

# Stomata an Antheren

## I. Anatomischer Teil

Von

Griseldis KENDA

Mit 1 Abbildung

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)

Eingelangt am 4. April 1951

Die Spaltöffnungen sind als Organe, die den Gasaustausch der Pflanze regulieren, an den assimilierenden Laubblättern besonders zahlreich, typisch ausgebildet und normal funktionsfähig. Man hat daher frühzeitig das Vorkommen von Stomata als Charakteristikum der Laubblätter betrachtet und war zunächst erstaunt, sie auch an anderen Organen anzutreffen.

Immerhin ist das Vorkommen von Spaltöffnungen an nicht assimilierenden Organen der Pflanze, vor allem an den Blättern der Blütenregion, schon bald vielen Forschern aufgefallen.

RUDOLPHI (1807) erwähnt, daß Stomata fast ausnahmslos auf Perianthblättern zu finden sind. Auch HILDEBRAND (1861) kommt zu der Ansicht, daß Spaltöffnungen auf Blumenblättern recht häufig sind, über ihre Funktionsfähigkeit hat er sich nicht geäußert. Die Annahme CZECH's (1869), daß die Stomata an nicht grünen Organen immer geschlossen sind, und HILLER's (1884) Vermutung, daß die meisten Stomata an Blütenteilen die Fähigkeit sich zu öffnen und zu schließen verloren haben, hat CHESTER (1897) nur teilweise bestätigt. Sie meint, daß man den Bau der Stomata der Blütenregion durchaus nicht immer als rudimentär oder abnorm bezeichnen darf und führt als Beispiel die Corollenblätter von *Lilium bulbiferum* an, deren Spaltöffnungen von normalem Bau und ohne weiteres imstande sind, ihre Öffnungsweite, sei es im Experiment unter dem Einflusse wasserentziehender Mittel zu schließen, sei es im natürlichen Rhythmus von Tag und Nacht, beziehungsweise Licht und Dunkel zu ändern. CHESTER äußert sich dahin, „daß sich regelrecht funktionierende Spaltöffnungen noch häufiger finden werden“. Über das nicht seltene Vorkommen weit offener Stomata auf Antheren äußert sie sich: „Der Bau ist hier ein solcher, daß ein Spaltenverschluß beinahe unmöglich ist.“

Nach PORSCH (1905) treten Spaltöffnungsapparate „als Erbstück einer früheren Arbeitsnotwendigkeit“ noch dort auf, wo sie jetzt „physiologisch gänzlich überflüssig“ sind, vor allem an jenen Blattorganen, „welche gegenwärtig nicht mehr oder kaum nennenswert assimilieren, aber phylogenetisch aus assimilierenden Blättern hervorgegangen sind“. Er führt u. a. als Beispiele die Keimblätter, Blumenblätter und Antheren an und meint, „in allen den erwähnten Fällen erscheint dieses Erbstück in verschieden hohem Grade rückgebildet und damit funktionslos“.

Auch HOFMANN (1931) weist darauf hin, daß, da die Blütenblätter metamorphosierte Laubblätter sind, ihre Spaltöffnungen Erbstücke des assimilierenden Laubblattes darstellen. PORSCH (1905) meint, der Spaltöffnungsapparat stelle einen Organkomplex dar, „der, wenn einmal erworben, ohne Rücksicht auf seine jeweilige aktuelle Funktionsnotwendigkeit in hohem Grade erblich fixiert erscheint“.

HOFMANN will aus der Anzahl der noch erhaltenen nicht rudimentären, funktionsfähigen Stomata das Atmungs- und Transpirationsbedürfnis der einzelnen Blütenorgane erkennen. Die Stomata auf Blütenblättern und Antheren sind daher für HOFMANN durchaus keine „physiologisch überflüssigen Erbstücke“. Sie sieht in ihnen vielmehr Organe, welche der Atmung und Transpiration dienen. Auch HOFMANN findet die Spaltöffnungen auf den Antheren meist weit offen und hält bei der großen Spaltenweite ein völliges Schließen für unmöglich. Sie konnte aber neben den extrem und dauernd offenen doch eine „ziemliche Anzahl von funktionierenden Stomata“ feststellen.

Wegen der relativen Schwierigkeit der Beobachtung liegen über die Spaltöffnungen an den Antheren viel weniger Angaben vor als über die an Blütenblättern. Gerade die Antheren aber sind die am stärksten metamorphosierten Blattorgane der Blütenregion und an den Stomata der Antheren sind daher auch in bezug auf Bau und Funktion eventuell tiefgehende Veränderungen gegenüber dem Normaltypus an den Laubblättern der betreffenden Pflanzen zu erwarten. Auf Grund dieser Überlegung befaßt sich die vorliegende Untersuchung ausschließlich mit den Spaltöffnungen der Antheren.

Die Arbeit stellt ein Glied in einer Reihe von Untersuchungen dar, die im Pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz ausgeführt wurden und sich auf Spaltöffnungen an Pflanzen und Pflanzenorganen beziehen, deren Hauptfunktion nicht die der Kohlensäure-Assimilation ist. Aus der Reihe dieser zum Teil unveröffentlichten Arbeiten seien folgende angeführt: MEISSNER (1937) untersuchte die als Wasserspalten spezialisierten Öffnungen, REUTER (1938) die besonders weitgehend modifizierten Schließzellen der *Nepenthes*-Kanne, DE ROTA (1946) die Spaltöffnungsapparate an Früchten, HELIGE (1947) die am Sporogon auftretenden Stomata von Laubmoosen und die von *Azolla*, POLZER (1948) die Stomata an Kotyledonen, SCHMID-SCHMIDSFELDEN (1949) die an unterirdischen Blattorganen. Neben Anatomie und Funktionsfähigkeit der Spaltöffnungsapparate an den genannten Organen wurde bei allen diesen Studien besonders die Protoplastik der Schließzellen eingehend untersucht. Es lag dabei stets folgende Fragestellung zugrunde: Die funktionierenden Schließzellen der Laubblätter unterscheiden sich in ihren protoplastischen Eigenschaften ganz wesentlich von den übrigen Epidermiszellen. So bilden ihre Schließzellen im Dunkeln Stärke, die sich im Lichte wieder in lösliche Kohlehydrate umwandeln, offenbar ohne diese abzuleiten. In den assimilierenden chlorophyllführenden Mesophyllzellen sind die Verhältnisse dagegen gerade umgekehrt. Bei Tage enthalten die Zellen reichlich Stärke, die in der Nacht in einfache Kohlehydrate übergeführt und an die Verbrauchsorte abgeleitet werden. Ferner sind die Schließzellen in weit höherem Maße für Harnstoff und Glycerin permeabel, als

dies bei den Epidermiszellen der Fall ist. Dabei ist die Permeabilität sowohl von der Öffnungsweite wie vom Alter der Stomata abhängig und so starken Schwankungen unterworfen.

Es war demnach zu prüfen, ob auch die mehr oder weniger modifizierten, beziehungsweise funktionslosen Schließzellen sich protoplasmatisch ebenso verhalten, wie die Stomata typischer Laubblätter.

Die von MEISSNER (1937) untersuchten Wasserspalten nehmen in ihrem zellphysiologischen Verhalten, wie osmotischer Wert und Harnstoffpermeabilität, eine Mittelstellung zwischen Epidermiszellen und funktionierenden Schließzellen ein. Mit anderen Worten: Die Wasserspalten haben bei ihrer Umwandlung die protoplasmatischen Merkmale funktionierender Schließzellen zum Teil verloren und sich mehr jenen der Epidermiszellen angeglichen.

Einen besonders extremen Fall von modifizierten Stomatazellen hat REUTER (1938) an der Gleitzone der *Nepenthes*-Kanne studiert. In den Entwicklungsgeschichtlich als Schließzellen aufzufassenden „halbmondförmigen“ Zellen hat sich eine ganze Reihe von protoplasmatisch-physiologischen Eigenschaften erhalten, die auch die typischen Laubblattstomata auszeichnen.

Über die Protoplasmatik der Schließzellen an Früchten hat DE ROTA (1946) gearbeitet. Sie kam zu dem Ergebnis, daß die Spaltöffnungen an den Früchten in bezug auf die protoplasmatischen Eigenschaften gegenüber den Schließzellen der Laubblätter nicht wesentlich abgeändert sind. „Diese Eigenschaften sind äußerst fest erblich fixiert.“

HELIGE (1947) hat die Spaltöffnungsapparate von *Sphagnum*, *Funaria* und dem Wasserfarn *Azolla* auf ihr protoplasmatisches Verhalten hin geprüft, eine Mitteilung darüber ist in Vorbereitung.

POLZER (1948) beschäftigte sich mit der Protoplasmatik der Stomatazellen an Kotyledonen. Die Spaltöffnungen an laubblattähnlichen Kotyledonen sind wohl imstande, Bewegungen auszuführen, aber ihre Regulierbarkeit der Spaltenweite ist „eine bei weitem trägere als an den Laubblättern“. Über ihre protoplasmatischen Eigenschaften sagt sie weiters aus, es hänge offenbar mit der trägen Reaktionsweise der Stomata zusammen, „daß der Stärkeab- und -aufbau in den Schließzellen nicht den Erfahrungen an typischen Laubblättern entspricht“.

SCHMID-SCHMIDSFELDEN (1949) stellte fast, daß die meist mehr oder weniger stark deformierten Schließzellen der unterirdischen Blattorgane einen besonders hohen osmotischen Wert aufweisen. Die oft sehr auffallende Öffnungsweite wird auf diese Eigenschaft zurückgeführt. Die Spaltöffnungen der unterirdischen Blätter haben in bezug auf ihren anatomischen Bau gewisse Rückbildungen erfahren und ihre protoplasmatischen Merkmale weichen von denen der oberirdischen Organe in einigen Punkten ab. Die von WEBER (1930) für typische Laubblatt-Stomata angegebene außergewöhnlich hohe Permeabilität für Harnstoff ist bei den Stomatazellen der Niederblätter noch höher und bleibt unabhängig vom Licht und Dunkel immer konstant.

Im folgenden wird dargelegt, ob und inwiefern die Stomatazellen der Antheren ebenfalls im Vergleich zu den Laubblattschließzellen ein atypisches Verhalten aufweisen. Außerdem sollen die aus der Literatur bekannten Angaben über Bau, Vorkommen und Zahl der Stomata an Antheren ergänzt

und erweitert werden. Schließlich wurde versucht, die Transpirationsgröße der Antheren zu bestimmen, worüber bisher keine Angaben vorliegen.

### Pflanzen und Methode

Zur Untersuchung wurden hauptsächlich Antheren aus Blütenknospen herangezogen, die knapp vor dem Aufblühen standen, da bei Antheren aus bereits geöffneten Blüten das Austreten des Pollens die Beobachtung erschwert. Vielfach wird auch beim Altern der Antheren die Antheren-Epidermis stark papillös oder schrumpft frühzeitig ein und wird damit für vitale Untersuchungen unbrauchbar. Ob dann die Schließzellen noch am Leben sind, ließ sich nicht mit Sicherheit ermitteln.

Die stets frisch gesammelten Pflanzen stammen teils aus der näheren Umgebung von Graz, teils aus dem Botanischen Garten und den Gewächshäusern.

Im allgemeinen wurden Antheren nur von Pflanzen untersucht, die in zahlreichen Exemplaren zur Hand waren, da man sich auf der Suche nach Spaltöffnungen nicht auf die Durchsicht nur weniger Antheren beschränken darf.

Der Spaltöffnungsapparat wurde an Flächen-, bzw. an Querschnitten studiert, wenn es die Größe der Antheren erlaubte, Freihandschnitte herzustellen; sonst mußte mit Quetschpräparaten das Auslangen gefunden werden, diese konnten für plasmolytische Versuche nicht verwendet werden.

Als Plasmolytika wurden Harnstoff oder  $\text{KNO}_3$ -Lösungen genommen, als Farbstoff für Vitalfärbungen Neutralrot in Verdünnung 1 : 10.000.

Die Transpirationsbestimmung an den Antheren erfolgte mittels einer von Doz. Dr. O. HAERTEL konstruierten Schnellwaage, die Gewichtsbestimmungen bis zu ein Milligramm Genauigkeit zuläßt. Um die Transpiration der Antheren selbst zu erhalten, mußten die Filamente bis zu den Staubbeutel in flüssiges, nahe dem Erstarrungspunkte gebrachtes Paraffin getaucht werden. Je drei bis sechs Antheren wurden mit Hilfe des anhaftenden, gerade erstarrenden Paraffins auf schmale Papierstreifen geklebt. Die Kartonplättchen waren vorher in Paraffin getränkt worden, um starke Gewichtsunterschiede durch Feuchtigkeitsannahme zu verhindern. Die Wägungen erfolgten dann in Zeitabständen von einer halben Stunde. Gleichzeitig mit der Transpiration der Antheren wurde die Evaporation (Verdunstung der freien Wasserfläche) durch Wägungen von mit Wasser gefüllten Schalen, bzw. befeuchteten Filtrierpapierscheiben ermittelt. Zur Bestimmung der Oberfläche der Antheren wurde die Kontur der Querschnitte mit einem Zeichenapparat umrissen und dann nach Eichung mit dem Objektmikrometer der wahre Umfang ermittelt. Dieser Umfang mit der Länge der Antheren multipliziert, ergab in einer für unsere Zwecke hinreichenden Genauigkeit die Oberfläche des Staubbeutels.

### Vorkommen und Zahl der Stomata an Antheren

Es herrscht vielfach die irrige Meinung, daß „Stomata occur on stamens only when these structures are expended and leaf-like.“ (EAMS and DANIELS 1947: 360). Die eigenen Beobachtungen zeigen aber, daß

Stomata an den Antheren ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit, auch dort, wo die Antheren sehr klein sind und durchaus keinen blattähnlichen Charakter zeigen, vorkommen. Gerade an Staminodien konnte ich die Beobachtung machen, daß ihnen Spaltöffnungen meist fehlen und wenn welche vorhanden sind, sie sehr spärlich auftreten. Nur bei *Parnassia palustris* sind die Antheren ohne Stomata, die eigenartigen grünen Staminodien aber führen auf ihrer Oberseite einige Stomata.

Es wurden Pflanzen von 351 Arten aus 75 Familien der Angiospermen untersucht. Ein Verzeichnis in Tabellenform bringt KENDA 1950.

Von den 197 untersuchten Arten der Choripetalen führt ca.  $\frac{1}{3}$  Spaltöffnungen an den Antheren. Einzelne Familien wie z. B. die Caryophyllaceen, von denen 14 Gattungen vertreten sind, oder die Violaceen und Malvaceen haben weder auf dem Konnektiv noch auf den Theken oder am Filament Stomata. Die Familie der Ranunculaceen mit 28 Vertretern hat in der Gattung *Anemone* regelmäßig Spaltöffnungen, während den Arten der Gattung *Ranunculus* Stomata auf den Antheren fehlen, die Papaveraceen, Cruciferen, Rosaceen und Leguminosen, sowie Onagraceen und Geraniaceen haben am häufigsten Stomata entweder am Konnektiv oder auf den Theken. Die Geraniaceen und Hippocastanaceen besitzen Stomata nur auf den Theken.

Die Sympetalen mit insgesamt 117 untersuchten Arten zeigen bei nur relativ wenigen (19) — vorwiegend aus der Familie der Solanaceen-Stomata führende Antheren. Primulaceen, Ericaceen, Gentianaceen, mit *Echium* als einziger Ausnahme auch die Boraginaceen, Scrophulariaceen und Labiataen, Caprifoliaceen, Campanulaceen und Compositen, um nur die Familien zu nennen, von denen mehrere Arten untersucht wurden, sind durchwegs Stomata-arm.

Die Monocotylen dagegen besitzen mit wenigen Ausnahmen fast regelmäßig auf den Antheren Stomata. Unter den Monocotylen sind die größten Antheren zu finden. Ich erwähne nur die der Gattung *Lilium* (Antherenlänge 1—2 cm, Breite 3—5 mm) in deren Staubbeutel-Epidermen zahlreiche Stomata auftreten. Von den 55 untersuchten Monocotylen-Pflanzen zeigen 40 Stomata auf den Antheren, also selbst in dieser Klasse treten Spaltöffnungen nicht durchwegs auf. Die Iridaceen (8 untersuchte Arten) haben mit Ausnahme von *Crocus neapolitanus* häufig Stomata vor allem auf den Theken. Die Orchidaceen weisen auf dem Gynostemium vereinzelt Spaltöffnungen auf.

Was nun die Verteilung der Stomata auf den Antheren betrifft, so liegen sie am häufigsten am Konnektiv. Wenn dieses sehr schmal ist, wie z. B. bei *Anemone japonica*, dann sind die Stomata fast hintereinander in der Längsrichtung der Anthere angeordnet. Ist das Konnektiv aber breiter, wie bei *Anemone montana* und *Epilobium Dodonaei* oder blattartig verbreitert wie bei *Ecballium Elaterium*, so liegen die Stomata

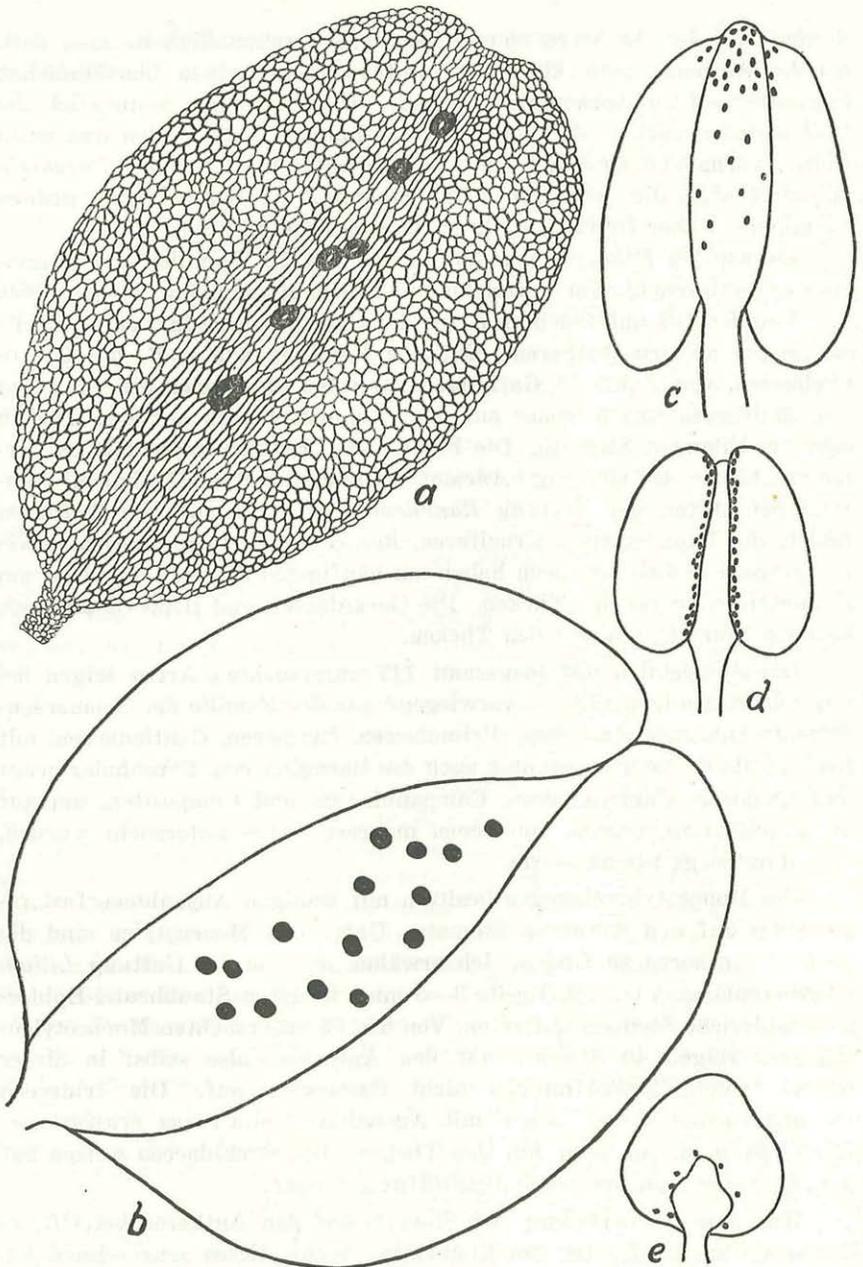


Abb. 1. a = *Anemone japonica*. Konnektiv schmal, Stomata in einer Reihe. —  
 b = *Anemone montana*. Konnektiv breit, Stomata unregelmäßig angeordnet. —  
 c = *Alliaria officinalis*. Stomata an der Spitze des Konnektivs gehäuft. —  
 d = *Malus Scheideckeri*. Stomata an den Theken längs des Konnektivs. —  
 e = *Monotropa Hypopitys*. Stomata rings um das Konnektiv.

unregelmäßig verstreut nebeneinander. Bei *Alliaria officinalis* und einer ergrüntten Blüte von *Cardaminopsis arenosa* häufen sich die Stomata am Konnektiv gegen die Spitze der Antheren zu, wobei ihr Vorkommen dort auch auf die Theken übergreift. An *Capsella Bursa pastoris* sah ich Stomata nur auf den Antherenspitzen. Ein ausgesprochen gruppenweises oder inselartiges Auftreten von Spaltöffnungen konnte ich nirgends antreffen.

In einigen Fällen, so z. B. bei *Malus Scheideckeri* oder *Uvularia grandiflora* treten Stomata nur am Rande beiderseits des Konnektivs auf. Bei *Monotropa Hypopitys* sind die Spaltöffnungen rund um das kegel- oder halbkreisförmige Konnektiv angeordnet.

Bei manchen Pflanzen wurden Stomata auch auf den Theken angetroffen und hier oft in solcher Zahl (z. B. bei *Lilium*- und *Iris*-Arten), daß sie in ihrem regelmäßigen Muster an die Verhältnisse bei grünen Laubblättern erinnern. An *Lilium Henryi* Antheren wurde pro Quadratmillimeter 224 Stomata gezählt, an *Iris germanica* 120/qmm, an *Lilium bulbiferum* 120/qmm, an *Hemerocallis flava* 90/qmm.

Die Filamente haben sehr selten Spaltöffnungen. Wenn solche vorhanden sind, dann nur vereinzelt; im Bau erscheinen sie meist rückgebildet. Sie sind durchwegs parallel zu den langen, schmalen Epidermiszellen in der Längsrichtung der Filamente angeordnet.

#### Bau der Stomata an Antheren

HOFMANN (1931) gibt für die Antheren-Stomata zwei Bautypen an: Weit häufiger ist der, bei dem die Schließzellen sehr breit, „oft breiter als lang“ sind, und eine kreisrunde oder quer rechteckige Spalte umschließen. Der zweite Typ zeigt „schmale Schließzellen, welche die 20 bis 30  $\mu$  weite Spalte wie einen Ring umgeben.“

Den erstgenannten Typus fand auch ich sehr verbreitet, vor allem an solchen Antheren, deren Spaltöffnungen nur in geringem Maße Beweglichkeit zeigen. Einige Größenangaben (in  $\mu$ ) sollen diesen Stomata-typ charakterisieren.

	Stomata-		Spalten-	
	Länge	Breite	Länge	Breite
<i>Proboscidea lutea</i>	30	40	9	6
<i>Hosta plantaginea</i>	26	33	9	5,5
<i>Papaver alpinum</i>	25	42	10	2,5
<i>Iris pallida</i>	50	72	15	28
<i>Cardamine pratensis</i>	15	23	8	8

Den von HOFMANN charakterisierten zweiten Typus fand ich in den Stomata von *Ecballium Elaterium* vertreten, sonst wurden diesem Typus

entsprechende Stomata von mir an keiner Pflanze aufgefunden, er scheint also recht selten vorzukommen.

Die Spaltöffnungen der Antheren zeigen mannigfaltige Umrißformen. Sie können in ihrem Bau durchaus denen der Laubblätter ähnlich sein, aber auch weit davon abweichen. Meist sind sie etwas größer als die Laubblattstomata, und übertreffen diese oft auch an Plastidenzahl und Stärkegehalt.

Ein Vergleich der Stomata auf Laubblättern von *Lilium Henryi*, *Geranium phaeum*, *Hemerocallis fulva* und *Anemone japonica* mit solchen auf Antheren ergibt: Die Antheren-Stomata sind sowohl in der Aufsicht, wie auch im Querschnittsbild den Spaltöffnungen der assimilierenden Blättern durchaus ähnlich, sie sind auch wie diese voll funktionsfähig.

Die Außen- und Innenwände der Schließzellen von *Lilium Henryi* sind genau so wie die an den Blättern stärker verdickt als die Rücken- und Bauchwände. Äußere und innere Kutikularhörnchen sind ebenfalls ausgebildet, wenn auch gerade bei *Lilium Henryi* nicht besonders stark ausgeprägt. Die Kutikula bei den Antheren-Stomata von *Lilium Henryi* reicht nur bis zum Beginn der Zentralspalte, während sie an den Spaltöffnungen des Blattes noch die innere Membran der Schließzelle überzieht. Eine innere Atemhöhle ist bei den Antheren-Stomata wohl meist vorhanden, sie ist aber häufig räumlich beengt und grenzt direkt an die oft mächtig entwickelte Faserschicht der Staubbeutel.

Bei den Antheren-Stomata von *Colchicum autumnale* reicht die Kutikula bis an die innere Atemhöhle heran und bei *Clivia nobilis* zieht sie sich sogar noch etwas in die Atemhöhle hinein. Eine „Innenkutikula“ kommt sonst im allgemeinen nur bei Dicotylen-Blättern vor (ARZT 1933). Bei manchen Pflanzen, wie z. B. bei *Hemerocallis fulva*, wurden auf ein und derselben Anthere, neben normal aussehenden Stomata, solche gefunden, deren Zentralspalt weit ausgebuchtet war, der rechteckige Spalt steht klaffend weit offen.

Die Stomata der Staubgefäße von *Pyrola*, *Monotropa* und *Yucca* zeigten auffallend kleine Eisodialöffnungen, die Stomata sind nicht imstande, eine Bewegung auszuführen. An diesen Antheren sind die Stomata so spärlich und sporadisch verteilt, daß es aussichtslos schien, einen Spaltöffnungsapparat im Querschnitt zu treffen.

Spaltöffnungen, die den Eindruck normaler Ausbildung machen, und in der Flächenansicht durchaus nicht von den Laubblatt-Stomata abweichen, sind an *Ecballium* und *Iris* anzutreffen. Ihre Spalten stehen beständig weit offen. In einem Querschnittsbild von *Iris* sieht man, daß die an den Hinterhof grenzenden Wandpartien ziemlich stark verdickt sind. Die inneren Kutikularhörnchen sind nur angedeutet und die innere Atemhöhle ist sehr klein. In einigen Fällen war die Faserschicht ganz

an die Spaltöffnung herangetreten, so daß kein Platz für eine innere Atemhöhle blieb.

Stomata-Zwillingbildungen sind an Antheren relativ häufig. Bei den Antheren von *Colchicum*, *Iris* und einer Kulturform von *Canna* waren sie regelmäßig zu finden, dagegen nicht an den Laubblättern. Nach einer Ansicht von UMRATH (1948) wird die Bildung von Zwillingsspaltöffnungen durch Wuchsstoff-Überschuß veranlaßt. Man könnte demnach aus der Häufung der Zwillingbildungen auf einen Wuchsstoffreichtum der Antheren schließen. Bei den Zwillingsspaltöffnungen von *Colchicum autumnale* ist die gemeinsame Atemhöhle gegen die Faserschichte hin eingengt. Vereinzelt gab es auch solche Bildungen, bei denen allem Anschein nach Zwillingsspaltöffnungen angelegt waren, dann aber die Ausbildung einer Schließzelle unterblieben oder diese degeneriert ist.

Einzel-Schließzellen fanden sich z. B. an einer Gartenform von *Canna indica*. Diese Schließzellen, die keinen Partner besitzen, führten Plastiden wie die eines normal ausgebildeten Spaltöffnungsapparates.

#### Plastiden und Stärkegehalt

Die Schließzellen funktionierender Stomata des Blattes sind ganz allgemein charakterisiert durch den Besitz mehr oder weniger intensiv grün gefärbter Plastiden, während die gewöhnlichen Epidermiszellen meist farblose oder doch nur blaßgrüne Plastiden enthalten. Wie steht es nun in dieser Hinsicht mit den Stomatazellen der Antheren?

Die Farbe der Plastiden in den Schließzellen der Antheren-Stomata ist meist blaßgrün, manchmal sind die Plastiden fast farblos wie z. B. bei *Papaver Rhoeas*. Ausgesprochen intensiv grün gefärbte Plastiden wurden nur sehr selten angetroffen, so z. B. bei *Lilium Henryi* und *Lilium bulbiferum*.

Plastiden mit mehr oder weniger viel Stärke sind fast allgemein in den Schließzellen der Antheren zu finden. Die einzige Ausnahme machten die Spaltöffnungen von *Monotropa Hypopitys*, in deren Schließzellen keine Plastiden und keine Stärke gefunden wurden.

Die Größe der Plastiden in den Antheren-Schließzellen ist recht verschieden, sie variiert zwischen 1 und 5  $\mu$ . *Papaver Rhoeas* und *Anemone Halleri* zeigen im Verhältnis zur Gesamtgröße des Spaltöffnungsapparates große Plastiden, von denen höchstens vier bis sechs in einer Schließzelle vorhanden sind. Treten die Plastiden in größerer Zahl auf wie z. B. bei *Yucca filamentosa*, *Geranium phaeum* oder *Sauromatum guttatum*, dann sind sie meist sehr klein. Die Plastiden sind entweder über den gesamten Schließzellenraum gleichmäßig verteilt oder drängen sich mehr an den Polen zusammen.

Die Schließzellen der untersuchten *Lilium*-Arten (z. B. *Lilium Henryi* oder *Lilium bulbiferum*) sind geradezu vollgestopft mit Plasti-

den, während extrem weit geöffnete und klaffende Stomata anderer Pflanzen, z. B. *Ecballium Elaterium* oder *Iris germanica*, wenig Plastiden besitzen.

Es fiel auf, daß in ganz jungen Entwicklungsstadien der Antheren die Epidermiszellen und Schließzellen reichlicher Plastiden führen, als in reiferen Stadien. Gut zu beobachten war dies besonders an Antheren von *Hemerocallis fulva*. Die jüngsten Antheren dieser Pflanze weisen sowohl in den Epidermiszellen wie in den bereits entwickelten Spaltöffnungszellen zart hellgrüne Plastiden, vollgestopft mit Stärke, auf. Diese Plastiden nun sind in reiferen Antheren nicht mehr in der gleichen Menge vorhanden, vor allem in den Epidermiszellen. Hier ist der Zellsaft durch Anthocyan blaurot gefärbt, ganz unscheinbar an die Wand gedrückt erscheinen noch einige Plastiden, deren zartes Grün nunmehr ins Gelbliche übergegangen ist. Auch in den Schließzellen sind nur mehr einige Plastiden, diese sind allerdings zart grün geblieben.

Die Abnahme der Plastidenzahl in reiferen Antheren kommt allerdings nicht überall vor. Besonders an *Lilium*-Arten wurden die Schließzellen auch in älteren Entwicklungsstadien voll mit Plastiden angetroffen.

Die Bildung von Stärke in den Schließzellen der Antheren-Stomata erfolgt im großen und ganzen nach der gleichen Gesetzmäßigkeit wie in den Laubblättern. Bei Nacht wird Stärke gebildet, bei Tage wird sie in osmotisch wirksame Substanz umgebaut. Bemerkenswert ist, daß dieser tägliche Rhythmus im Stärkeauf- und -abbau schon in der Knospe stattfindet, obwohl das Tageslicht wohl nur in sehr stark abgeschwächter Intensität bis zu den Antheren durchdringen kann.

Um eine Vorstellung über den Grad der Abschwächung des Lichtes durch die „Hülle“, welche die Antheren in der geschlossenen Blüte umschließen, zu gewinnen, wurden an Blütenknospen von *Papaver Rhoeas* Messungen der Lichtintensität vorgenommen.

#### Lichtverhältnisse in der Knospe

Über die Lichtverhältnisse innerhalb der Knospe gibt folgende Messung wenigstens größenordnungsmäßig einen Anhaltspunkt. Eine Knospe von *Papaver Rhoeas* wurde der Länge nach aufgeschnitten, Andröceum und Gynöceum herausgenommen und die Knospe unter möglicher Wahrung der gegenseitigen Lage der Kelch- und Corollblätter ausgebreitet und zwischen zwei Objektträger geklemmt. Da das so erhaltene Paket keine meßbare Lichtdurchlässigkeit aufwies, wurden Kelchblätter und Kronblätter getrennt gemessen.

Die Messung erfolgte in einem lichtelektrischen Photokolorimeter (Helige Bio Photo Col). Die Blätter wurden zwischen zwei Objektträger geklemmt, an Stelle des Reagenzglases in den Lichtschacht des Instru-

menten eingeführt. Das Meßinstrument gibt die Durchlässigkeit in Prozenten an. (Vorschaltbare Farbscheiben mit einem Schwerpunkt bei verschiedenen Wellenlängen erlauben die Ermittlung der spektralen Verteilung des durchgelassenen Lichtes.) Zuerst wurden die Durchlässigkeitszahlen für die Kelchblätter, hernach die der Corollblätter ermittelt. Die Gesamtdurchlässigkeit ergibt sich aus der Multiplikation, der in Dezimalstufen ausgedrückten Durchlässigkeit. Das Licht, das in das Innere einer *Papaver*-Knospe dringt, beträgt 0,02% der Außenhelligkeit.

#### Stomata von *Monotropa Hypopitys*

Für *Monotropa Hypopitys* geben die älteren Autoren wie DUCHARTRE, SOLMSBACH, DRUDE, DE BARY, KAMIENSKI, JOHOW fast einstimmig einen völligen Mangel an Spaltöffnungen an. (Vgl. Lit. bei PORSCH 1905).

PORSCH selbst untersuchte *Monotropa multiflora* (SCOP.) FRITSCH (*Monotropa Hypopitys* var. *hirsuta*) auf das Vorkommen von Spaltöffnungen hin und fand, daß diese „am Stamm keineswegs selten“ auftreten. Auf den Blättern fehlen die Stomata nach PORSCH in der Regel, dagegen fand er sie, wenn auch nur sehr verstreut, an den Blütenstielen. PORSCH meint schließlich, daß eine auf ein größeres, reichlicheres Material gestützte Untersuchung ihre Anwesenheit auch für andere Organe nachweisen würde.

Die eigenen Untersuchungen an den Antheren von *Monotropa Hypopitys* haben diese Vermutung bestätigt: An den Antheren, rund um das Konnektiv, liegen Spaltöffnungen, drei bis acht an der Zahl. Was den Bau und die Funktionsfähigkeit der Stomata von *Monotropa Hypopitys* betrifft, so bezeichnet sie PORSCH „als regelmäßig rückgebildet“. „Die dem Normalzustand zunächst stehenden zeigen eine sehr schmale Eisodialöffnung und Zentralspalte.“ PORSCH hält die Stomata des Stengels für „funktionslos und unbeweglich“, über den Zellinhalt der Schließzellen macht er keine Angaben.

Auch die Stomata der Antheren zeigen eine auffallend kleine Eisodialöffnung und Zentralspalte, wenn sie überhaupt eine Spalte ausgebildet haben. Nicht selten kommt es vor, daß eine Spalte gar nicht vorhanden ist, die Trennung der beiden Schließzellen ist also unterblieben.

Am Zellinhalt der Schließzellen fällt vor allem auf, daß Plastiden fehlen. Bei Anwendung von Jodreagenzien sind weder Plastiden noch Stärkekörner festzustellen. In jeder Schließzelle befinden sich stets mehrere Vakuolen. Bei Neutralrotfärbung nehmen einige Vakuolen den Farbstoff auf, andere aber bleiben farblos. Es liegt hier also ein Fall von Vakuolendimorphismus vor, wie es schon WENT (1888) in den Epidermiszellen vieler Blüten beobachtet hat. Seither haben sich vor allem

französische Forscher mit den „vacuoles spécialisées“ wie MANGENOT (1927) sie nennt, befaßt. MANGENOT fand in ein und derselben Zelle neben Tannin-haltigen Vakuolen solche die frei davon waren, so z. B. bei *Berberis*, *Oxalis* und unter anderem auch *Monotropa*. Ob es nun Tannine sind, die sich mit Neutralrot nicht färben, wurde nicht geprüft. Es kann eher angenommen werden, daß es sich um Lipoid-haltige Vakuolen handelt, wie BIEDERMANN (1920) sie bereits an Schuppenblättern von *Monotropa* mit Osmiumsäure nachweisen konnte.

Was die Funktionsfähigkeit, der an den Antheren auftretenden Stomata betrifft, so läßt schon die rudimentäre Ausbildung der Spalte sowie das Fehlen der Plastiden vermuten, daß sie bewegungslos sind. Tatsächlich konnte durch Plasmolyse mit einer 1 molaren  $\text{KNO}_3$ -Lösung keine Schließbewegung und bei Aufenthalt im feuchten Raum im Licht keine Erweiterung der Spalte erzielt werden. Im übrigen zeigt der normale Verlauf der Plasmolyse (in 1 mol.  $\text{KNO}_3$ ), daß die Protoplaste der Schließzellen für  $\text{KNO}_3$  normale Permeabilitätsverhältnisse aufweisen. Die dimorphen Vakuolen verkleinerten sich bei der Plasmolyse jede für sich. Eine Entmischung des neutralrot-gefärbten und ungefärbten Vakuoleninhaltes erfolgte dabei nicht.

### Zusammenfassung

#### I. Vorkommen und Zahl der Stomata

Stomata kommen an den Antheren sehr häufig vor, am häufigsten am Konnektiv, seltener an den Theken, am seltensten am Filament. Die Zahl der Stomata ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Die geringste Zahl (nämlich 1) wurde an den Antheren von *Syringa vulgaris* gefunden, die höchste (nämlich 112/qmm, 224/qmm 168/qmm) an den Antheren von *Iris germanica* und *Lilium Henryi*, *Lilium bulbiferum*. Beziehungen zwischen der Gestalt der Antheren und der Zahl der auf ihnen vorkommenden Stomata, in dem Sinne, daß etwa blattähnliche Antheren besonders zahlreiche Stomata aufzuweisen hätten, ließen sich nicht feststellen.

Auffallend ist, daß an Antheren relativ häufig Zwillingsspaltöffnungen auftreten, so besonders bei *Iris germanica*, *Colchicum autumnale*, *Proboscidea lutea* und *Canna indica* (Gartenform). Vergrünte Antheren (*Hydrangea hortensis*) haben nicht mehr Stomata als normale.

Bei *Monotropa Hypopitys* kommen am Konnektiv drei bis acht Stomata vor.

Die Arten mancher Familien sind durch hohe Stomatazahlen an den Antheren ausgezeichnet, doch reicht das Untersuchungsmaterial nicht aus, um bindende Schlüsse zu ziehen, ob die Stomatazahl an den Antheren eventuell als Familienmerkmal gewertet werden kann. Auch Beziehungen zu den ökologischen Verhältnissen, unter denen die Pflanzen leben

und die Anzahl der Stomata an den Antheren, ließen sich nach den in der Literatur vorgefundenen Angaben und eigenen Untersuchungen nicht aufdecken.

## II. Bau der Stomata.

In ihrem Bau können die Stomata an den Antheren entweder mehr oder weniger mit dem an den Laubblättern übereinstimmen oder aber weit davon abweichen. Der von HOFMANN charakterisierte Stomata-Typ (schmale Schließzellen umgeben die weite Spalte wie ein Ring) scheint selten zu sein, er wurde von mir lediglich an den Antheren von *Ecbalium Elaterium* aufgefunden. Weit häufiger ist der andere Typ (Schließzellen breiter als lang, Spalte rechteckig). Am Querschnitt der Antheren-Stomata fällt auf, daß die innere Atemhöhle oft sehr klein ist, ja ganz fehlen kann, indem die Faserschicht bis an die Opistialöffnung heranreicht.

## III. Inhalt der Antheren-Schließzellen

Plastiden, zum Teil als typische Chloroplasten ausgebildet, häufiger aber nur blaß grüne bis fast farblose Zellorgane sind in den Schließzellen der Antheren regelmäßig und in stark variierender Anzahl vorhanden. Die einzige Ausnahme davon machen die Schließzellen von *Monotropa Hypopitys*, die keine Plastiden enthalten. In den Schließzellen alternder Antheren ist die Zahl der Plastiden nicht selten geringer als in denen der jungen Antheren. Es muß also mit fortschreitendem Alter Degeneration und Schwund der Plastiden erfolgen.

Stärke kommt in den Antheren-Schließzellen in stark verschiedener Menge vor, wo besonders viel vorhanden ist, läßt sich tagsüber keine Abnahme konstatieren, es betrifft dies die funktionslosen Schließzellen, die eine dauernd weit offen stehende Spalte umfassen. In funktionierenden Schließzellen findet eine tagesperiodische Schwankung des Stärkegehaltes statt. (Minimum tagsüber, Maximum des Nachts.) Dieser tagesperiodische Stärkegehalt-Wechsel erfolgt auch in den Schließzellen der in der Knospe eingeschlossenen Antheren, obwohl diese dort nur von äußerst abgeschwächtem Licht getroffen werden. Bei *Papaver Rhoeas* beträgt die Lichtintensität in der Knospe nur 0,02% des Außenlichtes.

Die Zentralvakuole der Antherenschließzellen ist nicht selten, wie dies ja für Schließzellen charakteristisch ist, zerklüftet, in Teilvakuolen zerfallen. In den Schließzellen (und Epidermiszellen) von *Monotropa Hypopitys* besteht ein Vakuolendimorphismus.

## Literaturverzeichnis

- ARZT, 1933: Untersuchungen über das Vorkommen einer Kutikula in den Blättern dikotyler Pflanzen. Ber. deutsch. bot. Ges. 51.
- BIEDERMANN, 1920: Der Lipoidgehalt des Plasmas bei *Monotropa Hypopitys* und *Orobanché (speciosa)*. Flora 13.

- CHESTER, 1897: Bau und Function der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. deutsch. bot. Ges. 15.
- CZECH, 1869: Über die Funktionen der Stomata. Bot. Ztg. 27.
- EAMS and DANIELS, 1947: Introduction to Plant Anatomy. Second Edition. New York and London.
- HELIGE, 1947: Beiträge zur Protoplasmatik der Stomata-Zellen von Laubmoosen und von *Azolla*. Diss. Graz.
- HILDEBRAND, 1861: Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern. Bonn.
- HILLER, 1884: Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter. Jb. wiss. Bot. 15.
- HOFMANN, 1931: Vorkommen, Verteilung und Funktion der Spaltöffnungen an den Blütenorganen. Beih. bot. Cbl. 47, 1. Abt.
- KENDA 1950: Über Stomata an Antheren. Diss. Graz.
- MANGENOT, 1927: Sur la présence des vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux. C. R. Soc. biol. 97.
- MEISSNER, 1937: Protoplasmatische Anatomie der Wasserspalten. Protoplasma 28.
- POLZER, 1948: Beiträge zur Protoplasmatik der Stomatazellen an Kotyledonen. Diss. Graz.
- PORSCH, 1905: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena.
- REUTER, 1938: Protoplasmatik der Stomatazellen der Gleitzzone der *Nepenthes*-Kanne. Protoplasma 30.
- ROTA DE, 1946: Beiträge zur Protoplasmatik der Stomatazellen an Früchten. Diss. Graz.
- RUDOLPHI, 1807: Anatomie der Pflanzen. Berlin.
- SCHMID-SCHMIDSFELDEN, 1949: Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen an unterirdischen Blattorganen. Diss. Graz.
- UMRATH, 1948: Dornenbildung, Blattform und Blütenbildung in Abhängigkeit von Wuchsstoff und korrelativer Hemmung. Planta 36.
- WEBER, 1930: Permeabilität der Stomata-Zellen. Protoplasma 10.
- WENT, 1888: Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jb. wiss. Bot. 19.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: [4 1 3](#)

Autor(en)/Author(s): Kenda Griseldis

Artikel/Article: [Stomata an Antheren. 83-96](#)