© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

29. Otto Gertz: Uber einen neuen Typus stomatärer Thyllenbildung nebst anderen Beobachtungen zur pathologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparates bei Paeonia paradoxa.

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 5. Juni 1919.)

Bei den Ranunculaceen treten bekanntlich Spaltöffnungen häufig an den Pericarpien auf, bei einzelnen Gattungen sowohl an der äußeren als an der inneren Seite derselben. Dies trifft z. B. bei *Paeonia* zu, wo die Spaltöffnungen an der Innenseite der Fruchtwand ein besonderes Interesse darbieten. Bei einer von mir näher untersuchten Art, *Paeonia paradoxa* Anders. f. *leiocarpa*, zeigen sie auf der Außenseite im wesentlichen normale Gestaltung und gewöhnliche Größe; doch treten sie bisweilen in Gruppen als Zwillings- bzw. Drillingsspaltöffnungen auf. An der Innenseite des Pericarpiums, wo Spaltöffnungen in größerer Anzahl vorhanden sind, treten sie bei mikroskopischer Untersuchung — infolge mangelnder Anthocyanfärbung ihrer Zellen — als farblose Felder unter den anthocyanführenden Epidermiszellen auf. Die Stomazellen enthalten Stärke in Form zusammengesetzter, gewöhnlich pentarcher Körner. An der reifenden, fleischigen Kapsel erreichen die betreffenden, an der inneren Wand vorhandenen Spaltöffnungen eine riesenhafte Größe, was damit in Zusammenhang steht, daß sie sehr frühzeitig, schon während des Blühens, angelegt werden und sich beim beträchtlichen nachträglichen Wachstum des Fruchtknotens — die reife Kapsel erreicht bei dieser *Paeonia*-Art eine Länge von mehr als einem Dezimeter — ausdehnen und dann in verschiedenen Richtungen hin Verunstaltungen unterliegen. Aus der allgemeinen Längsstreckung des Gewebes erfolgt, daß die Spaltöffnungen, wie erwähnt, kolossale Dimensionen (bis zu 140 μ) annehmen. Die Spalte steht in der Regel, wie bei den Hydathoden, weitgeöffnet (Abb. 1); es sei übrigens dahingestellt, ob diese Gebilde, die zwar auch in vielen anderen Hinsichten an Hydathoden erinnern, Pneumathoden darstellen oder als Wasserspalten fungieren. Verunstaltungen hinsichtlich des Baues kommen, im Zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sammenhang mit der Gewebestreckung, nicht selten vor, und abnorme Entwicklung der Spaltöffnungen ist hier eine allgemeine Erscheinung. Die Schließzellen, die sich überhaupt durch große, kräftig entwickelte Zellkerne und durch veränderte Form — sie sind an ihren Rändern uneben, mehr oder weniger gelappt — auszeichnen, wurden in einem Falle in der Mitte sanduhrähnlich verdünnt und an den Enden ausgebreitet gefunden (Abb. 2). Liegen die Spaltöffnungen mit ihrer morphologischen Längsachse parallel zu den schlauchförmig gestreckten Epidermiszellen, so

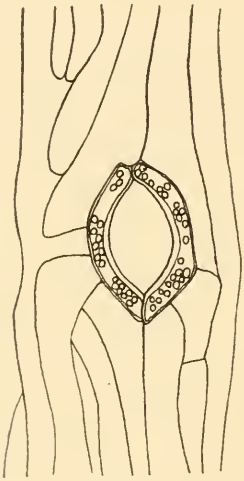

Abb. 1.

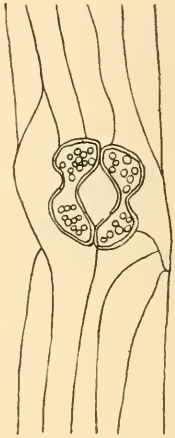

Abb. 2.

nehmen die Schließzellen eine entsprechende, in die Länge gestreckte Gestaltung an. Zuweilen wird die Spaltöffnung asymmetrisch, indem die eine Schließzelle stärker heranwächst und sogar die doppelte Länge der anderen erreicht (Abb. 3—5). Daneben habe ich einen Fall beobachtet, wo sich, außer der ordinären Spalte, eine zweite vorfand, die dadurch zustande gekommen war, daß die eine Stomazelle, infolge Hypertrophierung, zwischen den angrenzenden Epidermiszellen hyphenartig hervorgedrungen war und sich in ihrem freien Teil von der seitlich angrenzenden Nachbarzelle durch eine Interzellulare abgegrenzt hatte (Abb. 4). Es kommt aber auch vor, daß die Zellenstreckung während des Fruchtreifens nicht in die Länge der Spaltöffnung, sondern senkrecht oder schief zur morphologischen Längsachse derselben erfolgt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei schräger Orientierung dieser Achse kommen noch abweichendere Formen zustande. Die Schließzellen werden von einander verschoben, und zwar zuweilen so kräftig, daß ihre Verbindung an dem einen oder anderen Pole des Spaltöffnungsapparates aufgehoben wird. Es kommt ferner häufig vor, daß die Querachse des Spaltöffnungsapparates wegen der Spannung in der Querrichtung die Längsachse desselben ganz beträchtlich (Abb. 6), in extremen Fällen sogar fünfmal, übertrifft. Die Spalte dehnt sich dann in dieser Richtung aus und die Stomazellen verändern in entsprechen-

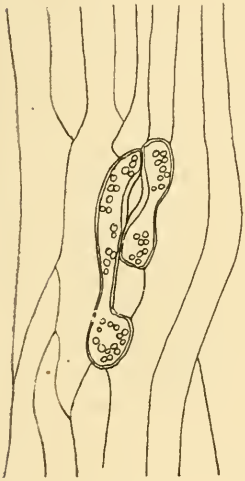

Abb. 3.

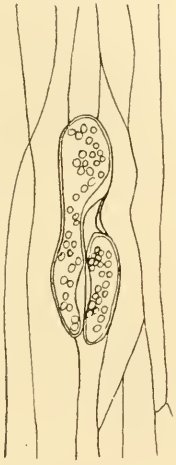

Abb. 4.

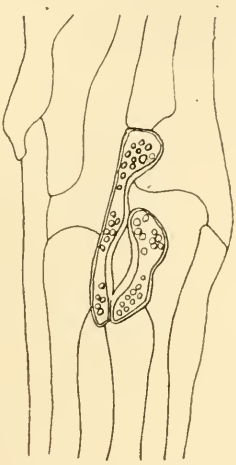

Abb. 5.

der Weise ihre Form bis zur Unkenntlichkeit, was die einen derartigen extremen Fall darstellende Abb. 7 veranschaulicht. Diese Ausdehnung in der Querrichtung führt ferner dahin, daß sich die Stomazellen mehr oder weniger voneinander trennen. Daneben treten an den in der Verlängerung der Spalte liegenden Zellwänden Risse auf. Unter den bei *Paeonia paradoxa* beobachteten Varianten dieser Anomalie sei ein Fall erwähnt, wo infolge der Isolierung der Schließzellen und Aufreißung der in die Verlängerung der Spalte verlaufenden Wand sich die Spalte abnorm vergrößert und die doppelte Länge erreicht hatte (Abb. 8). Es ist ferner den obwaltenden Spannungsverhältnissen zuzuschreiben, daß sich die Spaltöffnungen an der auswachsenden Frucht oft asymmetrisch entwickeln, indem z. B. die beiden, einer und derselben Spalt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

öffnung angehörenden Zellen verschiedene Gestaltung und Größe annehmen. Auf einige derartige Fälle habe ich schon im vorigen (Abb. 3—5) hingewiesen. Spaltöffnungsanomalien der oben besprochenen Art treten auch bei anderen *Paeonia*-Arten, wie z. B. *Paeonia rugosa*, auf.

Am bemerkenswertesten erschien jedoch folgender, bei *Paeonia paradoxa* beobachteter Fall (Abb. 9), der sich auf einen eigentümlichen, thylloiden Verschluß der Stomaspalte bezieht. Die Stomaspalte

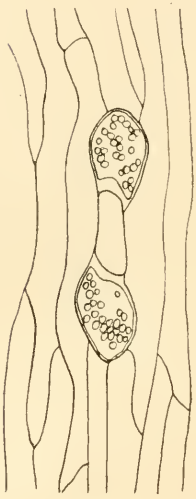

Abb. 6.

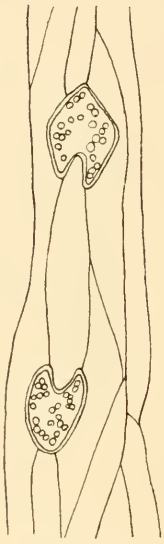

Abb. 7.

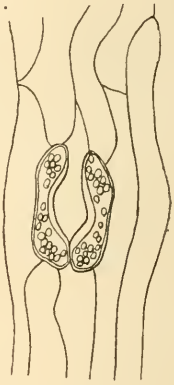

Abb. 8.

hatte hier eine riesenhafte Größe angenommen und war infolgedessen weit geöffnet; daneben hatten sich die Schließzellen in einem Pole ganz voneinander getrennt. Die Thyllenbildung ist, wie Abb. 9 ergibt, zweierlei Art. Die Wunde war nämlich erstens durch eine benachbarte Epidermiszelle ausgeheilt worden, die eine Thyllenblase in die Interzellulare getrieben hatte, anderseits war auch eine thyllenartige Aussackung der unteren Stomazelle eingetreten. Diesem anomalen Typus reiht sich meiner Ansicht nach gewissermaßen folgende, in einem Falle beobachtete Anomalie an (Abb. 10). Die riesenhaft verlängerten Spaltöffnungszellen hatten auf ihrer Bauchseite je einen Fortsatz getrieben und die Stomaspalte dadurch in zwei voneinander getrennte Räume geteilt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Offenbar liegt nämlich hier eine Sprossung derselben Art, wie im vorigen Falle nur an der einen Stomazelle, vor, eine Sprossung, die aber in diesem Falle zur Aussteifung der vergrößerten Spalte zu dienen scheint[1]).

Eine Erscheinung der letzterwähnten Art — eine von der Stomazelle herrührende Thyllenbildung — ist bisher nicht beobachtet worden und stellt in der Tat ein in der Pflanzenanatomie allein dastehendes Verhalten dar. Die in der Literatur erwähnten Fälle stomatärer Thyllenbildung gehören bekanntlich zwei Typen

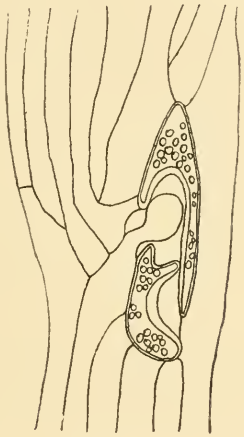

Abb. 9.

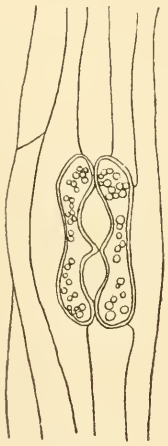

Abb. 10.

an. Einerseits wird die Atemhöhle durch thyllenförmig hervorgewölbte Mesophyllzellen verstopft. Während es sich also bei diesem Typus, der schon im Jahre 1881 von SCHWENDENER, bei älteren Blättern von *Prunus Laurocerasus* und *Camellia japonica*, beschrieben und dann von MOLISCH, MÖBIUS, HABERLANDT,

1) An Pflanzenresten der rhät-liassischen Zeit aus Bornholm hat NATHORST bei einer Cycadophyte, *Dictyozamites Johnstrupi*, an der Kutikula des Spaltöffnungsapparates eigenartige Strukturverhältnisse nachgewiesen, die einigermaßen an das oben bei *Paeonia paradoxa* beschriebene erinnern und offenbar eine stomatäre Verstopfungseinrichtung darstellen. Nähere von mir unternommene Untersuchungen haben ergeben, daß es sich wahrscheinlich in diesem Falle um knotenförmige Kutikularverdickungen der äußeren Atemhöhle handelt. Meiner Ansicht nach ist der betreffende Fall mit einem von MENZ bei *Melaleuca acerosa* nachgewiesenen analog.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Küster, Holden, Warncke, Vouk, Bukvic u. a. Forschern bei vielen anderen Pflanzen nachgewiesen wurde, um hypertrophierende Grundgewebezellen handelt, liegt anderseits nach Haberlandt und Miehe bei *Tradescantia virginica* und *Tradescantia viridis* ein anderer Typus vor, indem hier die die Schließzellen umgebenden Epidermiszellen bzw. die Nebenzellen auswachsen und die Atemhöhle verstopfen. Als dritter Typus reiht sich an diese der von mir beobachtete Fall *Paeonia paradoxa* an, wo die Thyllenbildung sowohl durch eine Aussackung der angrenzenden Epidermiszelle nach dem *Tradescantia*-Typus als auch durch einen beutelförmigen Auswuchs der Stomazelle selbst bedingt wird.

In einer im Jahre 1916 erschienenen Arbeit habe ich die diesbezüglichen, bis dahin in der Literatur erwähnten Fälle stomatärer Thyllenbildung zusammengestellt und im Anschluß dazu noch einen, nicht näher untersuchten Fall, *Hakea acicularis*, eingehend beschrieben. Betreffs dieser Pflanze wurde gleichzeitig von Vischer dasselbe Verhalten an den Primordialblättern beschrieben. In den letzten Jahren sind noch weitere Fälle dieser Anomalie des Spaltöffnungsapparates bekannt geworden, und daneben auch einige diesbezüglichen, bisher übersehenen Literaturangaben ans Licht gezogen worden. Im folgenden werden diese Angaben in aller Kürze zusammengestellt

Bei *Eucalyptus globulus* beobachtete Briosi ausnahmsweise in die Atemhöhle der Spaltöffnungen hineinwachsende und diese verstopfende chlorophyllfreie, kristallführende Mesophyllzellen. Ein mit diesem gewissermaßen übereinstimmendes Verhalten — welches jedoch aus gewissen Gründen vielleicht zu bezweifeln wäre — erwähnt Geiger bei *Pilocarpus*. Stomatäre Thyllen sind ferner bei *Tillandsia* (Billings), gewissen Bromeliaceen (Linsbauer), bei *Evonymus*-Arten und *Catha edulis* (Rehfous), *Polygonum viviparum* (Voss) und bei *Griselinia* (Poulsen) bekannt[1]). Die letzterwähnte Pflanze stellt nach Poulsen einen sehr bemerkenswerten Fall dar, indem die thyllenbildenden Zellen septiert sind und einen kompakten, substomatären Gewebekomplex erzeugen. Noch weitere Fälle liegen nach Rudolph, Guttenberg und Hryniewiecki bei *Caryota mitis* bzw. *Arbutus Unedo* — wo oft eine wiederholte Septierung der Thyllenzelle eintritt — sowie bei *Meryta Denhamii* vor, welche

1) Neumann-Reichardt beschreibt einen Fall thylloiden Verschlusses bei Hydathoden. An Blättern von *Cyclamen*, die eine längere Zeit in trockener Zimmerluft gehalten sind, werden die Wasserspalten durch thyllenförmige Hervorwölbung einer oder mehrerer Nebenzellen in die Wasserhöhle verstopft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pflanze eine lokale Verdickung der Thyllenwand zeigt, wo diese der Spalte anliegt, und somit gewissermaßen eine Sklerotisierung stomatärer Thyllen aufweist. Nach CHARLIER kommen bei *Homogyne ferruginea* und *Bassia Fraseri* Spaltöffnungen mit stomatären, vom Mesophyll herrührenden Thyllen vor, die auch in vielen Fällen septiert sind und eine ähnliche Neigung zu lokaler Sklerifizierung, wie bei der oben beschriebenen *Merya*, aufweisen. Bei *Geranium* hat RAUNKIAER schon vor Jahren eine thylloide Zustopfung der an den Samenschalen auftretenden Spaltöffnungen beschrieben. Schließlich sei hinzugefügt, daß ich stomatäre Thyllenbildung bei noch zwei Pflanzen beobachtet habe, nämlich *Funckia undulata*, an den chlorophyllfreien Feldern panaschierter Blätter, und *Rhamnus cathartica* an den durch *Trichopsylla Walkeri* verursachten Blattgallen.

Eine eingehende Beschreibung der hier erörterten Verhältnisse erscheint in schwedischer Sprache an der Hand weiterer Untersuchungen zur pathologischen Entwicklung des Spaltöffnungsapparates in Kungl. Fysiografiska Sällskapets in Lund Handlingar, Bd. 39, 1919. (Lunds Universitets Årsskrift, II, 1919.)

Lund, pflanzenphysiologisches Institut, Oktober 1918.

Die Abbildungen 1—10, die sich sämtlich auf *Paeonia paradoxa* Anders. *f. leiocarpa* beziehen, stellen Tangentialschnitte durch die Innenseite des Pericarpiums dar. Betreffs der Figurenerklärung vgl. den Text. Vergröß. 170.

Literatur.

F. H. BILLINGS, A study of *Tillandsia usneoides*. (The Botanical Gazette. Vol. XXXVIII. 1904. S. 99.)

G. BRIOSI, Intorno all' anatomia delle foglie dell' *Eucalyptus globulus* Lab. Milano 1891.

A. CHARLIER, Contribution à l'étude anatomique des plantes à guttapercha et d'autres Sapotacées. Thèse. Paris 1905.

H. GEIGER, Beiträge zur pharmakognostischen und botanischen Kenntnis der Jaborandiblätter. Inaugural-Dissertation. Zürich 1897.

O. GERTZ, Untersuchungen über septierte Thyllen, nebst anderen Beiträgen zu einer Monographie der Thyllenfrage. (Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 12. Nr. 12. Lund 1916.)

H. v. GUTTENBERG, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. (Botan. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. XXXVIII. Bd. 1907. S. 383.)

B. HRYNIEWIECKI, Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen. (Bulletin Internat. de l'Académie des scienc. de Cracovie. Cl. des sc. math. et nat. Série B. 1912. S. 585.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

K. Linsbauer, Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. (Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. CXX. Bd. Abt. I. Wien 1911. S. 319.)

J. Menz, Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten. (Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. CXIX. Bd. Abt. I. Wien 1910. S. 33.)

A. G. Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen. 2. Die Kutikula der Blätter von *Dictyozamites Johnstrupi* Nath. (Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Bd. 42. n:o 5. Stockholm 1907.)

E. Neumann-Reichardt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten. (Beitr. z. Allgemeinen Botanik. I. Bd. 3. Heft. Berlin 1917. S. 301.)

V. A. Poulsen, Om Spalteaabningerne hos *Griselinia litoralis* Raoul og *Campanula Vidalii* Wats. (Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Kjöbenhavn. Bd. 67. 1916. S. 137.)

C. Raunkiaer, Fröskallens bygning og udviklingshistoria hos Geraniaceerne. (Botanisk Tidsskrift. Bd. 16. Kjöbenhavn 1888. S. 152.)

L. Rehfous, Les stomates des Célastracées. (Bulletin de la Société botan. de Genève. 2 me série. Vol. VI. 1914. S. 13.)

— —, Les stomates du *Thea sinensis* et une nouvelle méthode pour reconnaître des falsifications du the. (Bulletin de la Société botan. de Genève. 2 me série. Vol. VIII. 1916. S. 24.)

K. Rudolph, Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter. (Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. CXX. Bd. Abt. I. Wien 1911. S. 1049.)

W. Vischer, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. (Flora. 108. Bd. S. 1.)

G. Voss, Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. (Beihefte z. Botan. Centralbl. Bd. XXXIII. I. Abt. 1917. S. 71.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Gertz Otto

Artikel/Article: Über einen neuen Typus stomatärer Thyllenbildung nebst anderer Beobachtungen zur pathologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparates bei Paeonia paradoxa. 237-244