FLORA.

55. Jahrgang.

№ 20. Regensburg, 11. Juli 1872.

Inhalt. K. Prantl: Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. — Literatur. — Verkaufs-Offert.
Beilage. Repertorium für 1871, Halbbogen 5.

Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen.

Von Dr. K. Prantl.

Der vorliegende Aufsatz hat den Zweck, dasjenige, was wir gegenwärtig über die Spaltöffnungen sowohl in anatomischer als physiologischer Beziehung wissen, in übersichtlicher Weise zusammenzustellen und kritisch zu sichten. Es soll also weder eine historische Darstellung dieses Themas sein, noch auch ein Bericht über eigene Untersuchungen.

I. Anatomie.

Als Spaltöffnung wurde früher ausschliesslich die Spalte bezeichnet; es empfiehlt sich jedoch aus praktischen Rücksichten, und ist ausserdem in der Entwicklungsgeschichte begründet, die Bezeichnung Spaltöffnung oder Stoma auf das ganze Organ anzuwenden, als dessen wesentliche Bestandtheile die die Spalte einschliessenden besonders gebauten Zellen und die Spalte selbst zu betrachten sind, welche einen Intercellularraum des darunterliegenden Gewebes und hiemit meist auch sämmtliche Intercellularräume des Pflanzenkörpers mit der äusseren Luft in Verbindung setzt. Jene Zellen führen den Namen Schliesszellen, welcher dem von Strasburger[1]) gebrauchten Ausdrucke „Porenzellen“

1) Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. V. p. 297 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0307-3

vorzuziehen ist, da, wie Pfitzer[1]) richtig bemerkt, das Wort Pore jetzt ausschliesslich in einem anderen Sinne, nämlich für verdünnte Membranstellen gebraucht wird. Häufig betheiligen sich aber an dem Aufbau des Organs noch andere Zellen, welche mit der Entwicklung der Spaltöffnung in innigem Zusammenhange stehen; wir sprechen dann nach dem Vorgange Strasburger's von einem Spaltöffnungsapparat, das Wort „Spaltöffnung" in allen Fällen für die eigentlichen Schliesszellen (deren Definition sich aus der Entwicklungsgeschichte ergeben wird) sammt Spalte reservirend; die übrigen Zellen nennen wir Nebenzellen (nach Pfitzer, gleichbedeutend mit Strasburger's Hülfsporenzellen).

Zunächst beschränken wir uns auf die Betrachtung der Spaltöffnungen der Gefässpflanzen, da diejenigen der Zellencryptogamen einige besondere ihnen allein zukommende Eigenthümlichkeiten besitzen.

Von der Aussenfläche des betreffenden Pflanzentheiles gesehen wird die Spalte in ihrem Umfange von den zwei Schliesszellen begrenzt, welche im Allgemeinen von halbmondförmiger Gestalt, in der Mitte durch die Spalte getrennt sind und an den beiden Enden sich auf eine mehr oder weniger lange Strecke berühren. Das Verhältniss zwischen Länge[2]) und Breite ist je nach den Pflanzenfamilien verschieden; die Spaltöffnung erscheint im Umrisse bald breitelliptisch bis kreisrund (z. B. *Orchideen*, Farne), bald schmalelliptisch bis länglich-rechteckig (z. B. *Gramineen*). Die Höhe der Schliesszellen ist nicht immer an allen Puncten der Längsrichtung gleich; doch sind unsere Kenntnisse hierüber ziemlich mangelhaft, da Längsschnitte von Spaltöffnungen nur verhältnissmässig wenig studirt wurden. Bekannt ist eine auf beiden Seiten (von aussen und innen) gleiche mehr oder minder starke Einbuchtung der Schliesszellen in der Mitte der

1) Ueber die Spaltöffnungen der Gräser nebst einigen Bemerkungen über erstere im Allgemeinen. Pringsh. Jahrb. VII. p. 532 ff.

2) Bezüglich der räumlichen Orientirung bemerke ich, dass ich unter Länge die mit dem grösseren, und unter Breite oder Querrichtung die mit dem kleineren Durchmesser der geschlossenen Spalte zusammenfallende Richtung verstehe. Aussenseite ist die an die Luft grenzende und Innenseite die entgegengesetzte Fläche der Spaltöffnung; die diese beiden Seiten verbindende Richtung ist die Höhe. Vorn und hinten, sowie seitlich beziehen sich auf die Richtung des betreffenden Pflanzentheils.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0308-9

Längsrichtung bei *Restionaceen* nach Pfitzer[1]); ferner eine von aussen nur schwache Einbuchtung, von innen aber ein sehr starker, fast trapezoidischer tiefer Ausschnitt bei *Gramineen*[2]); diesen sehr ähnlich ist die Gestalt der Schliesszellen bei einigen *Proteaceen* nach v. Mohl[3]). Umgekehrt an den Enden nach oben emporgezogen sind die Schliesszellen der *Cycadeen*[4]), *Coniferen*[5]) und *Casuarinen*[6]).

Viel wichtiger dagegen ist die Gestalt der Schliesszellen an der die Spalte berührenden Fläche, wie sie sich also im Querschnitte darbietet. Es zeigt sich hier, dass die Spalte in der Richtung von aussen nach innen nicht von geraden parallelen Wänden begrenzt wird, sondern dass die Contouren der Schliesszellen in welligen Linien verlaufen, derart, dass die Spalte in der Mitte am engsten ist, sich nach aussen und innen hin erweitert, um sich zuletzt beiderseits noch einmal zu verengern. Diese beiden Erweiterungen sind es, welche v. Mohl[7]) als Vorhof (an der Aussenseite) und Hinterhof (an der Innenseite) bezeichnete, und analog die beiden Verengungen als Vorhof- und Hinterhofspalte, während der Ausdruck „Spalte" für den mittleren Theil reservirt bleibt. Es muss diese Nomenclatur v. Mohl's hier ganz besonders hervorgehoben werden, da mehrere neuere Schriftsteller (z. B. Pfitzer, Al. Braun) die Bezeichnung „Vorhof" auf die nicht selten vorkommende Einsenkung zwischen den benachbarten Epidermiszellen, den sogenannten Trichter, anwenden. Diese die Bildung eines Vorhofs und eines Hinterhofs bedingende Gestalt der Schliesszellen kommt den meisten auf ihre Spaltöffnungen untersuchten Pflanzen zu. Sehr schön ausgebildet ist dieser Bau bei *Aloë*-Arten, ganz ausgezeichnet bei der auch von Mohl[8]) abgebildeten *Clivia nobilis*. Bei *Pothos crassinervia* scheint nach

1) Ueber die Hautgewebe einiger *Restionaceen*. Pringsh. Jahrb. VII. p. 563 und 576.

2) Pfitzer, l. c. p. 533.

3) Ueber die Spaltöffnungen auf den Blättern der *Proteaceen*. Verm. Schr. p. 248.

4) Kraus, über den Bau der *Cycadeen*-Fiedern. Pringsh. Jahrb. IV. p. 320.

5) Hildebrand, der Bau der *Coniferen*-Spaltöffnungen und einige Bemerkungen über die Vertheilung derselben. Bot. Zeit. 1860 p. 149 ff. Taf. IV. fig. 4.

6) Pfitzer, l. c. p. 541.

7) Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? Bot. Zeit. 1856. p. 700.

8) l. c. Taf. XIII. fig. 9.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0309-7

Strasburger[1]) der Vorhof gewissermassen verdoppelt, d. h. durch einen weiteren Vorsprung in zwei Höfe getrennt zu sein. Bei manchen *Proteaceen* ist bloss der Vorhof entwickelt; der Hinterhof scheint zu fehlen [2]). Bei einigen Pflanzen endlich fehlen beide Höfe, so bei den *Coniferen* [3]) und *Cycadeen*, bei welchen nach Kraus[4]) die Schliesszellen „im Querschnitt länglich, an den Enden rechtwinklig dreieckig" sind. Auch die eigentlichen Schliesszellen (das sogenannte untere Paar) der *Equiseten* [5]) besitzen keine welligen Contouren. Bei einer grossen Anzahl von Pflanzen kommen diese welligen Contouren der Schliesszellen auf Rechnung von Membranverdickungen, in einigen Fällen jedoch z. B. bei *Lilium candidum, Orchis latifolia* [6]) betheiligt sich auch das Zellenlumen an dieser Gestalt.

Ueberhaupt besitzen die Schliesszellen meist besonders verdickte Wände und unterscheiden sich dadurch auffällig von den gewöhnlichen Epidermiszellen. Der häufigste Fall ist der eben besprochene, dass am oberen und unteren Rande des Querschnittes starke Verdickungen, auf dem Querschnitt höckerförmig erscheinend, in Wirklichkeit aber leistenförmig vorspringen. Solche Verdickungen erheben sich bisweilen nach aussen zu einer Art von Wall, der über die Fläche der Epidermis vorspringt, wie bei *Clivia*, den oben erwähnten *Proteaceen*, und wie es scheint, bei *Casuarina* [7]). Im Uebrigen erstrecken sich die Verdickungen auf die Aussen- und Innenwand der Schliesszellen, seltener (bei *Aloë*) [8]) auch auf die an die Epidermiszellen angrenzenden Wände. Hie und da ist die Innenwand bedeutend stärker verdickt als die Aussenwand, so bei *Mercurialis ambigua* [9]). Die Aussenwand ist auffällig stärker verdickt bei den *Cycadeen* [10]). Bei *Restionaceen* sind die Aussenwand und die Innenwand viel stärker verdickt,

1) l. c. Taf. XLI. fig. 134.
2) Mohl, Verm. Schr. p. 248 und Taf. VIII. fig. 2, 6, 9, 12.
3) Hildebrand, l. c. Taf. IV. (auch Strasburger, l. c. fig. 142 und 145.)
4) l. c. p. 320.
5) Strasburger l. c. fig. 94.
6) Mohl, Bot. Zeit. 1856. p. 700.
7) Löw, de Casuarinarum caulis foliique evolutione et structura. Diss. Berolini 1865. p. 35.
8) Strasburger, l. c. fig. 114 und 115.
9) Strasburger, l. c. p. 316.
10) Kraus, l. c. p. 320.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0310-8

als die Seitenwände[1]); noch bedeutender ist diese Differenz bei den *Gramineen*, wo die Verdickung nur auf Aussen- und Innenwand beschränkt ist. Hier ist diese Verdickung auf der Flächenansicht nicht überall gleichmässig, sondern nimmt mit Ausnahme zweier etwa dreieckiger Zellräume an den Enden die ganze Breite der Schliesszellen ein[2]). Ein ganz ähnliches Verhältniss findet sich nach Russow[3]) an der Fruchtschale von *Marsilia*. Ganz besondere Erwähnung verdienen endlich die *Equiseten*; hier besitzen die eigentlichen Schliesszellen ganz eigenthümliche stark mit Kieselsäure incrustirte Verdickungsleisten an der oberen an die daraufliegenden Nebenzellen stossenden Wand. Dieselben strahlen von der Fläche gesehen radienartig aus von einer parallel mit der Spalte verlaufenden Verdickungsleiste und gabeln sich nicht selten weiter aussen. Sie gehören aber nicht, wie Milde[4]) angibt, den Nebenzellen an, sondern nach Strasburger den Schliesszellen. Aehnliche Verhältnisse beobachtete Strasburger[5]) bei einer *Orchidee*, *Stellis pulchella*.

Was die Substanz der Verdickungen betrifft, so besteht sie aus Cellulose, und nur die äusserste Schichte ist cuticularisirt. Bei *Ficus elastica* ist diese Cuticula auf den Schliesszellen ebenso mächtig entwickelt, wie auf der Oberfläche der Epidermis und erstreckt sich in derselben Mächtigkeit tief hinein[6]). Bei den *Cycadeen* ist nach Kraus[7]) die ganze obere Wand „verholzt". Der auf der Epidermis vieler Gewächse vorkommende Wachsüberzug lässt die Schliesszellen meistens frei; nur der körnige erstreckt sich auch über dieselben bis zum Eingange in die Spalte[8]).

Die Schliesszellen sind von den benachbarten Epidermiszellen auch durch ihren Inhalt verschieden; sie führen meistens Chlorophyllkörner und wohl immer Stärke; wenigstens findet sich solche in den Schliesszellen auch bei etiolirten Pflanzen, in deren Parenchym sie fehlt. Bei *Salvinia* führen die benachbarten Oberhaut-

1) Pfitzer, l. c. p. 563 und 576.

2) Pfitzer l. c. p. 533.

3) Histiologie und Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht von *Marsilia*. Dorpat 1871. p. 8.

4) Monographia equisetorum. Nov. Act. Ac. C. L. C. Nat. Cur. T. XXXII. 2. 1867. p. 137.

5) l. c. p. 320.

6) Strasburger, l. c. 330.

7) l. c. p. 335.

8) de Bary, über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Ztg. 1871. p. 138, 175 u. a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0311-4

zellen Chlorophyll, während in den Schliesszellen sich nur farbloser feinkörniger Inhalt findet [1]). Die Schliesszellen der auf gefärbten Blumenblättern vorkommenden Spaltöffnungen haben stets farblosen Inhalt und vielfach Stärkekörnchen, welche manchmal etwas grünlich gefärbt sind [2]).

Wie bereits erwähnt, sind die Schliesszellen von den Nebenzellen schon durch ihre Entwicklungsgeschichte verschieden, und in manchen Fällen gibt diese allein Mittel an die Hand, die Schliesszellen als solche zu erkennen. Die ganze Spaltöffnung entsteht nämlich aus einer auf verschiedene Weise angelegten Zelle, der Spaltöffnungsmutterzelle, indem diese sich in zwei Zellen (die Schliesszellen) theilt und durch Spaltung dieser jüngsten Zellwand die Spalte entsteht. Strasburger [3]) bezeichnet die Spaltöffnungsmutterzelle als „Specialmutterzelle"; allein, wie mir scheint, ziemlich grundlos; denn es besteht keine Analogie zwischen der Entstehung der Spaltöffnung und dem Vorgange bei der Pollenbildung, für welchen dieses Wort zuerst eingeführt wurde; übrigens ist nach den jetzigen Anschauungen auch dort der Ausdruck unpassend. Wenn auch noch so viele Theilungen der Bildung der Spaltöffnungsmutterzelle vorausgehen mögen, so bleibt diese immer einfach die Mutterzelle letzten Grades [4]). v. Mohl [5]) beschreibt die Bildung der beiden Schliesszellen in folgender Weise: die Spaltöffnungsmutterzelle enthalte einen Zellkern, welcher sich in zwei Kerne theile, worauf dann zwischen beiden eine zarte kaum sichtbare Scheidewand auftrete und zwar zuerst in Form einer rings um die Zelle laufenden, in die Höhlung derselben vorspringenden Leiste. In derselben Weise und fast mit denselben Worten schildert später Strasburger [6]) den Vorgang, während Sachs [7]) bei *Hyacinthus* zu einer etwas abweichenden Ansicht gelangte. Derselbe konnte unmittelbar vor und längere Zeit nach der Theilung keine Zellkerne bemerken und beobachtete, dass die Scheidewand niemals vom Umfange aus nach innen wächst, sondern entweder gar nicht oder in der ganzen Fläche da ist. Auch Hofmeister [8]) sah die

1) Strasburger, l. c. p. 305.

2) Hildebrand, einige Beobachtungen aus dem Gebiete der Pflanzenanatomie. Bonn 1861. p. 6.

3) l. c. p. 307.

4) Vergl. auch Sachs Lehrbuch der Botanik. II. Aufl. p. 83. Anm. 3.

5) Ueber die Entwicklung der Spaltöffnungen. Verm. Schr. pg. 252.

6) l. c. 300.

7) l. c. p. 72.

8) Pflanzenzelle p. 113. Anm 2.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0312-9

Scheidewand „gleich vom ersten Sichtbarwerden als höchst zarte Linie den ganzen trüben Inhalt der Zelle durchsetzen".

Ich habe die Sache an *Iris pumila*, einem auch von Strasburger benützten Object, untersucht und muss mich der letzteren Ansicht anschliessen. Was zunächst den Kern betrifft, so findet sich ein solcher ganz deutlich in der noch ungetheilten Mutterzelle, sowie einige Zeit nach der Theilung je einer in jeder Tochterzelle. Unmittelbar vor und nach der Theilung ist nichts davon wahrzunehmen. Es weicht dieser Fall also entschieden von dem von Hanstein[1]) als normal für die vegetativen Zellen höherer Pflanzen hingestellten ab. Die Frage nach der Membranbildung aber, ob selbe simultan oder succedan stattfindet, lässt sich an einem so ungünstigen Object, das sich nicht von allen Seiten betrachten lässt, kaum endgiltig entscheiden, wenn nicht einmal ein ausserordentlich günstiger Zufall einem Beobachter geeignete Präparate in die Hände spielt. Die Gründe jedoch, welche mich bestimmen, hier eine simultane Zellwandbildung anzunehmen, sind folgende. Erstens ist in geschlossenen Geweben nur solche bekannt und ein Ausnahmsfall muss mit der grössten Vorsicht geprüft werden; zweitens habe ich unter zahlreichen Präparaten, sowohl Querschnitten als Flächenansichten, kein einziges gefunden, welches die Deutung einer ringförmigen Scheidewand gefordert hätte; ich bekam zwar hie und da Bilder, wo die junge Membran auf Flächenansichten von unten bei höchster und bei tiefster Einstellung in der ganzen Länge scharf sichtbar war, bei mittlerer Einstellung jedoch nur an beiden Enden. Allein in allen diesen Fällen stand die Membran nicht senkrecht, sondern schief, so dass die Erscheinung sich leicht als optische Täuschung erklärt, wo die Membran gerade stand und das oberste und unterste Bild sich deckten, war nie etwas derartiges zu bemerken. Drittens endlich würde die ringförmige Wandbildung auch noch dadurch von den sonst bekannten Fällen abweichen, dass hier die Membran lange Zeit sehr dünn und zart bleibt, und erst spät sich verdickt. — Die frühere, den damaligen Anschauungen entsprechende Nägeli'sche Ansicht[2]) über diese Zelltheilung, Entstehung zweier von Membranen umgebener Tochterzellen innerhalb der Mutterzelle wurde bereits durch v. Mohl widerlegt und

1) Vorl. Mitth. über die Bewegungserscheinungen des Zellkerns etc. etc. Sitz. Ber. der niederrhein. Ges. vom 19. Dez. 1870, p. 230.

2) Linnaea 1842. p. 237.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0313-5

ist nicht mehr festgehalten worden. In neuerer Zeit dagegen hat Sorauer[1]) die bereits früher von Karsten[2]) aufgestellte Anschauungsweise, dass die Spaltöffnungsmutterzelle sich in drei Tochterzellen theile, aus deren mittlerer dann der Spalt entstehe, wiederholt zu bekräftigen versucht; allein seine Darstellung zeugt von grobem Missverständniss der vorliegenden Thatsachen, herbeigeführt durch hartnäckiges Festhalten an vorgefassten Meinungen. — Die weitere Entwicklung findet nun in der Weise statt, dass die Scheidewand sich allmählig verdickt, besonders da, wo sie aussen und innen an die Mutterzellwand anstösst; etwas später erkennt man die Andeutung von Schichten und der Trennung der ursprünglichen einfachen Wand in zwei Lamellen[3]). Die wirkliche Trennung erfolgt nach übereinstimmender Angabe von Mohl[4]), Strasburger[5]) und Pfitzer[6]) am äusseren und inneren Ende zuerst und schreitet von diesen beiden Seiten nach der Mitte zu fort. Somit ist die Spaltöffnung fertig gebildet. — Einige besondere Vorgänge, welche bis zum Eintritt des definitiven Zustandes erfolgen, beobachtete Pfitzer[7]) an *Gramineen*; nämlich hier öffnet sich die Spalte bald nach ihrer Entstehung sehr weit, um dann im weiteren Verlaufe der Entwicklung sich wieder langsam zu verschmälern. Ausserdem verändern die wachsenden Schliesszellen ihre Gestalt, indem ihr mittlerer Theil absolut schmäler wird und zwar nicht nur in der Breitenrichtung, sondern auch in der Höhe; dadurch wird vorzugsweise die spätere eigenthümliche Gestalt dieser Schliesszellen herbeigeführt.

(Fortsetzung folgt.)

Literatur.

Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrocharideen nebst Bemerkungen über die Bildung phanerogamer Knospen durch Theilung des Vegetationskegels. Von Dr. Paul Rohrbach. Mit drei Kupfertafeln. Halle 1871. 64 S. 4°.

Es ist eine Ehrenpflicht, dieser Arbeit des früh verstorbenen jungen Gelehrten, welcher zu den schönsten Hoffnungen berechtigte, zu gedenken.

1) Ueber die Spaltöffnungen bei den *Liliaceen*. Bot. Untersuchungen von Karsten. I. Heft p. 7.
2) Die Hüllhaut der Pflanzen. Bot. Zeitg. 1848. p. 734.
3) Sachs, l. c. p. 72.
4) Verm. Schriften p. 258 f.
5) l. c. p. 301.
6) l. c. p. 536.
7) l. c. p. 537 f.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03639-0314-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1872

Band/Volume: 55

Autor(en)/Author(s): Prantl Karl Anton Eugen

Artikel/Article: Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen 305-312