

# Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von *Aneimia* und *Niphobolus*.

Von Jos. Rauter, Stud. philos.

Mit 1 Tafel.

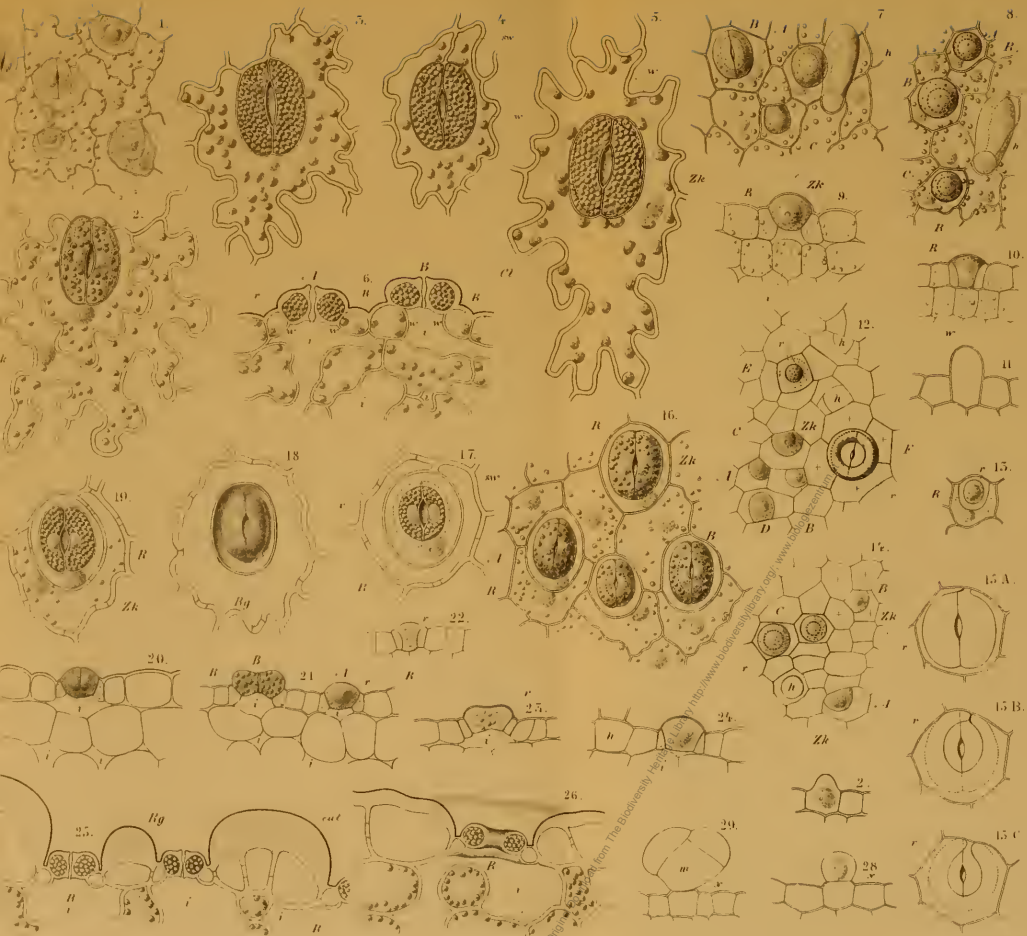
(Aus dem botanischen Laboratorium der Universität Graz.)

Zu den auffälligsten Formen der Spaltöffnungen gehören ohne Zweifel jene der *Aneimia*-Arten. Die beiden Schliesszellen sind hier, abweichend von den übrigen Pflanzen, nicht von zwei oder mehreren Oberhautzellen umgeben, sondern liegen in Mitte einer solchen (Fig. 5).

Dieses eigenthümliche Lagerungsverhältniss wurde bereits von Link an *Aneimia densa* entdeckt. Er gibt in seinen 1841 erschienenen „ausgewählten anatomisch - botanischen Abbildungen eine ganz naturgetreue Zeichnung davon (Heft III, Taf. IV, Fig. 8). — 24 Jahre später machte es Oudemans zum Gegenstande einer Mittheilung bei der 1865 abgehaltenen internationalen Versammlung der Botaniker zu Amsterdam. <sup>1)</sup> Da ihm die Abbildung Link's unbekannt geblieben, so glaubte er in dieser Beobachtung die Priorität zu besitzen. Eine Entwicklungsgeschichte der in Rede stehenden Organe ist ihm nach seinem eigenen Geständnisse nicht

---

<sup>1)</sup> Seine Mittheilung ist niedergelegt im „Bulletin du congrès international de botanique et d'horticulture réuni à Amsterdam les 7, 8, 10 et 11 Avril 1865; Rotterdam 1866.“ Die Schrift selbst war mir leider nicht zugänglich, daher ich die diessbezüglichen Angaben Hildebrand: „Ueber die Entwicklung der Farnkrautspaltöffnungen“ (Bot. Zeit. 1866 Nr. 32) und Strassburger: „Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen“ (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. V. Bd. pag. 309) entlehnte.



Digitized by Google  
 From The Botany Department, University of Cambridge  
<http://www.botany.cam.ac.uk/>



gelungen; er stellt darüber nur vier Vermuthungen auf, von denen sich aber keine als zutreffend erweist. Eine Wiederholung derselben erscheint mir daher überflüssig, umsomehr, als sie ohnedies in den beiden vorhin citirten Abhandlungen zu finden sind.

Hildebrand (l. c.) studirte zuerst den Entwicklungsgang dieser Gebilde bei *Aneimia fraxinifolia* und gelangte dabei zu folgendem Resultate. Die Spaltöffnung entsteht in der Weise, dass durch eine uhrglasförmige Wand, welche sich an die freie Aussenwand der Oberhaut ansetzt, eine linsenförmige Zelle abgeschnitten wird. Diese wächst nach unten kegelförmig aus und durchbohrt mit ihrer Spitze die darunter liegende Zellwand; dadurch entsteht eine umschliessende Ring- und eine central gelegene Zelle, welche letztere unmittelbar die beiden Schliesszellen erzeugt.

Eine ganz andere Ansicht stellt Strassburger (l. c.) auf. Nach ihm wird die „Specialmutterzelle“ des Schliessapparates, übereinstimmend mit der Mehrzahl der übrigen Farne durch eine U-förmige Theilwand abgeschnitten, welche mit ihren beiden Rändern die Seitenwand der „Urmutterzelle“ berührt und gleich vom Anfange an die ganze Höhe derselben einnimmt (vergl. Fig. 7 C). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst nun die Specialmutterzelle sehr bedeutend in ihrer hinteren freien Hälfte, sie rundet sich ab und das Resultat ist, dass sie von der hufeisenförmigen Schwesterzelle immer mehr und mehr umgriffen wird, bis sich schliesslich die beiden Enden der letzteren vereinigen. Dadurch wird die Specialmutterzelle mehr gegen die Mitte der Urmutterzelle gedrängt und so zu sagen abgeschnürt. An der Stelle, wo die Schenkel der früher hufeisen-, nun aber ringförmigen Schwesterzelle zusammenstossen, sollte eine doppelte Scheidewand verbleiben, welche auch später noch die Schliesszellen mit der Seitenwand der Oberhautzelle zu verbinden hätte, wie diess in Fig. 4 der Fall ist. Das Zusammenstossen der beiden Enden der Schwesterzelle erfolgt jedoch so früh, dass die Scheidewand zunächst unmöglich gesehen werden kann; gleichzeitig beginnt aber auch schon ihre Resorption, was zur Folge hat, dass ein continuirliches Zelllumen allsobald die Spaltöffnung ringförmig umgibt.

Diese Verschiedenheit der Ansichten in Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Aneimia-Spaltöffnungen bewog mich, den Gegenstand neuerdings aufzugreifen und einer genauen Unter-

suchung zu unterwerfen. Zugleich wollte ich mich auch überzeugen, ob nicht ähnliche Bildungen noch bei anderen Farrenkräutern sich vorfinden.

Kurz vor Abschluss vorliegender Beobachtungen kam mir noch eine kleine Notiz Strassburgers<sup>1)</sup> zu Gesichte, worin der Verfasser mittheilt, den Entwicklungsgang der Spaltöffnungen bei *Aneimia fraxinifolia* nochmals auf das sorgfältigste verfolgt und dabei gefunden zu haben, dass die Specialmutterzelle des Schliessapparates durch Ringtheilung angelegt wird. „Es bildet sich in der ursprünglichen Oberhautzelle eine ringförmig geschlossene Scheidewand, welche nur die obere und die untere Wand dieser Oberhautzelle berührt, und die Oberhautzelle zerfällt so in eine äussere annulare, hier ebenfalls inhaltsärmere und in eine innere, inhaltsreichere Zelle. Die Innenzelle wird also vom Anfang an von ihrer Schwesterzelle ringförmig umgeben und berührt nur die obere und untere Wand ihrer Mutterzelle.“ — Es sei schon im vorhinein erwähnt, dass ich diese Mittheilung Strassburger's vollinhaltlich bestätigen kann.

Bei meinen Untersuchungen erfreute ich mich nicht nur des Rathes meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Leitgeb, sondern wurde ausserdem noch auf brieflichem Wege durch Herrn Prof. E. Strassburger in Jena auf das Zuvorkommendste unterstützt, wofür ich mich beiden Herren zu innigem Danke verpflichte.

## Pteris longifolia L.

Bevor wir zu den Spaltöffnungen von *Aneimia* und *Nipholobus* übergehen, dürfte es zum Zwecke einer späteren Vergleichung nicht ganz überflüssig sein, den Entwicklungsgang der Spaltöffnungen, wie wir ihn bei der Mehrzahl der übrigen Farne finden, mit ein paar Worten zu besprechen<sup>2)</sup>. Als typisches Beispiel möge *Pteris longifolia* dienen.

<sup>1)</sup> In: „Die Befruchtung bei den Farrenkräutern“ (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. VII. Bd. pag. 393, Anm. 1).

<sup>2)</sup> Vergl. Hildebrand und Strassburger l. c.

Wie bei allen von mir untersuchten Farnen ist bloss die Unterseite der Fiederblättchen des Wedels (die Nerven ausgenommen) mit Spaltöffnungen versehen. Die Stomata sind im Allgemeinen mit ihrem Längsdurchmesser parallel den Fiedernerven erster Ordnung orientirt. Die beiden Schliesszellen, welche merklich über die Aussenfläche der Epidermis vorspringen, werden entweder nur von zwei oder von mehreren, hie und da sogar bis fünf stark gebuchteten und Chlorophyll führenden Oberhautzellen umfasst. Eine sehr häufig begegnende Lagerungsweise ist in Fig. 2 dargestellt.

Die Bildung der Spaltöffnungen geht sehr einfach vor sich. Durch eine U-förmig gebogene Wand (W. 1 in Fig. 1), welche in der vorderen und zugleich dem Blattrande zugekehrten Hälfte einer Oberhautzelle (Strassburger's „Urmutterzelle der Spaltöffnung“) auftritt, zerfällt diese in zwei Tochterzellen, in eine äussere von Hufeisenform, und in eine zwischen den Schenkeln des Hufeisens gelegene (Fig. 1). Letztere wiederholt nur abermals den soeben geschilderten Theilungsvorgang (Wand 2 in Fig. 1). Die vordere der dabei entstandenen Zellen, welche die Concavität ihrer Schwesterzelle ausfüllt, ist die Specialmutterzelle des Schliessapparates, und zerlegt sich unmittelbar in die beiden Porenzellen (Fig. 1 und 2); sie wird mithin durch den zweiten Theilungsschritt angelegt. Diess ist bei *Pteris longifolia* weitaus der häufigste Fall; selten entsteht sie schon beim ersten Theilungsacte. — Ob die Schliesszellen der fertigen Spaltöffnung nur von zwei (Fig. 2) oder von mehreren Zellen umlagert sind, hängt, wie aus Fig. 1 ersichtlich, vom Ansatz der U-förmigen Theilwand ab. — Die Entstehung der Chlorophyllkörner, welche allsobald nach vollendeter Wandbildung beginnt, schreitet successive von den älteren Zellen zu den jüngeren vor.

### ***Aneimia fraxinifolia* Radel.**

Die Epidermis an der Unterseite alter Wedel wird durch stark gebuchtete Tafelzellen gebildet, welche zwar nicht sehr zahlreiche, aber grosse Chlorophyllkörner und nicht selten auch noch einen schönen Zellkern enthalten. — Die Spaltöffnungen befinden sich, wie bereits erwähnt, in Mitten der Oberhautzellen (Fig. 5) und sind im Allgemeinen nach dem Nervenverlaufe der Fiederblättchen orientirt, fehlen jedoch den Nerven selbst. Die prall mit

Chlorophyll erfüllten Schliesszellen liegen nicht in der Ebene der angrenzenden Epidermis, sondern sind stets mehr oder weniger über dieselbe erhoben, wie es besonders deutlich Fig. 6 B. zeigt. Hier erscheinen die beiden Porenzellen der sie umschliessenden Ringzelle (R), welche vom Querschnitte durch die Spaltöffnung stets zweimal getroffen werden muss, fast nur mehr wie aufgelagert.

Die ersten Andeutungen der Spaltöffnungen machen sich bereits ziemlich nahe dem vorderen, fortwachsenden Rande der Fiederblättchen bemerkbar, wo die in Flächenansicht viereckigen oder polygonalen Epidermiszellen noch mit ebenen Wänden an einander stossen. Sie entstehen aber auch an älteren Gliederungen der Spreite, deren Oberhautzellen bereits gebuchtete Seitenwände besitzen, in denen schon die Bildung der Chlorophyllkörner begonnen hat (Fig. 8). — Die Anlage der Spaltöffnung ist aus Fig. 8 und 10 ersichtlich. Eine kreisförmig geschlossene Theilwand, welche in der Regel ganz nahe der vordern Seitenwand der Urmutterzelle auftritt (z. B. Fig. 8 C.) und gleich vom Anfange an die ganze Höhe derselben einnimmt, zerlegt sie in zwei sehr ungleiche Tochterzellen, nämlich in eine äussere ringförmige (R in Fig. 8 u. 10) und in eine central gelegene, von der Gestalt eines umgekehrten Kegelstutzes (Fig. 10). Letztere ist auch schon die Specialmutterzelle der Spaltöffnung, sie wird also mit dem ersten Theilungsschritte angelegt. Sie zeichnet sich gegenüber der Ringzelle durch reichen Plasmagehalt aus, indem der grösste Theil ihres Lumens vom mächtigen Zellkerne eingenommen wird (Fig. 9 und 10). Da die ringförmige Zellwand nach oben hin sich trichterförmig erweitert und ausschweift (Fig. 10), so ist es klar, dass sie bei höchster Einstellung auf die Fläche der jungen Epidermis nur undeutlich gesehen werden kann. Senkt man jedoch allmählig den Tubus des Mikroskopes, so wird sie immer deutlicher und erscheint schliesslich an der Stelle, wo sie sich an die untere Tangentialwand ihrer Mutterzelle ansetzt, als scharf contourirte Kreislinie von geringem Durchmesser (die punktirten inneren Kreise in Fig. 8 A und C). — Kaum ist die Specialmutterzelle entstanden, so beginnt sie bedeutend über die Oberfläche der Epidermis hervorzuwachsen (Fig. 9). Gleichzeitig nimmt auch die Bildung der Athemböhle ihren Anfang, indem unmittelbar unter der noch ungetheilten Specialmutterzelle ein kleiner Intercellularraum entsteht

(Fig. 9 i), der nach und nach sehr beträchtliche Dimensionen annimmt (Fig. 6). Dabei kommen Lagenveränderungen von Wänden vor. Die in Fig. 10 wenigstens in ihrem unteren Theile annähernd vertical zur Blattfläche gestellte Ringwand hat in Fig. 6 A und B eine sehr schief nach auswärts geneigte Lage angenommen (Wand r). Ferners wird auch die untere, Anfangs horizontale Wand, mit welcher die Ringzelle an das Mesophyll grenzt, wenigstens zum Theile immer mehr und mehr aufgestellt (vergl. die Wandst. w in Fig. 6, 9 und 10). Diese Wand erscheint nun auch häufig bei tieferer Einstellung auf Flächenansichten älterer Spaltöffnungen als eine elliptische, nicht selten schwach-wellige Linie (die punktirte Linie w in Fig. 4, 5 und 7 B). Ihre Deutlichkeit wird um so grösser, je mehr sich die Wand w der verticalen Lage nähert; so würde sie in Fig. 6 B sehr scharf contourirt hervortreten, während sie bei einer Lage wie Fig. 6 A kaum zu bemerken sein dürfte. In welcher Weise bei diesen Vorgängen ein Hinausheben der Spaltöffnung aus der Ebene der Epidermis stattfindet, ist aus Fig. 9 und 6 zu ersehen. — Hat die Specialmutterzelle eine Grösse erreicht, wie sie etwa jener v. Fig. 9 entspricht, so theilt sie sich in die beiden Schliesszellen (Fig. 7 B), welche allsobald mit Chlorophyllkörnern erfüllt werden, die merklich kleiner sind als jene der Ringzelle (Fig. 5). Nun spaltet sich noch die Scheidewand zwischen den Schliesszellen (Fig. 7 B), letztere verdicken sich in eigenthümlicher Weise (Fig. 6) und die Spaltöffnung ist fertig. Sie wird durch die schliesslich noch eintretende, sehr bedeutende Streckung der Ringzelle immer mehr und mehr der Wand ihrer Urmutterzelle entrückt (vergl. Fig. 7 B mit Fig. 5).<sup>1)</sup> — Ganz ähnlich gebaute Spaltöff-

---

<sup>1)</sup> Der soeben geschilderte Entwicklungsgang der Aneimia-Spaltöffnungen widerspricht der Eingangs erwähnten Ansicht Hildebrand's, sowie jener früheren von Strassburger, steht jedoch vollkommen im Einklange mit der jüngst mitgetheilten Notiz des letzteren Forschers (l. c.). — Wie Hildebrand zu seiner Anschauung kam, ist mir nicht vollkommen klar geworden, obgleich zugegeben werden muss, dass bei etwas schiefer Lage des Wedelquerschnittes und bei nicht genau medianer Einstellung auf die kegelförmige Specialmutterzelle möglicherweise ähnliche Bilder entstehen können, wie er sie auf T. X Fig. 9 u. 10 (l. c.) darstellt. Seine übrigen Abbildungen von Jugendstadien, insbesondere Fig. 3, 11 und 12 sind ganz richtig, werden jedoch falsch gedeutet.



nungen wie *Aneimia fraxinifolia* besitzt nach den Angaben Link's und Hildebrand's *An. densa* Link, — nach meinen eigenen Beobachtungen *An. phyllitidis* Sw., welche Pflanze ich der Güte des Herrn Dr. H. Reichardt, Custos am bot. Garten in Wien, verdanke.

Bis jetzt wurde nur jene Form der Spaltöffnungen besprochen, wo die Schliesszellen von einer Ringzelle mit continuirlichen Lumen umgeben sind; es kommen jedoch auch hin und wieder Ausnahmefälle von dieser gewöhnlichen Lagerungsweise vor. <sup>1)</sup> Die beiden Haupttypen, unter denen sie auftreten, sind durch die Figuren 3 und 4 veranschaulicht. In Fig. 3 berührt die Spaltöffnung mit ihrem vorderen Ende vollkommen die Wand der Urmutterzelle, und wird statt von einer ring-, bloss von einer hufeisenförmigen Zelle umgriffen, ganz so, wie wir es bei den meisten übrigen Farrenkräutern, z. B. bei *Pteris longifolia* (Fig. 2) beobachten können. Die Entstehung der Specialmutterzelle ist hier vollständig klar, — sie wird durch eine U-förmige Wand am vorderen Ende einer Oberhautzelle abgeschnitten (Fig. 7 C). In Fig. 3 und Fig. 7 C stehen die Ansatzränder dieser Wand noch ziemlich weit von einander ab, lehnen also ein nicht unbedeutendes Stück der vorderen Seitenwand der Urmutterzelle zwischen sich auf; man beobachtet aber auch Fälle, und zwar mit dem eben erwähnten durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden, wo die Enden der U-förmigen Wand sich so weit genähert haben, dass die Spaltöffnung kaum mehr den Rand der Urmutterzelle zu berühren scheint.

Diess führt uns vermittelnd zur zweiten Form der abnormen Bildungen, wie wir sie in Fig. 4 sehen. Der Schliessapparat ist bereits in das Innere der Oberhautzelle gerückt, steht jedoch noch mit dem Rande derselben durch eine Wand (sw) in Verbindung, welche die Continuität des Lumens der Ringzelle unterbricht. — Da derlei Fälle bei *An. fraxinifolia* nur sporadisch vorkommen, so ist diese Pflanze ein sehr ungünstiges Object, um daran die Entstehung dieser merkwürdigen Wand zu studiren. Ohne besondere Schwierigkeit müsste jedoch ihre Erklärung bei *An. villosa* gelingen, wo sie nach Strassburger (l. c.) constant vorhanden ist. Leider konnte ich mir diesen Farn trotz aller Bemühungen bis jetzt noch nicht verschaffen. Die wenigen Beobachtungen, welche ich bezüglich obiger Wand an *Aneimia fraxi-*

<sup>1)</sup> Vergl. Hildebrand l. c.

nifolia machen konnte, berechtigen mich noch nicht, eine ganz bestimmte Erklärung ihrer Entstehung zu geben. So viel ist jedoch gewiss, dass dabei nur zwei Möglichkeiten zulässig sind. Nach der ersteren entstünde sie in folgender Weise: Die Specialmutterzelle der Spaltöffnung wird durch eine O-förmige Wand angelegt, welche jedoch nicht vollkommen in sich geschlossen ist, sondern noch zwei Bogenschenkel besitzt, die mit ihren einander genäherten Rändern an die vordere Seitenwand der Urmutterzelle sich ansetzen, wobei sie nur einen sehr schmalen Streifen dieser letzteren zwischen sich einschliessen (vergl. Fig. 15 A). Wirkt nun ein kräftiger hydrostatischer Druck in der äusseren, fast ringförmigen Zelle, so wird die von ihr umgriffene Specialmutterzelle im vordersten Theile so zusammengedrückt, dass sich die dort ohnehin sehr genäherten Wände berühren und vollkommen mit einander verschmelzen (vergl. die zu *Niphobolus* gehörige Figur 15 B). Diese Anfangs noch sehr kurze Doppelwand verlängert sich nun entsprechend der Streckung der Epidermiszelle und nimmt nicht selten sogar eine geschlängelte Form an (W. sw in Fig. 4).<sup>1)</sup> Die zweite Erklärungsweise wäre folgende: Die vordere Seitenwand der Urmutterzelle wird von der Specialmutterzelle nur mehr tangirt, längs des schmalen Contactstreifens bildet sich eine Membranleiste, welche der Streckung der Oberhautzelle folgend, sich zur Zellwand verlängert. — Welche von diesen zwei Erklärungsweisen die richtige ist, wage ich jetzt noch nicht zu entscheiden. Wahrscheinlicher kommt mir jedoch die erstere vor, einerseits, weil mir dafür einige directe Beobachtungen bei den analog gebauten Spaltöffnungen von *Niphobolus Lingua* vorliegen (Fig. 15), anderseits, weil sie mit der Eingangs besprochenen Ansicht Strassburger's harmoniren würde (l. c. pag. 311). — Uebrigens wären auch beide Bildungsweisen neben einander denkbar.

Zerstreut zwischen den Spaltöffnungen befinden sich sehr ein-

<sup>1)</sup> Der Umstand, dass an älteren Stadien niemals eine Trennungslinie zwischen den beiden Wandstücken beobachtet wird, zeigt nur, dass ihre Verschmelzung eine sehr innige ist. Aehnliche Vereinigungen von Zellwänden mit vollkommener Verwischung der Berührungsfläche finden wir beispielsweise bei der Zusammensetzung der sogenannten Pseudogewebe von *Pedicularis*, *Coelastrum* und *Hydrodictyon*.

fach gebaute Haare, bestehend aus einer in der Oberhaut steckenden Basal- und aus einer freien, meist keulenförmigen Endzelle (h in Fig. 7 u. 8), welche unter spitzem Winkel zur Oberfläche des Fiederblättchens geneigt und nach vorn und auswärts gerichtet ist. — Die Haare treten im Allgemeinen früher auf, als die Spaltöffnungen. Zunächst dem fortwachsenden Rande erscheint die Unterseite der Fliederblättchen nur mit jungen Haaren besetzt, erst weiter nach innen zu werden die Anfänge der Spaltöffnungen sichtbar. Die Haarmutterzelle wird durch eine stark gebogene, hier und da sogar U-förmige Wand abgeschnitten, welche fast ausnahmslos am Vorderende der zu dieser Zeit noch von ebenen Wänden begrenzten Oberhautzellen auftritt. — Da an jungen Abschnitten der Lamina die Haare noch dicht gedrängt stehen, so erschweren sie auf Flächenschnitten sehr häufig die Beobachtung der sich zwischen ihnen entwickelnden Spaltöffnungen. Ueberdiess kann bei noch nicht hinreichender Vertrautheit mit dem zu untersuchenden Objecte hier und da auch eine Verwechslung der ersten Jugendstadien beider Gebilde unterlaufen. Achtet man jedoch auf den Umstand, dass die trichterförmig nach aussen erweiterte Ringwand, durch welche die Specialmutterzelle der Spaltöffnung abgeschnitten wird, bei successive tieferer Einstellung auf die Epidermis als immer schärfer gezeichnete Kreislinie hervortritt und dabei immer weiter von der Seitenwand der Urmutterzelle abrückt, während das junge Haar (Fig. 11) stets dem Vorderrande einer Oberhautzelle anliegt, — so klärt sich in der Regel sehr bald jeder Zweifel über die Natur des vorliegenden Gebildes auf.

### **Niphobolus Lingua** Sogl.

Bis jetzt war die eigenthümliche Lagerungsweise der Spaltöffnung in der Mitte einer Oberhautzelle nur bei obgenannten *Aneimia*-Arten bekannt. Die Vermuthung, dass sich ähnliche Bildungen auch noch anderweitig vorfinden dürften, bewog mich, die Farne unseres botanischen Gartens darauf hin zu untersuchen. Ich war nun dabei wirklich so glücklich, in *Niphobolus Lingua* eine Pflanze zu finden, deren Spaltöffnungsapparat im Wesentlichen mit jenem von *Aneimia* übereinstimmt, aber einen noch viel interessanteren Bau aufweist.

Die Epidermis ganz alter Wedel besteht aus nahezu eben so breiten wie langen Tafelzellen, die nur sehr wenige und kleine Chlorophyllkörner enthalten, und mit schwach welligen, von feinen Porenkanälen durchzogenen Seitenwänden an einander stossen. Die freien Aussenwände sind mächtig verdickt und zeichnen sich durch schöne Schichtung aus, welche besonders deutlich nach Einwirkung verdünnter Kalilösung hervortritt (Fig. 25). Die von einem dichten Haarfilze überzogene Unterseite des zungenförmigen Wedels ist mit zahlreichen Spaltöffnungen besetzt, welche bezüglich der Orientierung ihrer Längsdurchmesser in der Mehrzahl der Fälle wenigstens annähernd dem Verlaufe der Fiedernerven folgen. Die Spaltöffnungen liegen nicht in einer Ebene mit der benachbarten Epidermis, sondern sind in trichterförmige Vertiefungen derselben versenkt, so zwar, dass man auf sehr dünnen Flächenschnitten der Oberhaut nur die quer getroffenen Trichter, nicht aber die Spaltöffnungen selbst zu Gesichte bekommt (Fig. 25). Ueber die Lagerung des Schliessapparates orientirt man sich am einfachsten bei Betrachtung der abgezogenen Epidermis von Unten. Unsere Figuren 17 und 19 stellen solche Ansichten dar. Die beiden dicht mit Chlorophyll angefüllten Porenzellen sind von einer meist ganz regelmässig gestalteten, elliptischen Ringzelle (R) mit sehr engen Lumen umrahmt, welche in ihrem hellen, wässrigen Inhalte nur hin und wieder einige Chlorophyllkörner zeigt, jedoch stets mit einem deutlichen Zellkerne (Zk) versehen ist, der ziemlich constant in ihrer unteren Krümmung gelegen erscheint. Dass die Ringzelle nicht genau auf gleicher Höhe mit den Schliesszellen sich befindet, davon kann man sich schon an Flächenansichten (Fig. 17) bei wechselnder Einstellung des Mikroskopes überzeugen. Sehr klar tritt diess jedoch erst auf Quer- und Längsschnitten durch die Spaltöffnungen wie Fig. 25 und 26 hervor. Besonders instructiv ist letztere Figur. (Vergl. dazu die Tafelerklärung.) Die Ringzelle (R) bildet gleichsam einen wulstförmigen Rahmen, dessen oberem und innerem Rande die Porenzellen aufgelagert sind. Diese erscheinen also über die für ihre Aufnahme zu enge Oeffnung des Ringes mehr oder minder emporgehoben.

**Entwicklung.** Die Spaltöffnungen von *Niphobolus* stimmen bezüglich ihres Entwicklungsganges einerseits mit jenen von *Pteris*, andererseits wieder mit jenen von *Anemia* überein. Die Urmutterzelle zerlegt sich zunächst, wie bei *Pteris* durch

eine U-förmige oder wenigstens stark gebogene Wand, die normal in ihrer vorderen, dem Blattrande zugekehrten Hälfte (Fig. 12 A, B, C; Fig. 13; Fig. 14 A), ausnahmsweise aber auch in ihrem hinteren Theile auftritt (Fig. 12 D), in zwei Tochterzellen, eine hufeisenförmige, und eine den Raum zwischen den Schenkeln des Hufeisens ausfüllende. Diese letztere, welche wir nach dem Vorgange Strassburgers als „Mutterzelle ersten Grades“ bezeichnen wollen, theilt sich nun wieder unter ganz analogen Verhältnissen wie bei Aneimia durch eine trichterförmig nach aussen erweiterte Ringwand (W. r in Fig. 12—14; Fig. 22) in eine plasmärmere annulare, und eine plasmareichere central gelegene Zelle. Diese wird nun zur Specialmutterzelle der Spaltöffnung, und zerfällt, nachdem sie eine bestimmte Grösse erreicht, in die beiden Porenzellen (Fig. 12 F und Fig. 20). Die Specialmutterzelle wird also abweichend von Aneimia, aber übereinstimmend mit Pteris erst durch den zweiten Theilungsschritt angelegt. Diess ist der häufigste Fall. Es kommen jedoch auch vereinzelte Ausnahmen vor, wo die Bildung der U-förmigen Wand unterbleibt, und die Specialmutterzelle schon beim ersten Theilungsacte entsteht (Fig. 14 C). Solches kommt jedoch in der Regel nur an den ganz jungen Parthien der Epidermis vor, welche sich nahe der fortwachsenden Wedelspitze befinden; bei Spaltöffnungen hingegen, die sich in bereits älteren Oberhautzellen bilden, geschieht die erste Anlage stets durch Auftreten einer bogenförmigen Theilwand (Fig. 13). — Ob die Annularzelle schliesslich nur zwischen zwei oder zwischen mehreren Epidermiszellen liegt, hängt, abgesehen von etwaigen nachträglichen Theilungen in diesen, schon vom ursprünglichen Ansätze der U-förmigen Wand ab; man vergleiche diessbezüglich Fig. 13 mit 19, Fig. 12 A und B mit Fig. 16 A und B. Die Lage der Ringzelle zwischen vier kreuzweise gestellten Oberhautzellen, wie wir sie in Fig. 12 E und F sehen, wird durch das Jugendstadium B in Fig. 14 vollkommen erklärt. — Kurz nachdem die Specialmutterzelle angelegt ist, beginnt auch schon an ihrem Grunde die Bildung eines kleinen Interzellularraumes (Fig. 21 A und Fig. 24), der sich rasch vergrössert (Fig. 20, 21 B, 23), und schliesslich zu einer sehr ausgedehnten, nach allen Seiten hin communicirenden Athemhöhle sich ausdehnt (Fig. 25 und 26). — Während dieser Vorgänge werden die Schliesszellen allmählig aus der Oberfläche der Epidermis herausgehoben, wobei ganz dieselben

Lagenveränderungen von Wänden stattfinden, wie wir sie bei Aneimia kennen gelernt. Solche Entwicklungszustände zeigen Fig. 16 von der Fläche und Fig. 21 im Querschnitte. — Nun erst fangen die um die Ringzelle lagernden Epidermiszellen an, sich bedeutend zu erhöhen, wodurch endlich der Spaltöffnungsapparat auf den Grund einer trichterförmigen Einsenkung der Oberhaut zu liegen kommt. (Fig. 25 und 26.)

Noch sind einige Abweichungen zu berücksichtigen, welche hie und da an den in Rede stehenden Gebilden beobachtet werden. Sie können sowohl die Ringzelle als auch die von ihr umfassten Porenzellen betreffen. Was die erstere anbelangt, so kommen öfters Fälle vor, wo sie, statt der Seitenwand der Urmutterzelle anzuliegen (Fig. 19), in das Innere derselben geschoben, und mit ihrem Rande nur noch durch eine kurze Wand verbunden ist (sw in Fig. 17). In anderen Fällen ist aber auch diese Verbindung nicht mehr vorhanden, die Ringzelle liegt in Mitten einer Oberhautzelle und wird von dieser eben so umschlossen, wie sie selbst wiederum die Porenzellen einrahmt (Fig. 18). Aber auch der Schliessapparat zeigt manchmal eine abnorme Lagerungsweise, indem er der Seitenwand der „Mutterzelle ersten Grades“ entweder unmittelbar anliegt, oder mit ihr nur noch durch eine stiel förmige Wand in Verbindung steht (Fig. 15 B). — Was die abnorme Lage der Ringzelle in Fig. 18 anbelangt, so kommt sie auf sehr einfache Weise dadurch zu Stande, dass schon der erste Theilungsact in der Urmutterzelle sich durch Bildung einer Ringwand vollzieht. — Bezüglich der Entstehung der stiel förmigen Wand gilt das bereits für Aneimia Gesagte, jedoch mit dem Unterschiede, dass die dort sub 1 nur vermuthungsweise aufgestellte Ansicht hier durch einige directe Beobachtungen gestützt ist. Eines dieser Beobachtungsergebnisse liegt in den Figuren 15 A, B und C vor, welche ein und dasselbe Object bei drei verschiedenen Einstellungen des Mikroskopes zeigen. Bei höchster (A) und tiefster Einstellung (C) bemerkt man, dass die Wand r, durch welche die Specialmutterzelle des Schliessapparates abgeschnitten wurde, mit noch ganz deutlich getrennten Enden an die vordere Seitenwand der Mutterzelle sich ansetzt, dass aber diese Endstücke in Folge des hydrostatischen Druckes, welchen der Inhalt der unterbrochenen Ringzelle ausübt, gegen einander convex ausgebaucht sind. In Fig. B, welche ein Bild bei mittlerer Einstellung gibt, ist die gegenseitige Ausbauchung am

stärksten, sie hat bereits die Vereinigung der beiden Membranstücke herbeigeführt. Das Zusammenstossen erfolgt also zuerst ungefähr auf halber Höhe der Ringzelle, und schreitet von da aus nach oben und unten vor. Dabei geht ihre Verschmelzung so rasch vor sich und ist eine so innige, dass allsobald jede Andeutung der Contactfläche verschwindet. — Ob die soeben geschilderte Entwicklungsart der stielförmigen Wand auch die einzige ist, oder ob für gewisse Fälle die bei Aneimia sub 2 erörterte Möglichkeit in Rechnung zu ziehen ist, darüber konnte ich wegen der Ungünstigkeit des Beobachtungsobjectes nicht ins Reine kommen.

Ich schliesse hier einige Bemerkungen über die auf der Unterseite des Wedels vorkommenden Sternhaare an, deren Entwicklungsgeschichte, obgleich nicht genau und nur gelegentlich mit jener der Spaltöffnungen studirt, dennoch Manches ergab, was der Erörterung werth ist. Die Sternhaare zeigen ausgewachsen folgenden Bau: Auf einem Stiele, der aus mehreren übereinander gestellten, cylindrischen Elementen besteht, sitzt eine grosse, nach obenhin bedeutend erweiterte Zelle (vergl. m in Fig. 29), welche bis 12 und mehr sternförmig ausstrahlende Zellen von der Form lang zugespitzter Kegel trägt. — Die Anlage der Mutterzelle dieser Trichome geschieht durch 1—3, meist bogenförmig verlaufende Wände, die sich ohne durchgreifende Gesetzmässigkeit an einander ansetzen, und dabei nicht selten die Theilungen nachahmen, welche bei *Begonia* und den *Crassulaceen* die Spaltöffnungen anlegen (Fig. 12 h). Die Entstehungsfolge dieser Wände lässt sich selbst an alten Stadien noch leicht erkennen. — Die weitere Ausbildung der Haarmutterzelle zeigen die Figuren 27—29. In Fig. 27 hat sie sich durch gesteigertes Flächenwachsthum ihrer Aussenwandung zu einer Papille ausgestülpt, welche nicht die ganze Breite der ersteren einnimmt, und daher bei Betrachtung von oben Bilder wie Fig. 14 h geben muss. <sup>1)</sup> In Fig. 28 besteht das junge Trichom bereits aus zwei Zellen, deren obere sich kopfig abgerundet hat. Aus letzterer geht der Haarstern hervor, indem sie sich bedeutend vergrössert und Wände bildet, durch welche an ihrem Scheitel calottenförmige Zellen abgeschnitten werden (Fig. 29). — Nachdem noch fernere Theilungen in diesen eingetreten, wachsen

<sup>1)</sup> Eine Verwechslung solcher Papillenquerschnitte mit jungen Spaltöffnungen (wie etwa Fig. 14 C) ist wohl kaum möglich, sobald man sie unter allmählig veränderter Einstellung des Mikroskopes einer genaueren Prüfung unterzieht.

die dabei entstandenen Zellen zu den, wenigstens annähernd in einer Ebene gelegenen Sternzacken aus. Der Stiel des Trichoms bildet sich durch Verlängerung des in Fig. 28 und 29 mit x bezeichneten, freien Membranringes der Basalzelle. — Sparsam zerstreut zwischen den Sternhaaren kommen noch Drüsenhaare vor. Sie bestehen aus einem in der Regel mehrgliederigen Stiele, der entweder nur eine einzige, oder was häufiger der Fall ist, zwei rundliche, von einander isolirte und dichotomisch ausspreizende Drüsenzellen trägt.

Vergleichen wir zum Schlusse die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen, wie wir sie bei *Pteris longifolia* als Muster für die Mehrzahl der Farne kennen gelernt, mit jener der analogen Organe von *Aneimia* und *Niphobolus*, so finden wir, dass diessbezüglich kein so wesentlicher Unterschied herrscht, als es auf den ersten Blick erscheinen mag, sondern dass beide Bildungsweisen durch eine ganze Kette von Zwischengliedern (wie Fig. 3, 4, 15) mit einander verbunden sind. Aus der U-förmigen Theilwand, durch welche bei *Pteris* die Specialmutterzelle der Spaltöffnung abgeschnitten wird, ist bei *Aneimia* und *Niphobolus* durch eine Reihe von Uebergangsformen hindurch allmählig eine O-förmige geworden.

Noch auf einen Anknüpfungspunkt möchte ich aufmerksam machen. Er besteht darin, dass bei *Aneimia* die durch Ringtheilung angelegte Specialmutterzelle der Spaltöffnung sehr häufig eine unverkenubare Beziehung zum Vorderrande der Urmutterzelle aufweist, indem sie ihm merklich näher liegt, als dem Hinterrande derselben (vergl. Fig. 7 und 8). Selbst an alten Stadien findet man dieses eigenthümliche Lagerungsverhältniss hin und wieder noch deutlich ausgesprochen (Fig. 5).

Aehnliche Ringtheilungen, wie wir sie im Verlaufe vorliegender Untersuchungen nachgewiesen, kommen nach Strassburger und Kny auch bei Anlage der Farrenkraut-Antheridien vor. <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Strassburger: „Die Befruchtung bei den Farrenkräutern“ (Pringsh Jahrb. f. wiss. Bot. VII. Bd. pag. 392). — Kny: „Ueber den Bau und die Entw. des Farrn-Antheridiums“ (Separatabdr. aus d. Monatsber. d. k. Akad. d. W. in Berlin vom Mai 1869). — Eine frappante Aehnlichkeit mit Querschnitten durch junge Spaltöffnungen von *Aneimia* und *Niphobolus* weist seine Fig. 9 auf (reife Antheridien v. *Ceratopteris thalictroides*), nur dass sich hier an Stelle der Athemböhle die Mutterzelle der Samenbläschen befindet.



## Erklärung der Tafel.

Die Figuren sind sämtlich mit der Camera lucida gezeichnet und zwar Fig. 15 bei 500maliger, alle übrigen bei 370maliger Vergrößerung.

In allen Figuren bezeichnet:

- r — Ringwand;
- R — Ringzelle;
- Zk — Zellkern;
- i — Interellularraum resp. Athemböhle;
- h — Haar.

### *Pteris longifolia* L.

- Fig. 1. — Ein Stück Oberhaut mit Jugendstadien der Spaltöffnungen, von oben gesehen.
- Fig. 2. — Fertige Spaltöffnung von oben.

### *Aneimia fraxinifolia* Radd.

- Fig. 3—5. — Ausgewachsene Spaltöffnungen, von oben. Die punktirte Linie w in Fig. 4 und 5 gehört der Ringzelle an, welche die Schliesszellen unterteuft, Cl. Chlorophyllkörner.
- Fig. 6. — Querschnitt durch zwei fertige Spaltöffn.
- Fig. 7 und 8. — Flächenansichten der jungen Epidermis von oben mit verschiedenen Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen.
- Fig. 9 und 10. — Junge Spaltöffnungen am Querschnitte durch den Wedel.
- Fig. 11. — In der Entwicklung begriffenes Haar. Querschnitt durch die Unterseite des Wedels.

### *Niphobolus Lingua* Spgl.

- Fig. 12—14. — Junge Oberhaut nach dem Auftreten der Mutterzellen und Specialmutterzellen der Spaltöffnungen; Fig. 12 von unten, Fig. 13 und 14 von oben darauf gesehen.
- Fig. 15 A, B und C. — Eine und dieselbe Spaltöffnung von der Fläche betrachtet, und zwar in A bei höchster, — B bei mittlerer und C bei tiefster Einstellung auf den Grund der Epidermis.

- Fig. 16. — Flächenansicht der halbausgewachsenen Epidermis von oben; die Spaltöffnungen springen noch über ihre Aussenfläche vor.
- Fig. 17. — Fertige Spaltöffn. von unten. Bei tieferer Einstellung nehmen die Schliesszellen an Umfang zu, was durch die punktirte Ellipse angezeigt ist.
- Fig. 18. — Eine Spaltöffnung von oben, in körperlicher Auffassung gezeichnet. Die Ringzelle selbst ist nicht sichtbar, wohl aber der unmittelbar über ihr liegende ringförmige Graben (Rg), welcher in Fig. 25 bei Rg quer durchschnitten ist.
- Fig. 19. — Erwachsene Spaltöffnung von unten, mit sehr deutlicher Ringzelle.
- Fig. 20—22. — Querschnitte durch junge Spaltöffnungen, senkrecht auf den Verlauf der Fiedernerven erster Ordnung geführt.
- Fig. 23—24. — Längsschnitte durch Spaltöffn., parallel zum Verlaufe der Fiedernerven.
- Fig. 25. — Fertige Spaltöffnungen im Querschnitte. Die deutlich geschichteten Aussenwände der Oberhautzellen nach Einwirkung verdünnter Kalilösung etwas aufgequollen.
- Fig. 26. — Längsschnitt durch eine Spaltöffnung parallel zur Spalte derselben, so dass die eine der beiden Schliesszellen, sowie die Hälfte der Ringzelle entfernt ist; das Ganze in körperlicher Auffassung.
- Fig. 27—29. — Drei verschiedene Jugendzustände der Sternhaare; Querschnitt durch die Unterseite des Wedels.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1870

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Rauter Josef

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von Anemia und Niphobolus. 188-203](#)