# FLORA.

## 70. Jahrgang.

No. 30. Regensburg, 21. Oktober 1887.

**Inhalt.** E. Immich: Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. (Schluss.) — Eggerth jun.: Nachtrag zur Lichenenflora von Corfu. — Anzeige.

## Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen.

Von **E. Immich.**

(Schluss.)

Es ist klar, dass die, sich weiter und weiter ausdehnend en Membranverstärkungen einen verhältnismässig bedeutenden Raum in Anspruch nehmen, und da derselbe nur auf Kosten des Zellinnern geschaffen werden kann, so leuchtet ferner ein, dass, je nachdem sich unsere Mittelwand an den bezeichneten Stellen verdickt, dort das Lumen derselben notwendigerweise verringert werden muss. Dadurch aber erscheinen auch die beiden Schliesszellen, welche vordem dicht nebeneinander standen, aus ihrer parallelen Richtung verdrängt in einem gewissen Winkel zu einander gestellt, dessen Scheitel unterhalb der Zellen, in der Atemhöhle liegen würde.

Haben sich die Schichtenbildungen bis jetzt ausschliesslich auf die Lamelle selbst erstreckt, so werden nunmehr auch die benachbarten oberen und unteren Wandungen der Schliesszellen in Mitleidenschaft gezogen und zwar in der Art, dass die



Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0469-7

Verdickungen an den, der Membran zunächst liegenden Teilen beginnt und sich langsam nach den hinteren Partieen hinzieht, wie dies unsere Skizze (Fig. III) veranschaulicht. Die dadurch entstandenen bogenförmigen Grenzlinien heben sich, da die Schichtungsmasse das Licht annähernd ebenso stark bricht, wie das Zellplasma, nur undeutlich von diesem ab und es empfielt sich deshalb färbende Substanzen, wie Eosin oder Methylblau anzuwenden, will man klare und diskutierbare Bilder erhalten. Dadurch treten jene Bogenlinien wesentlich schärfer hervor und lassen nunmehr ihren Verlauf innerhalb der Schliesszellen ohne grosse Mühe verfolgen. Wir sehen, dass, nachdem der Verdickungsprocess sein Ende erreicht, an den Stellen, wo die Ober- und Unterwände der beiden Zellen mit jener Mittelwand zusammentreffen, die Membranverstärkungen ein Maximum aufweisen. Hier sind dieselben nicht selten so kräftig entwickelt, dass sie fast die Hälfte des ehemaligen Zelllumens einnehmen, hin und wieder sogar bis dicht an den Kern herantreten. Nach den Hinterwänden und der Mitte der Wand nehmen sie gleichmässig ab: letztere Teile lassen keinerlei Veränderungen erkennen, sind vielmehr in ihrem ursprünglichen Zustand verblieben.

Schliesslich geht der Entwicklungsprocess zur Bildung der Spalte über. Dieselbe zeigt sich zunächst als minimaler, kaum bemerkbarer Riss, welcher den oberen verdickten Teil der Mittelwand in der Richtung ihrer Längsaxe durchsetzt und, wie aus seiner dunklen Färbung hervorgeht, mit Luft angefüllt ist. In kurzer Zeit gewinnt er zusehends an Grösse, schreitet zunächst tiefer nach unten, bis fast zur Mitte der Wand fort, dehnt sich dann in die Breite, wodurch endlich jene Höhlung entsteht, deren Flächenansicht wir in Figur IV wiedergegeben haben. Damit ist denn die Spalte und der spätere Vorhof angelegt.

Auf welche Weise jene Bildung vor sich geht, konnte mit Sicherheit nicht festgestellt werden. Dass die Entstehung der Spalte auf eine teilweise Resorption von Cellulosesubstanz zurückzuführen sei, dürfte kaum annehmbar erscheinen, und wiewohl die respectiven Wände an den Stellen, wo die beiden grössten Durchmesser der Höhlung liegen, um etwas ausgebuchtet oder besser ausgehöhlt sind, so möchte sich darin vielleicht eher eine durch mechanische Momente bedingte Veränderung, wie eine partielle Verringerung der Membrandicke ausdrücken.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0470-8

Die Spalte ist, wie bemerkt, mit Luft gefüllt, und jedenfalls wird es diese Luftansammlung gewesen sein, durch welche Nägeli zu jener, im einleitenden Teil unserer Arbeit erwähnten Ansicht veranlasst wurde: dass nämlich der Vorhof lediglich einer „zwischen den Schliesszellen abgeschiedenen Luftblase" seine Entstehung verdanke. Wir halten eine derartige Erklärung schon aus einfachen mechanischen Gründen nicht wohl für möglich, denn es erscheint zum mindesten fraglich, ob ein so minimales Bläschen, selbst wenn es sich in grösserer Spannung befindet, die Kraft besitzt, eine Wand von immerhin bedeutender Dicke und noch dazu aus sehr widerstandsfähigem Stoff aufgebaut, in so gleichmässiger Weise auseinander zu pressen. Aus allen unseren Beobachtungen müssen wir den Schluss ziehen, dass jenes Bläschen erst später, nachdem die Spalte bereits angelegt, hinzutritt, denn ehe letztere nicht vorhanden ist, kann eine Luftansammlung überhaupt nicht stattfinden. Ob nun diese Luft bei der ferneren Heranbildung des Vorhofs jene ihr von Nägeli beigemessene Rolle spielt, wollen wir dahin gestellt sein lassen, jedenfalls aber müssen wir eine Annahme, nach welcher jene abgeschiedene Luftblase die Ursache der Spaltenbildung sein soll, in aller Form von der Hand weisen. Der Causalnexus dürfte im Gegentheil gerade umgekehrt aufzufassen sein.

Durch das Auftreten des Vorhofes und der damit verbundenen, weiter und weiter fortschreitenden Spaltung des oberen Teils der Mittelwand, sind natürlich bereits auch die an dieser Stelle liegenden Partieen der Schliesszellen von einander, und zwar um die Weite der zwischen ihnen befindlichen Höhlung, getrennt. Nur dort, wo im vollkommen ausgebildeten Stadium die beiden Cuticularleisten sitzen, bemerken wir noch eine zarte bogenförmige oder auch geradlinige Membran, welche den Vorhof nach Art einer Brücke überwölbt, der äusseren Luft somit vorläufig den direkten Zutritt verwehrt.

Soll die soweit fertige junge Spaltöffnung in Function treten, so leuchtet ein, dass zunächst jenes feine Häutchen mit sammt der darüberliegenden Cuticula entfernt werden muss, ehe die Möglichkeit einer, den Bedürfnissen der Pflanze entsprechenden Durchlüftung gegeben ist.

Es geschieht dies und zwar vermuthlich durch einfaches Zerreissen der trennenden Membran, wofür auch der Umstand spricht, dass an den, durch Zerstörung letzterer gebildeten



Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0471-4

Cuticularleisten nicht selten lose anhaftende Stückchen der früheren Verbindungswand zu erkennen sind, welche in der, das Präparat umgebenden Flüssigkeit hin und her flottieren und zumeist schon durch leisen Druck auf das darüber liegende Deckgläschen entfernen lassen, besonders wenn sich der Apparat in der Offenstellung befindet.

Hand in Hand mit diesen Vorgängen am oberen Teil der Spaltöffnung geht ein ähnlicher Process in dem Basalstück der Mittelwand. Der zunächst feine Schlitz, welcher sich in den unteren, ebenfalls stark verdickten Partieen derselben zeigt, verbreitert sich zusehends, dringt keilförmig in diese ein, bis er die Höhe des Vorhofes erreicht hat, damit klaffen die Schliesszellen gänzlich auseinander, und die nunmehr vollkommen ausgebildete Spaltöffnung ist fähig, ihren physiologischen Zwecken zu genügen.

Es erübrigt schliesslich noch einige Bemerkungen hinsichtlich der Bildung der sogenannten Atemhöhle hinzuzufügen. Wir haben oben bereits gesehen, dass die junge Mutterzelle nicht ganz bis zu dem darunterliegenden Palissadenparenchym hinabreicht, vielmehr zwischen sich und diesem einen kleinen Raum frei lässt; der oben und unten also von der Mutterzelle und dem Palissadengewebe, an den Seiten jedoch von den beiden benachbarten Epidermiselementen begrenzt wird.

Bei dem späteren energischen Wachstum der Spaltöffnungen erfahren zunächst die nebenliegenden Oberhautzellen eine grössere oder geringere Lagenveränderung, sie werden zur Seite gedrängt, und damit fast gleichzeitig erleiden auch die mit den Epidermiszellen zusammenhängenden Palissaden eine beträchtliche Verschiebung. In demselben Masse nämlich, wie jene durch die sich entwickelnde Spaltöffnung auseinander gepresst werden, treten auch diese, in folge ihres Zusammenhangs mit den Epidermiszellen, aus ihrer anfangs parallelen Stellung zurück, stellen sich in einem bestimmten Winkel zueinander, buchten ihre Innenwände um etwas ein und bilden so schliesslich unsere Atemhöhle, die, wie sich von selbst ergiebt, um so grösser sein wird, je weiter die Palissaden aus ihrer ursprünglichen Lage verrückt worden sind.

Hiermit haben wir den ersten, relativ einfachsten Fall einer Spaltöffnungsentwicklung dargelegt und unseren Beobachtungen gemäss specieller beschrieben. Eine grosse Reihe von Pflanzen, wir dürfen ohne Uebertreibung sagen, die grösste Mehrzahl

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0472-0

derselben, alle diejenigen, bei denen die Spaltöffnungen direkt an der Oberfläche liegen, und keine Veränderung ihrer Lage erfahren, bilden ihre Durchlüftungsapparate in der soeben erläuterten Weise.

Nun treffen wir aber, namentlich häufig bei immergrünen Blättern, noch eine zweite Art von Stomata an, welche, als sogenannte eingesenkte allen Phytotomen wohl bekannt, unterhalb des Niveau's der Epidermiszellen und zwischen diesen gewissermassen eingebettet liegen.

Es finden sich derartige Modificationen bekanntlich zumeist bei Gewächsen, welche zu verschiedenen Zeiten des Jahres andauernder Trockenheit ausgesetzt sind (wie z. B. unsere *Coniferen*) und wenn wir letzteren Umstand beachten, so erscheint es leicht begreiflich, dass die ganze Einrichtung der eingesenkten Spaltöffnungen nichts weiter wie eine Schutzvorrichtung gegen zu lebhafte Verdunstung und einem daraus resultierenden Wassermangel innerhalb der Gewebe vorstellt. In der Tat haben auch genauere Beobachtungen nachgewiesen, dass viele Pflanzen, welche an wasserarmen Stellen vegetieren, ihre Transpirationsgrösse durch derartige eingebettete Stomata um ein ganz beträchtliches herabsetzen. Dass, wenn derartige Vorkehrungen getroffen werden, die Ausbildung der Spaltöffnungen eine, von der obenbeschriebenen, im wesentlichen abweichende sein muss, liegt auf der Hand. Worin diese Abänderungen gipfeln, werden wir bei der im folgenden zu behandelnden Entwicklung derartiger vertiefter Spaltöffnungen näher auseinanderzusetzen haben.

Es sei zur ersten allgemeinen Verständigung das Beispiel von *Allium cepa* gewählt.

Bringen wir ein sauber abgelöstes Stück der Oberhaut eines möglichst jungen Blattes dieser Pflanze in das Gesichtsfeld des Mikroscops, so zeigen sich uns, wie im vorhergehenden Fall, neben grossen, hier langgestreckten Epidermiszellen, kleinere, viereckige oder rundliche Formen, die bekannten Mutterzellen, deren Entstehung jedoch, beiläufig bemerkt, eine von der *Coniferen*-Mutterzelle wesentlich verschiedene ist (cf. pag. 11).

Dieselben liegen vorläufig in einer Ebene mit der übrigen Oberhaut und machen ganz den Eindruck kleiner Epidermiselemente. Ein zweiter, von einem etwas entwickelteren Blatte entnommener Flächenschnitt weist hingegen nichts mehr von jenen Spaltöffnungsanlagen auf, lässt vielmehr überall da, wo letztere vermutungsweise liegen müssen, eine dunkle, viereckige

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0473-6

Fläche bemerken, welche sich bei genauerer Betrachtung als ein mit Luft erfüllter Hohlraum verrät.

Auf den ersten Blick erscheint es fast, als ob an jeder dieser dunklen Stellen eine Zelle ausgefallen sei, stellen wir jedoch das Mikroscop um ein geringes tiefer, so geben sich uns die undeutlichen, verschwommenen Umrisse eines Gebildes zu erkennen, in dem wir, nach Entfernung der Luft (was am einfachsten durch gelindes Erwärmen des Objectträges geschieht) eine Mutterzelle erblicken.

Weit schöner und vor allem deutlicher lässt sich dieser Process jedoch auf Querschnitten studieren, die in folge der leichten Präparierbarkeit des Materials ohne grosse Mühe zu erhalten sind.

Wir beobachten in erster Linie die allen jungen Blättern eigentümlichen Erscheinungen: ein zum grossen Teil noch meristematischer Zustand der inneren Gewebepartieen, hin und wieder von Andeutungen späterer Ring- und Spiralgefässe unterbrochen, das Ganze von einer ziemlich unregelmässig ausgebildeten Epidermis umschlossen. Letztere besteht vorläufig aus dünnwandigen, plasmareichen Zellen, die an bestimmten Stellen von kleineren, etwas anders gestalteten Elementen durchsetzt erscheinen. Dieselben haben ungefähr das Aussehen einer Glocke und sind in der Querschnittsansicht von derselben Grösse, vielleicht nur um einiges schmaler, wie die benachbarten Oberhautzellen. Nunmehr finden an jenen glockenförmigen Gebilden, den jungen Spaltöffnungen, die im vorigen auseinandergesetzten Veränderungen statt. Es formulirt sich zunächst die Mittelwand, welche hier anfangs ebenfalls als einfaches Häutchen erscheint, dann folgen die Wandverdickungen, darauf die Spalte, die sich schliesslich zum Vorhof verbreitert. — Bei allen diesen Vorgängen wächst die Mutterzelle selbst nur verhältnismässig wenig, sie dehnt sich etwas in die Breite und schiebt sich dadurch unter die nebenliegenden Epidermiszellen. Nachdem jedoch die Spaltöffnung im wesentlichen ausgebildet, beginnen jene sich schnell zu vergrössern, sie wachsen mächtig heran, so dass sie die Spaltöffnung bald überragen, darauf verdicken sich ihre Wandungen in zumeist colossaler Weise (vielleicht ist es auch nur eine Quellungserscheinung), dann wölben sich letztere über den Spaltöffnungsapparat zusammen, wodurch endlich eine Art zweiter Vorhof entsteht, der verschiedenartig gestaltet sein kann, im allgemeinen jedoch einem Trichter ähnlich sieht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0474-2

Nachdem das ganze Organ seine definitive Gestalt und Grösse erreicht hat, und damit auch der Verdickungsprocess der Epidermiszellen zum Abschluss gekommen ist, bemerken wir, dass die Wandungen letzterer überall gleich stark ausgebildet sind: nur an zwei Stellen, da nämlich, wo sie mit den respectiven Schliesszellen (oben und unten) zusammentreffen, zeigt sich je eine dünnere Partie, welche gänzlich unverstärkt bleibt und so gewissermassen eine Art Hautgelenk bildet, in welchem sich die Schliesszellen leicht hin und her bewegen können. (Fig. V.) Begreiflicherweise würde dies nicht möglich sein, wären die Epidermiswände überall gleichmässig verdickt, zum mindesten möchte die Beweglichkeit des ganzen Apparates sehr erschwert und dadurch auf ein, für die Durchlüftung des Blattes ungenügendes Minimum herabgesetzt werden.

Wenn wir in aller Strenge verfahren wollen, so haben wir es im vorliegenden Falle mit einem eigentlichen Einsenkungsprocess, bei dem die junge Spaltöffnung selbst zur Veränderung ihrer Lage beiträgt (cf. unten: *Coniferen*), nicht zu tun. Die Mutterzelle bleibt, abgesehen vielleicht von unwesentlichen Verschiebungen, welche mit der Bildung der Wandverdickungen Hand in Hand gehe, genau in der Stellung, die sie a priori einnahm; sie sinkt keineswegs tiefer in das unter der Epidermis liegende Gewebe ein, sitzt demselben vielmehr wie zu Anfang des Processes auf, und nur in folge eines energischen Wachstums und des damit verbundenen Emporrückens der benachbarten Oberhautzellen erscheint sie innerhalb dieser eingebettet, gleich als sei sie durch eigene Initiative aus ihrer früheren Oberflächenlage bis zu einer gewissen Tiefe herabgesunken, wie wir dies später in besonders schöner und instruktiver Weise bei *Coniferen*-Spaltöffnungen bemerken werden.

Die eigentlich wirksamen Faktoren bei diesem Vorgange sind jedoch unzweifelhaft jene sich stark vergrössernden Epidermiszellen: die junge Spaltöffnung selbst beteiligt sich nicht, oder doch nur in so geringfügigem Masse daran, dass von einer Aktivität ihrerseits kaum zu sprechen ist und die „Einsenkung" lediglich als Produkt einer rapiden Vergrösserung der Oberhautelemente angesehen werden muss.

Anders schon verhält es sich in dieser Hinsicht mit den Spaltöffnungen der Gräser, woselbst die Mutterzelle als solche bei dem Vertiefungsvorgang mitwirkt, wiewohl auch in diesem Falle eine, der obigen ganz analoge Thätigkeit der Epidermis

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0475-7

nicht zu verkennen ist. Das interessanteste und zugleich lehrreichste Beispiel für diese eigenartigen Erscheinungen bieten indessen, wie gesagt, die *Coniferen*, bei denen schon die charakterische Gestalt der Mutterzelle unzweideutig darauf hinweist, dass, wenigstens zum grossen Teil durch ihre Anregung der ganze Process eingeleitet und in seinen verschiedenen Phasen durchgeführt wird.

Auf letzteren Punkt wollen wir jedoch erst zum Schluss unserer Arbeit zurückkommen und vordem einige Beobachtungen, welche wir beim Studium der Entwicklung von *Gramineen*-Spaltöffnungen machten, mitteilen. Mit den sich auf der Oberfläche abspielenden Vorgängen sind wir bereits im wesentlichen vertraut. Wir wissen, dass sich die Mutterzelle zunächst als kleines, rundliches Zellchen zeigt und schon frühzeitig von jenen ovalen „Nebenzellen" begleitet wird, welche letztere, zunächst etwas kleiner wie die eigentliche Mutterzelle, später beträchtlich heranwachsen, und diese ganz umschliessen.

Was wir auf der Oberfläche bemerken, lässt sich auch auf Querschnittsansichten feststellen. Es zeigt sich uns in erster Linie die einfache Mutterzelle, ohne jene ihr eigentümlichen Begleiterinnen. Sie erscheint von geringeren Breitendimensionen, wie die anliegenden Epidermiselemente, hat jedoch vorläufig dieselbe Länge und ist nicht selten an ihren Seitenwänden etwas eingebuchtet. Zumeist nun finden sich an dem Präparat, welches dieses erste Stadium aufweist, Mutterzellen in Begleitung jener characteristischen Nebenzellen, denen man deutlich ansieht, dass sie secundäre Teilungsprodukte der grösseren Oberhautelemente repräsentieren.

Die drei Zellen liegen vorläufig dicht nebeneinander und überdies im Niveau der Epidermis; die mittlere von ihnen (die eigentliche Spaltöffnungsanlage) führt wiederum schaumiges, feinkörniges Plasma, in dem ein verhältnismässig grosser, blassgelber Kern liegt, wohingegen die zur Seite stehenden heller durchsichtiger erscheinen und im allgemeinen, abgesehen von ihren geringeren Dimensionen den Epidermiszellen gleichen.

Während sich nun die junge Spaltöffnung zur Bildung der Mittelwand anschickt und jene Nebenzellen, ohne ihre Form wesentlich zu verändern, eine etwas geneigte Lage gegen erstere annehmen, erfahren die übrigen, besonders jene beiden, ihnen benachbarten Oberhautelemente eine bedeutende Volumenvergrösserung, ganz ähnlich wie im vorigen Fall, nur dass sie

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0476-3

sich hier nicht allein nach oben, vielmehr auch nach unten hin strecken, nicht selten sogar um etwas in das Palissadenparenchym eindringen, wodurch einerseits oberhalb der Spaltöffnung die erste Andeutung eines äusseren Vorhofes entsteht, andererseits aber auch unterhalb derselben ein grösserer Hohlraum gebildet wird, über den die Spaltöffnung mit ihren Nebenzellen gleichsam schwebt. Letztere haben sich während dem dem noch mehr zur Seite geneigt und erscheinen nun derart um die Spaltöffnung gelagert, dass sie dieselbe von unten umfassen und mit ihren Innenwänden scheinbar die Stützpunkte bilden, auf denen die beiden Schliessapparate ruhen.

Nachdem im ferneren Verlaufe des Processes die Spaltöffnung ihre Wandverdickungen gebildet und den Vorhof angelegt hat, sinkt sie allmählich in den unter ihr befindlichen Raum hinab. Dadurch werden die Nebenzellen ebenfalls wesentlich aus ihrer Oberflächenstellung verschoben und nach unten gezogen, schliesslich treten sogar an den Wänden der nebenliegenden Oberhautzellen eigentümliche Verbiegungen auf (cf. Fig. IV), die augenscheinlich ebenfalls durch die centripetale Tendenz der Spaltöffnung hervorgerufen wurden.

Das Bild, welches sich uns jetzt darbietet, ist also in seinen Hauptzügen folgendes: Zunächst haben wir die beiden grossen Epidermiselemente, die im Niveau der Oberhaut liegen und keine auffallende Lagenveränderung bemerken lassen. Auf sie folgen jene kleineren Nebenzellen, deren schräge Stellung uns zu erkennen giebt, dass sie aus ihrer ursprünglichen Oberflächenlage verdrängt sind; am tiefsten ist die Spaltöffnung selbst herabgesunken; sie nähert sich mit ihren unteren Rändern fast den oberen Wandungen der Palissaden und lässt nur soviel Raum zwischen sich und diesen, dass bei der nachträglich erfolgenden Ausbildung der Atemhöhle die respectiven Palissaden sich ungehindert zur Seite biegen und jene, oben angedeutete Stellung zu einander einnehmen können.

Wenn in dem Fall von *Allium cepa* die Entstehung des äusseren Vorhofes einzig und allein durch ein rapides Wachstum der Oberhautzellen bedingt war, so sehen wir aus obigen Angaben, dass hier ein doppelter Anlass vorliegt, in sofern nämlich, als einerseits die sich vergrössernden Epidermiselemente, andererseits die herabsinkende Spaltöffnung jene Bildung hervorrufen. Wir kommen nun zu einem dritten Beispiel, unseren *Coniferen*-Spaltöffnungen, an welchen wir eine

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0477-9

neue, von den vorigen wesentlich verschiedene Erscheinung kennen lernen wollen. Hier ist es, wie wir gelegentlich bereits andeuteten, die Mutterzelle selbst, welche den Einsenkungsprocess vollzieht, die Epidermiselemente ihrerseits nehmen nicht, oder besser nur passiv daran teil.

Zunächst jedoch einige ganz allgemeine Bemerkungen über das erste Auftreten der Stomata bei dieser Familie.

Wie wir an einer grösseren Reihe von Versuchsobjekten feststellen, zeigen sich Spaltöffnungsanlagen schon in verhältnismässig frühen Entwicklungsperioden junger Nadeln. So waren sie zum Beispiel an noch in den Knospenschuppen befindlichen Trieben, welche anfangs Februar dieses Jahres gepflückt wurden, deutlich nachweisbar, gegen Ende März von *Pinus silvestris* entnommene Sprosse weisen die Mutterzellen bereits in den ersten Stadien ihrer Entwicklung auf, im Laufe des Aprils scheinen sie, wenn anders die Witterung einigermassen günstig, ihre Ausbildung zu vollenden, wenigstens sind sie, besonders am oberen Teile der jungen Nadeln vollkommen fertig, wenn diese aus ihren Hüllschuppen hervorbrechen. Den Versuch, ihr Auftreten an Samen zu constatieren, mussten wir, allzu grosser Schwierigkeiten wegen, aufgeben. Wir wollen deshalb auch hiervon ganz absehen und unsere Beobachtungen an dem bei weiten günstigeren Material, jungen Nadeln von *Pinus silvestris*, *strobus*, *Abies excelsa*, *Nordmanniana*, *Juniperus*, *Larix europaea* machen.

Wir benutzen zu diesem Behufe zunächst die leicht zu beschaffenden jungen Langtriebe von *Pinus silvestris*, entfernen in erster Linie sorgsam die Knospenschuppen und bemerken, nachdem die in regelmässigen Spiralreihen angeordneten Kurztriebe, welche an ihrem Basalteil bekanntlich nur Niederblätter, an der Spitze jedoch die eigentlichen Assimilationsorgane, je nachdem 2—5 und mehr Nadeln tragen.

Wie anzunehmen befinden sich letztere noch in sehr jugendlichem, embryonalem Zustande. Sie sind vorläufig (hauptsächlich bei *Pinus*-Arten) von einer dichten, filzartigen Hülle umgeben und müssen ebenfalls behutsam herausgelöst werden, was bei ihrer Kleinheit am besten mit Hilfe einer Lupe geschieht. An Trieben, die im März gesammelt worden waren, hatten die Nadeln kaum 1 mm. Länge und bezeigten sich überdies von so weicher Consistenz, dass selbst die Anwendung von Hollundermark beim Schneiden nur selten annehmbare Präparate gab.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0478-5

Wir beschäftigen uns vorläufig mit Oberflächenansichten und bemerken als erste Andeutung späterer Spaltöffnungen länglich runde Zellen, welche, in schnurgeraden Reihen angeordnet, anfangs ziemlich nahe beisammen liegen. Jede dieser Zellen ist von vier, fünf oder auch mehr Oberhautelementen umlagert.

Die reihenweise Anordnung der jungen Spaltöffnungen erleichtert in diesem Falle das Studium ihrer Entwicklung ganz wesentlich. Wir können auf einem solchen Oberflächenschnitt, in den neben einander liegenden Entwicklungsstadien verschiedener Mutterzellen, den Entwicklungsgang der einzelnen Zelle sich abspiegeln sehen: es ist dies ein Kunstgriff, den wir bei entwicklungsgeschichtlichen Fragen wenn nur irgend möglich anwenden müssen.

So bedarf es auch hier nur der genaueren Betrachtung einer dieser Zellketten und wir werden neben dem ersten, einfachsten Stadium bald eine zweite Bildungsstufe wahrnehmen, die bereits durchgreifende Modificationen aufweist und uns überzeugt, dass wir es zweifelsohne mit wirklichen Mutterzellen zu tun haben. Es tritt nämlich, und zwar schon sehr frühzeitig, die Mittelwand auf, ebenso zeigt die junge Spaltöffnung bereits eine so beträchtliche Volumenvergrösserung, dass sie sich von den kleineren Epidermiszellen leicht unterscheiden lässt.

Die Mutterzelle ist, wie in allen anderen Fällen, mit Plasma reichlich versehen und führt nach Bildung der Mittelwand zwei grosse sehr deutlich hervortretende Zellkerne. Die Mittelwand selbst macht sich zunächst wieder als einfache Membran mit parallelen Conturen bemerkbar, hie und da lassen sich jedoch bereits in ihrem Mittelpunkt und den benachbarten Stellen eigentümliche Verdickungen erkennen, die mehr und mehr an Breite zunehmen und jener schliesslich das Aussehen einer Spindel geben. Durch die Wand hindurch zieht sich in ihrer Längsrichtung eine feine schwarze Linie, vermutlich die Andeutung der späteren Spalte.

Nachdem sich die junge Spaltöffnung bis zu diesem Punkte herangebildet hat, bemerken wir, wie sie langsam aus ihrer Oberflächenstellung zurücktritt, und sich Schritt für Schritt unter die, sie umgebenden Epidermiszellen schiebt, wodurch diese aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt und bei teilweiser Veränderung ihrer typischen Form sich über den Raum der dadurch gebildet ist, soweit zusammenziehen, dass schliesslich nur noch eine, vorläufig annähernd kreisrunde Oeffnung

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0479-3

übrig bleibt, durch welche sich die Umrisse der Mutterzelle und ihrer verdickten Mittelwand erkennen lassen.

Zur weiteren Verfolgung des Entwicklungsprozesses müssen wir wiederum zu Querschnitten greifen. Dieselben werden am besten in der Art angefertigt, dass wir eine grössere Anzahl junger Kurztriebe zuförderst mit warmen Alkohol behandeln, um das, die Präparation sehr erschwerende Harz zu entfernen, dann mehrere jener kleinen Nadeln mit Hilfe einer feinen Pincette herauslösen und sie schliesslich vermittels Gummi zu einem Bündel zusammenkleben, welches letztere, nachdem es zwischen Hollundermark gebracht ist, in entsprechender Weise geschnitten wird.

Die Sonderung der einzelnen Gewebepartieen innerhalb der Nadel ist hier eine wesentlich schärfere, wie in anderen beobachteten Fällen. Die Palissaden sind bereits als solche deutlich erkennbar, es fehlen ihnen nur noch jene eigentümlichen Wandfaltungen, wie wir sie an ausgewachsenen Organen bemerken. Auch die sogenannten Harzgänge zeigen bereits ein vorgeschrittenes Entwicklungsstadium, wohin gegen die Epidermis, wenngleich schon mehrschichtig, in ihrer oberen Zellenlage noch nichts von jenen, in späteren Zeiten so enormen Wandverdickungen verrät.

Die Zellen der äusseren Schicht haben im allgemeinen eine quadratische Gestalt, stehen lückenlos, wie Mauersteine nebeneinander und werden von einer nicht allzustarken Cuticula überdeckt. Die darunterliegende Schicht besteht im grossen und ganzen aus mehr rundlichen Elementen, welche sich den oberen Partieen dicht anschmiegen. Auf diese folgen obenerwähnte Palissaden, im Centrum befindet sich das, meist schon deutlich differenzierte Gefässsystem.

Betrachten wir nun vor allem die äussere Epidermis, so giebt sich uns schon bei flüchtiger Beobachtung zu erkennen, dass die gleichmässige Einförmigkeit derselben an bestimmten Stellen durch grössere und etwas dunkler gefärbte Zellen unterbrochen wird. Wir haben wiederum unsere Spaltöffnungsanlagen vor uns. Sie sind zunächst von fast ovaler Gestalt und führen nicht selten bereits die Mittelwand, welche sich in der ersten Periode ihrer Entwicklung wie gewöhnlich als einfache Membran darstellt, später jedoch in einer, von der gewöhnlichen Norm ganz abweichenden Weise verdickt wird. Dieselbe zeigt dann an ihrem oberen Ende eigenartige Anschwellungen, welche

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0480-4

vorläufig hier localisiert bleiben und damit der Wand im Durchschnitt ungefähr die Gestalt eines Y geben. Zur selben Zeit aber treten auch noch an anderen Stellen, hauptsächlich den oberen Partieen der Spaltöffnung bemerkliche Membranverstärkungen auf, welche sich sehr schnell vergrössern und bald mit denen der Leiste zusammentreffen, wodurch die Mutterzelle jenes in Fig. VIII angedeutete, sonderbare Aussehen erhält.

Jetzt greifen auch in den äusseren Umrissen der letzteren auffallende Veränderungen platz. Sie verliert ihre ovale Form und spitzt sich da, wo die Leiste mit der unteren Wandung zusammentrifft, mehr und mehr zu, und zwar so, dass die Spitze garade zwischen zwei der unteren Epidermiszellen zu liegen kommt. Ein ähnliches geschieht an den unteren Seitenecken: hier drängt sich der dadurch gebildete Keil zwischen eine obere und untere Hautzelle, so dass diese schon jetzt etwas auseinander gepresst werden und eine deutliche Verschiebung erkennen lassen. Nachdem diese Vorkehrungen getroffen sind, beginnt der eigentliche Einsenkungsprocess. Wir bemerken, wie die Mutterzelle, vermöge ihrer basalen Zuspitzungen sich tiefer und tiefer in die Epidermiselemente einbohrt, und in demselbeu Masse, wie diese zur Seite gedrückt werden, von ihrer Oberflächenlage herabsinkt, bis sie schliesslich fast die Palissaden berührt. Während diese Vorgänge sich verhältnismässig schnell abspielen, nehmen die Verdickungen der Mittellamelle ganz bedeutend zu, ebenso erfahren die benachbarten oberen und unteren Wandpartieen beträchtliche Verstärkungen, wohingegen die Hinterwände, welche bei der ausgebildeten *Coniferen*spaltöffnung bekanntlich ebenfalls Verdickungen zeigen, noch in ihrem ursprünglichen Zustand verharren. Es lässt sich kaum bezweifeln, dass, wie an früherer Stelle flüchtig bemerkt, bei obengeschildertem Vertiefungsprocess, der Mutterzelle eine entschiedene Aktivität zugesprochen werden muss, und wie wohl wir damit das Mitwirken gewisser anderer Faktoren keineswegs ausschliessen wollen, so dürfte doch das treibende Motiv dieser Erscheinungen hauptsächlich in der jungen Spaltöffnung selbst zu suchen sein. Nicht sowohl ihre keilförmige Gestalt, wie im besonderen jene späteren, charakteristischen Zuspitzungen an den Stellen, wo ein mechanischer Widerstand zu überwinden ist, endlich jene durchgreifenden Lagenveränderungen, welche die benachbarten Zellen erfahren, alles deutet genügsam darauf hin, dass die Spaltöffnung sich rege an der

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0481-0

Bildung des äusseren Vorhofes beteiligt und keineswegs jene vollkommen passive Rolle spielt, wie wir dies an dem Beispiel von *Allium cepa* constatiert haben. — Sobald der Einsenkungsprocess zu definitivem Abschluss gekommen ist, differenziert sich in der Mittelwand die Spalte. Sie macht sich auch hier zunächst als feine schwarze Linie bemerkbar, durchsetzt jedoch nicht nur den oberen Teil, vielmehr die ganze Länge der Wand und kann infolge dessen leicht wahrgenommen werden. Gleich darauf findet auch das Auseinanderreissen der Schliesszellen statt, welches, abweichend von der gewöhnlichen Manier, stets von unten nach oben, niemals in umgekehrter Weise vor sich geht.

Vorläufig liegen die beiden Schliesszellen, trotzdem sie bis zur Mitte der Leiste bereits getrennt erscheinen, noch dicht beisammen, je weiter die Spalte jedoch nach oben zu dem Y-förmig verdickten Teil der Lamelle vordringt, desto weiter entfernen sie sich von einander, bis ihre inneren Wände schliesslich einen Winkel von ungefähr 60° bilden. In dieser Lage verharren sie, verlieren ihre bis dahin immer noch etwas eckigen Conturen, runden sich allerseits ab, nehmen eine länglich sackförmige Gestalt an und schieben sich infolge ihres fortgesetzten lebhaften Wachstums tiefer und tiefer zwischen die zur Seite liegenden Epidermiszellen. Gleichzeitig damit beginnt auch der Verstärkungsprocess der hinteren Wände. (Fig. VII.)

Es ist nicht leicht, sich aus dem Bilde, welches die Spaltöffnung in diesem Stadium ihrer Entwicklung darbietet, zu vernehmen. Vor allem muss man sich hüten, die verschiedenen, bei höherer oder tieferer Einstellung des Mikroscopes hervortretenden Ansichten durcheinander zu werfen, will man nicht zu ganz falschen Schlüssen kommen. Gesetzt den Fall, wir hätten eine junge Spaltöffnung in angegebener Entwicklungsperiode genau in der Mitte (senkrecht zu ihrer Längsaxe) durchschnitten, so würden wir bei höchstem Stand des Instrumentes nichts wie die beiden auseinandergespreizten Schliesszellen mit ihren Wandverdickungen und dem darüberliegenden U-förmigen, äusseren Vorhof bemerken; schrauben wir den Tubus jedoch um weniges herab, so verschwindet dieses Bild, und es zeigt sich jetzt an der Stelle, wo der Raum durch die getrennten Schliesszellen freigelegt wurde, jene oben erwähnte Dreizackform, welche, durch eine breite ungeteilte Mittelwand in zwei gleich grosse Hälften geschieden, die Hinterwand der Spaltöff-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0482-6

nung darstellt. Diese beiden Ansichten sind stets auseinander zu halten, weil andernfalls letcht tiefergreifende Irrtümer eine klare, den Tatsachen entsprechende Anschauung unmöglich machen.

Ob sich die Schliesszellen, nachdem die Spalte vollkommen ausgebildet ist, in dem Sinne öffnen, wie wir dies an anderen Beispielen (cf. *Cruciferen)* mit unzweifelhafter Sicherheit nachwiesen, muss hier dahingestellt bleiben. Zwar schien es uns, besonders auf Oberflächenansichten bisweilen so, als ob eine durchgehende Trennung der beiden Zellen zustande gekommen wäre, wenigstens zeigte sich bei stärkerer Vergrösserung nicht selten eine Art Schlitz, welcher zwischen jenen lag und ganz das Aussehen eines Spaltöffnungsmundes hatte: in anderen Fällen jedoch, namentlich bei vollkommen ausgebildeten Apparaten konnten wir nichts dergleichen beobachten, vielmehr machte sich nur ein durchschimmernder dunkler Strich bemerkbar, der allerdings genau die Stellung einnahm, welche auch die Spalte hätte einnehmen müssen, wäre sie vorhanden gewesen.

Wir wollen noch hinzufügen, dass die Membranleisten, in welchen die Schliesszellen oben zusammenhängen viel heller — oder, um uns eines optisch correkteren Ausdrucks zu bedienen — stärker lichtbrechend erscheinen, wie die darangrenzenden Wandverdickungen, woraus sich möglichenfalls der Schluss ziehen liesse, das die Erscheinung jener mutmasslichen Spalte lediglich auf eine optische Täuschung zurückzuführen und dem entsprechend zu deuten sei. Den wahren Sachverhalt festzustellen müssen wir geübteren Forschern überlassen.

Die Bildung der inneren Atemhöhle erleidet bei den *Coniferen* keine bemerkenswerten Abweichungen von der gewöhnlichen Methode. Zumeist kommt sie dadurch zu Stande, dass sich zwei Palissadenzellen in vorhin angeführter Weise auseinanderbiegen und sich mit ihren oberen Wänden gegen die der Spaltöffnung zunächst liegenden unteren Epidermiszellen pressen, oder es geschieht auch, dass mehrere Palissaden zurücktreten und den dadurch entstandenen Raum in Form eines Halbkreises umlagern.

Zum Schluss unserer Betrachtung erübrigt noch einige Angaben über den äusseren Vorhof zu machen, dessen Entstehung bereits flüchtig skizziert wurde. Wir haben gesehen, dass durch jenes Herabsinken der Mutterzelle ein grösserer, zunächst U-förmiger Raum zwischen den beiden, sie einschliessenden Ober-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0483-1

hautelementen gebildet wurde, dessen Breite der unserer Mutterzelle entsprach.

In dem Masse nun, wie diese sich tiefer in die unteren Gewebe einbohrt, schieben sich auch jene Epidermiszellen über den „Vorhof" zusammen, nähern sich mit ihren freiliegenden Seitenecken bis zu einem bestimmten Grade und bilden auf diese Weise endlich jene annähernd kegelförmige Höhlung, unter welcher die Schliesszellen ausgebreitet liegen.

In späterer Periode erfahren nicht sowohl jene „Nebenzellen", wie überhaupt sämmtliche oberen Epidermiselemente starke Wandverdickungen, gleichzeitig damit entstehen auch die Wandfaltungen innerhalb der Palissaden. Um die Transpirationsgrösse auf ein möglichstes Minimum zu reduzieren, füllt sich der äussere Vorhof nachdem mit kleinen Körnchen, die, wie de Bary anführt, aus Wachs bestehen und jedenfalls von den umliegenden Zellen ausgeschieden werden.

---

## Nachtrag zur Lichenenflora von Corfu.

(cfr. Flora 1887 p. 145.)

*Platysma ochrocarpum* Eggerth in lit. 20 Sept. 1887.

Thallus suberectus membranaceo-cartilagineus, foliaceo expansus, sordide chloroleucus, sublaevis, subtus albicans (vel solum in centro nigric. obscuratus), rugulosus, subnitidus, fibrillis singularibus atris; lobi lati adscendentes undulati marginibus soreumaticis et fibrillis perpaucis instructis; thallus K flavesc., medulla K non mutata; C —; apoth. submarginalia, juniora subcyathiformia, dein scutellata, pallide testacea, marginibus soreumaticis, epith. luteolum, hym. jodo caerul., hyp. incolor, sporae ellipsoideae, monoblast., hyalinae, 0,012 mm. lg., 0,006 mm. lat., 8 in asco.

An Stämmen und Zweigen von *Olea europaea* auf der Insel Corfu; im Spätherbste 1885 von Eggerth sen. aufgefunden. Sterile Exemplare dieser neuen Art sind in Arn. Exsicc. Nr. 1212 enthalten.

Wien. Eggerth jun.

---


## Anzeige.

Soeben erschien in meinem Commissionsverlage:

**Scripta botanica Horti Universitatis Imperialis Petropolitanae.**

Hgg. v. Prof. **A. Beketoff** & Prof. **Chr. Gobi.**

I. Bd. 2. Lieferung. Preis M. 6.— I—VIII S. 233—410 mit 2 Tafeln.

**Carl Ricker,** St. Petersburg, Newsky Prosp., Nr. 14.


---

Redacteur: **Dr. Singer.** Druck der F. H. Neubauer'schen Buchdruckerei **(F. Huber)** in Regensburg.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03552-0484-7

# 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): Immich E.

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen 469-482