühren. Die Weite des Porus beträgt dann noch immer 7—9 μ. Häufig ist aber der Verschluss ein unvollständiger, indem ein offener Spalt von 1—3, bisweilen sogar 4 μ Breite übrig bleibt. In letzterem Falle ist die Krümmungsfähigkeit der Schliesszellen auf ein Minimum beschränkt. Aehnlich verhalten sich nach Leitgeb's Beobachtungen, welche ich zu bestätigen habe, die Spaltöffnungen der *Nymphaeaceen*; die Beweglichkeit der Schliesszellen nimmt hier noch rascher ab, als wie bei den *Hydrocharideen*. An älteren Blättern tritt nach Glycerinzusatz eine kaum konstatirbare Spaltenverengerung ein.

Bei *Salvinia natans* werden die Spalten bereits an noch jungen Blättern der Mehrzahl nach blos verengert, wenn der Turgor der Schliesszellen aufgehoben wird. So waren z. B. an einem noch unausgewachsenen, zusammgefalteten Schwimmblatt, dessen Oberseite mit der Atmosphäre bereits in Berührung stand, die meisten Spaltöffnungen noch nicht ganz entwickelt. Einzelne aber waren bereits vollkommen ausgebildet und zeigten die Spalten weit geöffnet. Nach Glycerinzusatz verengten sich dieselben, schlossen sich aber nicht vollständig. Die Spaltöffnungen des jüngsten der bereits ausgewachsenen Laubblattpaare verengerten sich nach Glycerinzusatz von 7—8 μ auf durchschnittlich 4—5 μ. Einige zeigten gar keine Verengerung ihrer Spalten und nur wenige schlossen sich vollständig.

Nach dem Vorstehenden ist also die ganz allgemein ge-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0110-8

haltene Behauptung Kohl's, dass die meisten Wasserpflanzen „vollkommen bewegliche Spaltöffnungen" besitzen, unrichtig. Bei den Schwimmpflanzen wenigstens ist diese „Beweglichkeit", resp. die Krümmungsfähigkeit der Schliesszellen, entschieden geringer als bei den Landpflanzen, so dass die eingangs erwähnte Schlussfolgerung, wenn auch nicht in jenem Umfange, wie ich früher anzunehmen geneigt war, sich als richtig erweist.

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel II.)

Fig. 1. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Lemna minor*. Vergr. 1100.

„ 2. Oberflächenansicht einer Spaltöffnung von *Lemna minor*. Der Spalt zwischen den Cuticularleisten dunkel. Vergr. 800.

„ 3. u. 4. Spaltöffnungen von *Potamogeton natans*. In Fig. 3 erfolgte der Spaltenverschluss vermittelst der inneren Cuticularleisten. Vergr. 900.

„ 5. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Trapa natans*.

„ 6. u. 7. Spaltöffnungen von *Trianea bogotensis*. Vergr. 650.

„ 8. Querschnitt durch eine Spaltöffnung der Laubblattoberseite von *Clivia nobilis*. Rechts und links von den inneren, hörnchenförmigen Cuticularleisten das „innere Hautgelenk." Vergr. 570.

„ 9. Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Laubblattes von *Tillandsia zonata*. Das innere Hautgelenk wird von den zarten Innenwänden der Nebenzellen gebildet. Vergr. 550.

„ 10. Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Laubblattes von *Hartwegia comosa*. Vergr. 650.

„ 11. u. 12. Spaltöffnungen von *Salvinia natans* in der Flächenansicht. Vergr. 700 u. 500.

„ 13. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Salvinia natans*. Vergr. 700.

„ 14, 15 u. 16. Spaltöffnungen von *Azolla caroliniana* in der Flächenansicht. Die Scheidewände zwischen den Schliesszellen sind in Fig. 14 u. 15 theilweise, in Fig. 16 fast vollständig resorbirt. Vergr. 610.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0111-4

haltene Behauptung Kohl's, dass die meisten Wasserpflanzen „vollkommen bewegliche Spaltöffnungen" besitzen, unrichtig. Bei den Schwimmpflanzen wenigstens ist diese „Beweglichkeit", resp. die Krümmungsfähigkeit der Schliesszellen, entschieden geringer als bei den Landpflanzen, so dass die eingangs erwähnte Schlussfolgerung, wenn auch nicht in jenem Umfange, wie ich früher anzunehmen geneigt war, sich als richtig erweist.

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel II.)

Fig. 1. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Lemna minor*. Vergr. 1100.

„ 2. Oberflächenansicht einer Spaltöffnung von *Lemna minor*. Der Spalt zwischen den Cuticularleisten dunkel. Vergr. 800.

„ 3. u. 4. Spaltöffnungen von *Potamogeton natans*. In Fig. 3 erfolgte der Spaltenverschluss vermittelst der inneren Cuticularleisten. Vergr. 900.

„ 5. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Trapa natans*.

„ 6. u. 7. Spaltöffnungen von *Trianea bogotensis*. Vergr. 650.

„ 8. Querschnitt durch eine Spaltöffnung der Laubblattoberseite von *Clivia nobilis*. Rechts und links von den inneren, hörnchenförmigen Cuticularleisten das „innere Hautgelenk." Vergr. 570.

„ 9. Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Laubblattes von *Tillandsia zonata*. Das innere Hautgelenk wird von den zarten Innenwänden der Nebenzellen gebildet. Vergr. 550.

„ 10. Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Laubblattes von *Hartwegia comosa*. Vergr. 650.

„ 11. u. 12. Spaltöffnungen von *Salvinia natans* in der Flächenansicht. Vergr. 700 u. 500.

„ 13. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Salvinia natans*. Vergr. 700.

„ 14, 15 u. 16. Spaltöffnungen von *Azolla caroliniana* in der Flächenansicht. Die Scheidewände zwischen den Schliesszellen sind in Fig. 14 u. 15 theilweise, in Fig. 16 fast vollständig resorbirt. Vergr. 610.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0111-4

Fig. 17. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Azolla caroliniana.* Vergr. 650.

„ 18. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Hydrocharis morsus ranae.* Vergr. 1000.

„ 19. Desgleichen ven *Limnocharis nymphoides.* Vergr. 850.

„ 20. Querschnitt durch eine ältere Spaltöffnung von *Nymphaea alba.* Vergr. 800.

„ 21. Querschnitt durch eine Spaltöffnung non *Nuphar luteum.* Vergr. 830.

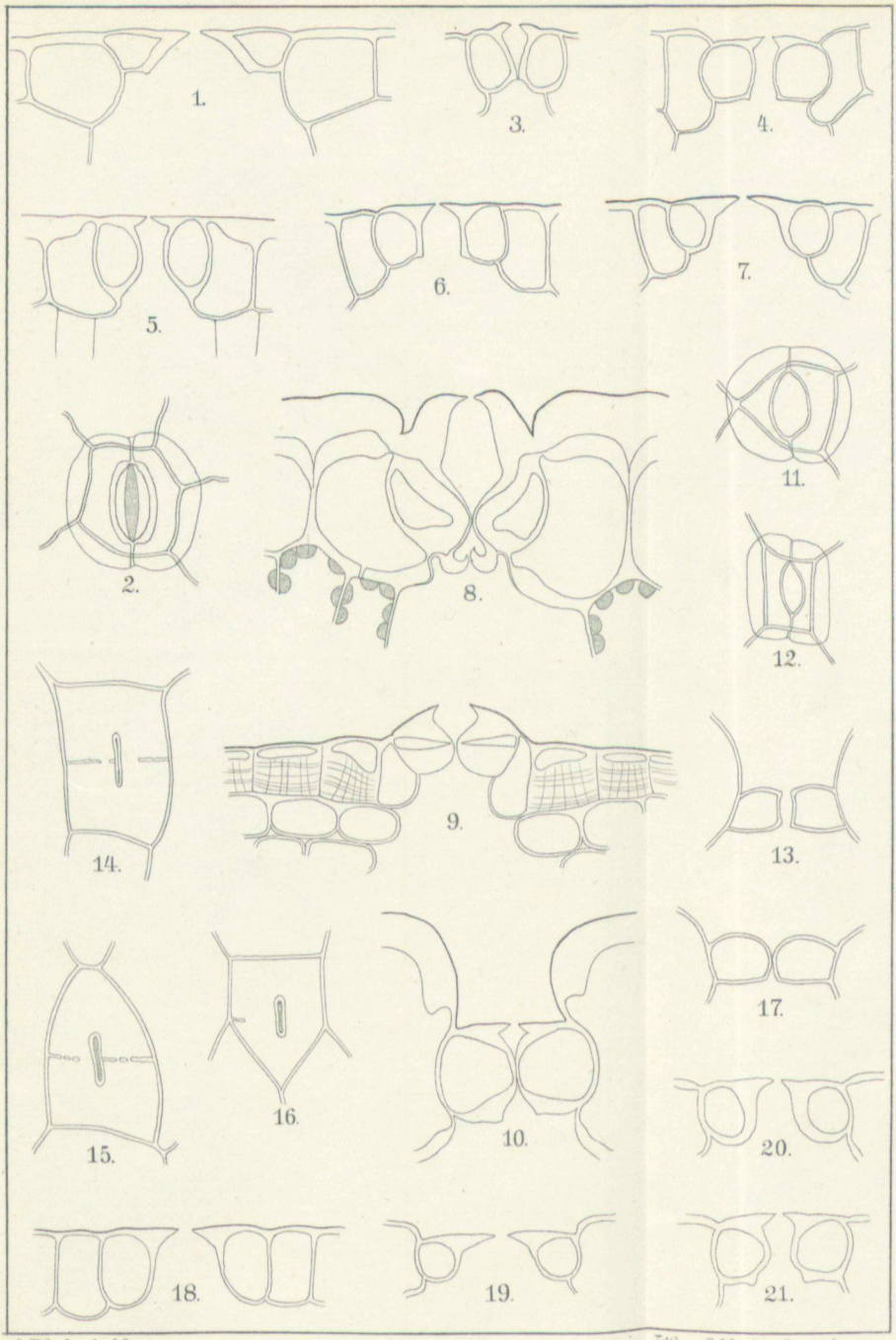
Literatur.

E. Heinricher: Die Eiweissschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente der Rhonadinen-Reihe. — Aus den Mittheilungen des bot. Inst. zu Graz. Bd. I. 1886.

Unter den Gewebeelementen, welche das Interesse des Anatomen sowohl als auch des Physiologen in gleicher Weise in Anspruch nehmen, gebührt ohne Zweifel den vorwiegend Eiweisstoffe führenden Zellen einer der ersten Plätze. Denn hier handelt es sich zum Theil um Fragen, auf die wir von den bisherigen Forschungen, so werthvoll sie auch sein mögen, entweder gar keine oder doch nur sehr unbefriedigende Antworten erhalten haben. Es kann darum jeder, der auf diesem Gebiete nach dieser oder jener Seite hin Aufklärung zu schaffen sucht, von vornherein auf die Beachtung und Anerkennung der Fachgenossen rechnen.

Heinricher's Verdienst ist es, bei den *Cruciferen* eigenthümliche, vorwiegend Eiweiss führende Schlauchzellen nicht nur zuerst aufgefunden, sondern dieselben auch nach den verschiedensten Richtungen hin eingehend studirt zu haben. Er ist zu dem, auf den ersten Blick überraschenden Resultat gekommen, dass Eiweissschläuche als ein den meisten *Cruciferen* zukommendes histologisches Moment zu betrachten sind. Denn „sämmtliche 21 Tribus der *Cruciferen*, vertreten durch 40 Gattungen, und einige Gattungen durch mehrere Species, wurden untersucht und in Gattungen von 18 Tribus Eiweissschläuche aufgefunden." — Selbstverständlich können wir an diesem Orte nicht auf die ausführlichen anatomischen Untersuchungen des

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0112-9



G. Haberlandt, del. Lith. v. C. Matthes, Regensburg.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0587-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: 70

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Friedrich

Artikel/Article: Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates 97-110