

5. Die meßbare Eigenwärme verschwindet nach dem Abblühen. Eine Periodizität der Erwärmung ist nicht vorhanden.
6. Die Antheren zeigen in der Regel einen höheren Grad von Eigenwärme als die übrigen Teile der Blüte.
7. Je höher der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist, um so höher fallen auch die in der Blüte beobachteten Temperaturüberschüsse aus.
8. Die bei der „Königin der Nacht“ nachweisbare Blütenwärme ist viel zu geringfügig, als daß ihr — etwa wie bei manchen Araceen und bei *Victoria regia* — eine blütenbiologische Bedeutung zukommen könnte.

Botanisches Institut der Universität Greifswald,
Dezember 1915.

4. Magda Heilbronn: Die Spaltöffnungen von *Camellia japonica* L. (*Thea japonica* Nois.) Bau und Funktion.

(Mit 4 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 24. Januar 1916.)

An einem Flächenschnitt der Blattunterseite von *Camellia japonica* zeigt die nächste Umgebung der Spaltöffnungen nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure Holzreaktion¹⁾. Ausdehnung und Bau der verholzten Zone wurden anatomisch untersucht, die Entwicklung verfolgt und beobachtet, in welcher Weise die besondere Konstruktion Abweichungen vom Normaltypus der Spaltöffnungsfunktion veranlaßt.

Beim ausgewachsenen Blatt von *Camellia japonica* sind Schließ- und Nebenzellen der Spaltöffnungen verholzt. Der Flächenschnitt (Abb. 1 u. 2) zeigt, daß mindestens alle Außenwände dieser Zellen Lignin eingelagert haben. Der Querschnitt (Abb. 3) gibt Aufschluß darüber, wie weit die Verholzung sich längs der seitlichen und der Innenwände in das Blatt hineinzieht. Die Lumina der Schließzellen sind stark reduziert. Sie führen aber Protoplasma und Chlorophyll, ein Beweis, daß sie doch lebende Elemente sind. Die verdickten Außen- und Innenwände der Schließzellen sind breite

1) Über Verholzung an Spaltöffnungsapparaten vergl. Lit.-Verz. Nr. 1—7.

Holzleisten, von der Cuticula umkleidet. Die obere Verdickungsleiste der Schließzellen setzt sich in den verholzten oberen und seitlichen Membranen der Nebenzellen längs der Blattaußenfläche

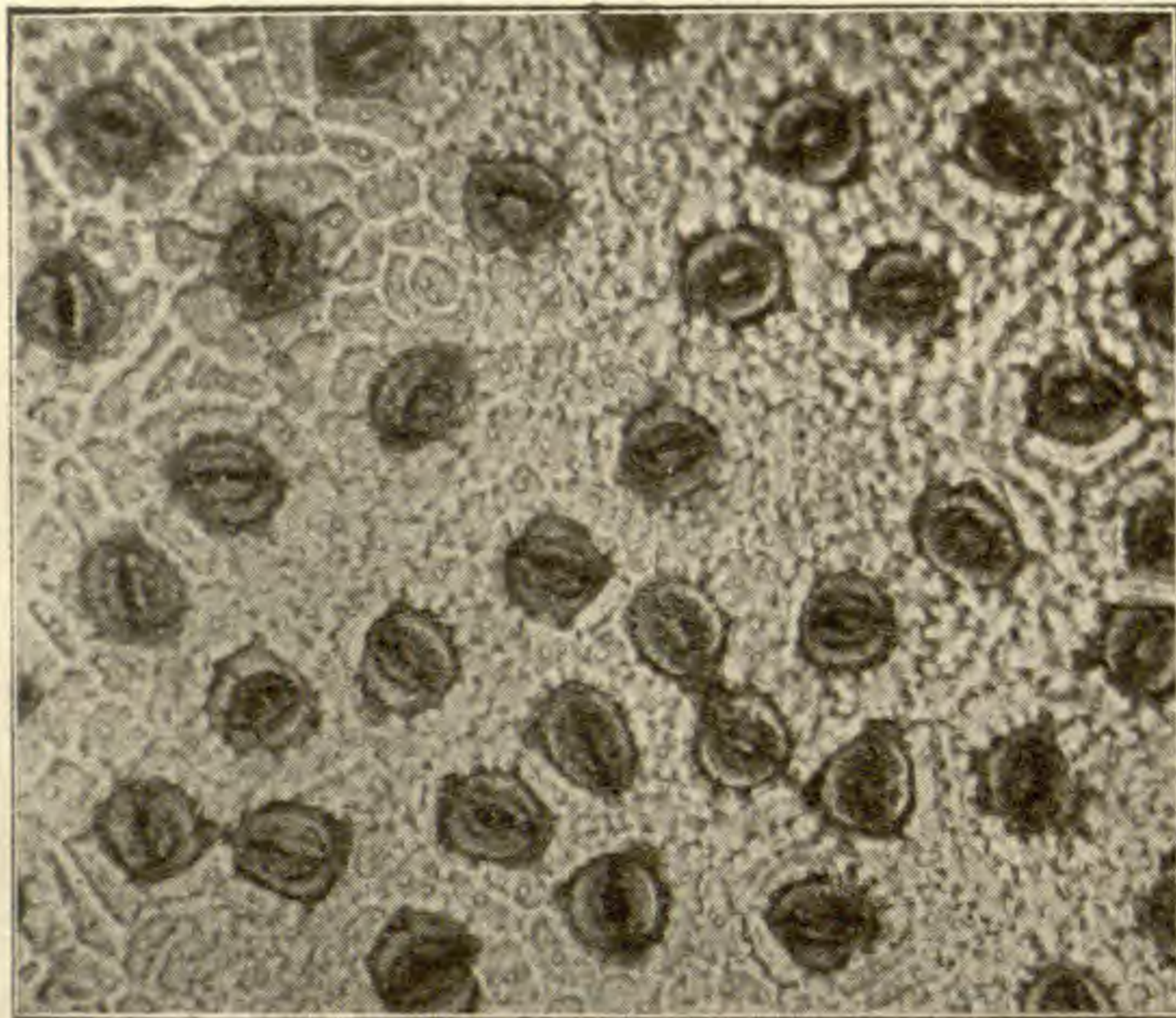


Abb 1. Vergr. 180

Camellia japonica. Mikrophotographie eines mit Phloroglucin und Salzsäure behandelten Flächenschnittes von der Blattunterseite. Je tiefer die Nebenzelle liegt, um so schmaler erscheint sie in der Flächenansicht.

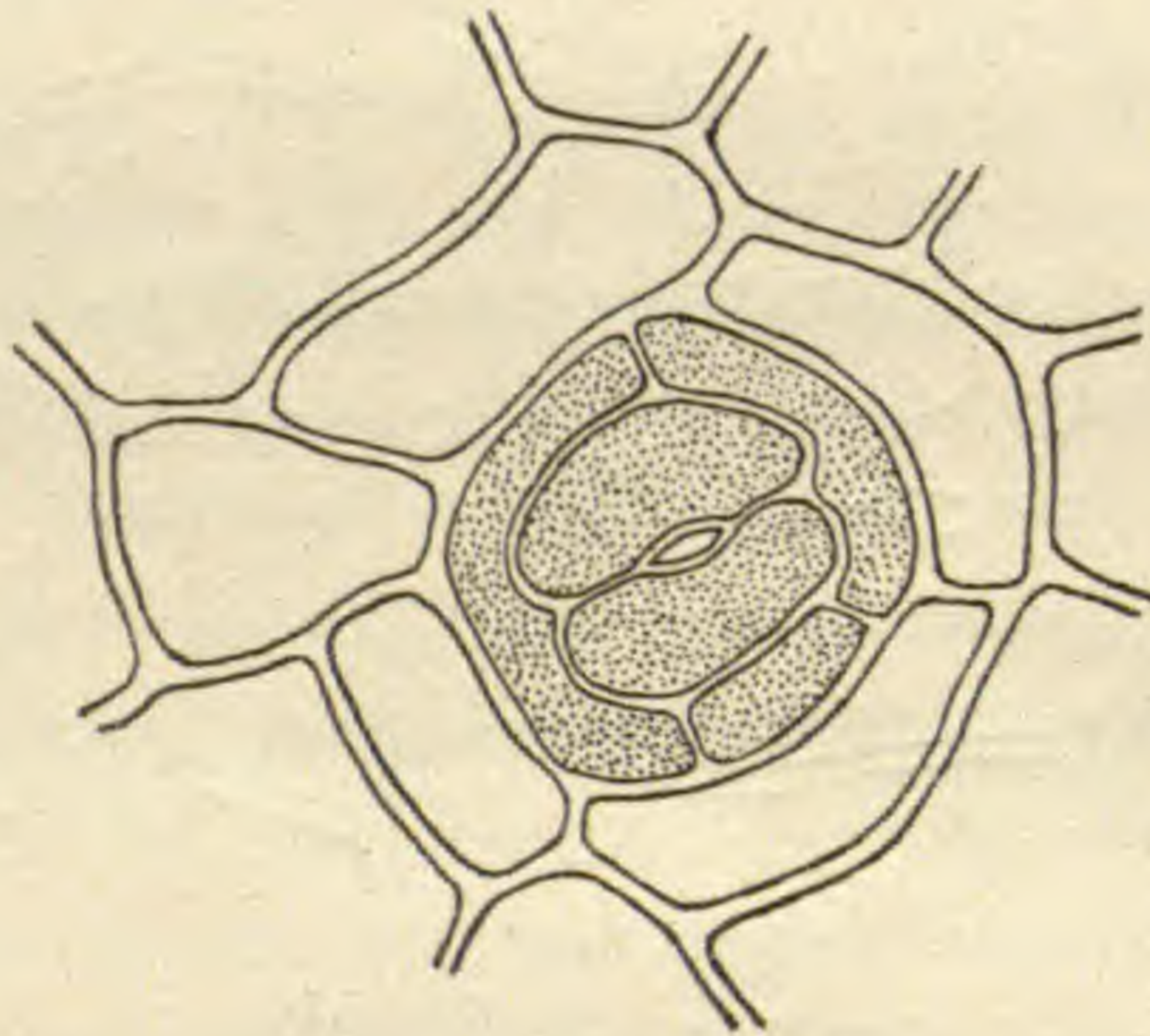


Abb. 2. Vergr. 540.

Camellia japonica Flächenschnitt von der Blattunterseite. Die verholzten Membranen sind durch Punktierung gekennzeichnet. Die sehr starke Tüpfelung der Wände der Epidermiszellen ist im Interesse der Klarheit der Zeichnung nicht angedeutet. Nebenzellen verhältnismäßig hoch gelagert.

und schräg ins Blattinnere hinein fort. Ist dieser Holzbalken, der die Nebenzellen völlig überdacht, fertig ausgebildet, so zeigen sich diese aus der ursprünglichen Lage gleicher Höhe mit Schließ- und

übrigen Epidermiszellen in eine tiefere Stellung zwischen Epidermis- und Schwammparenchymzellen verlagert (Abb. 3 u. 4). An Querschnitten jugendlicher, noch unverholzter Spaltöffnungsapparate ist die höhere Lage der Nebenzellen zu sehen. Die verdickten Teile der Wände, die hier schon die spätere Ausdehnung des Balkens erkennen lassen, geben noch Zellulosereaktion. Der auf

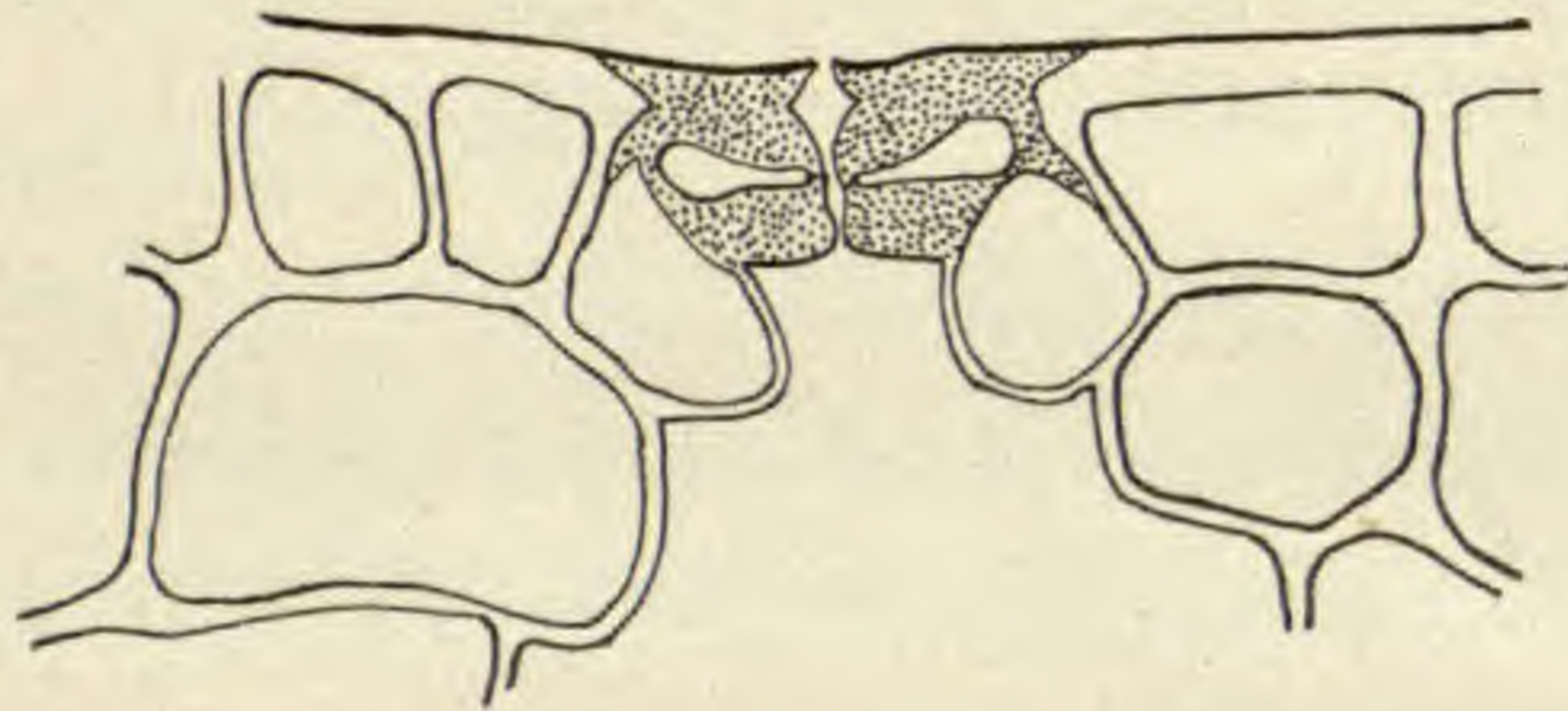


Abb. 3. Vergr. 540.

Camellia japonica. Querschnitt einer ausgewachsenen Spaltöffnung mit besonders tief gelagerten Nebenzellen. Die Lumina der Schließzellen scheinen etwas übertrieben stark reduziert, weil die Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion Quellung der Wände verursacht.

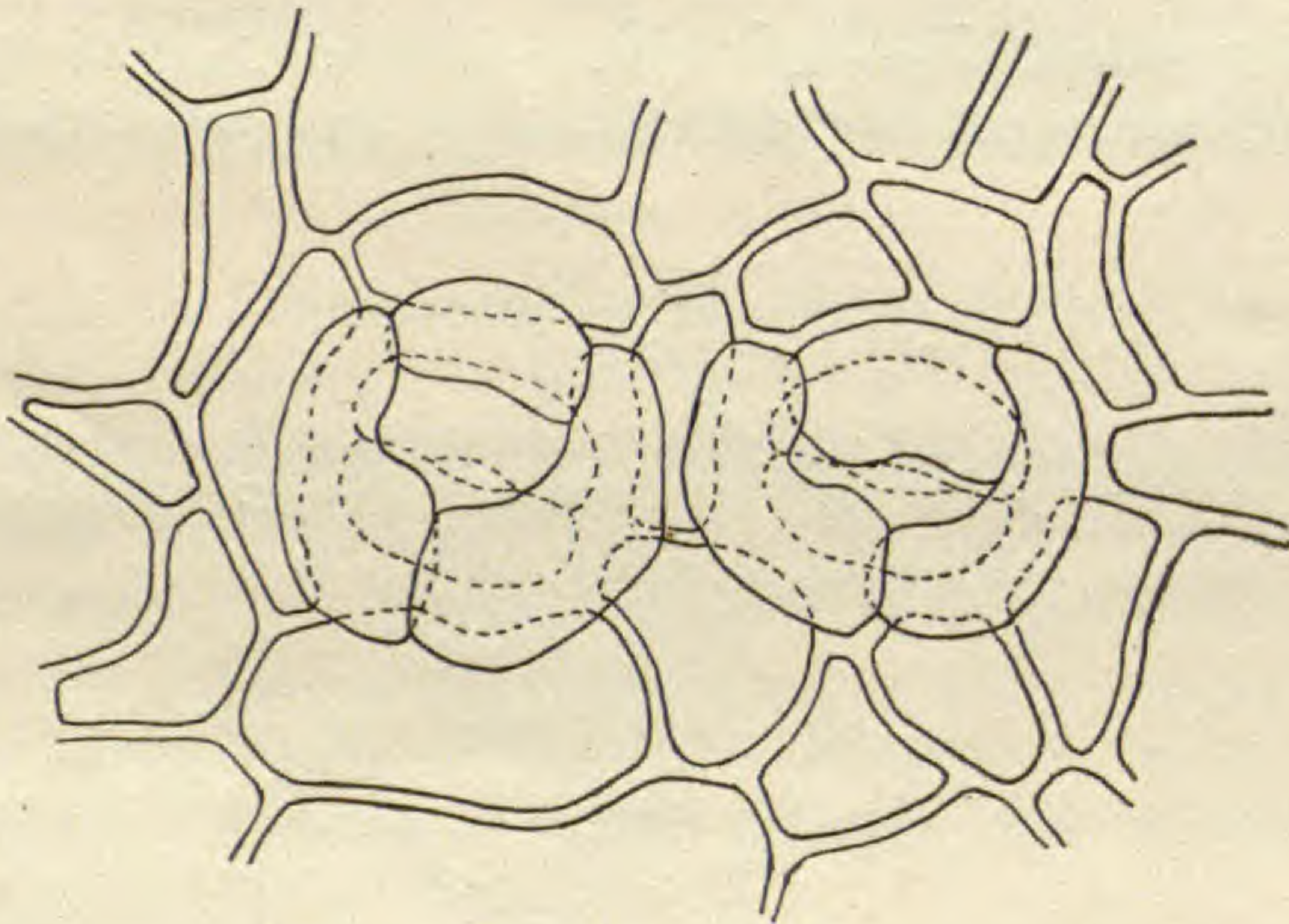


Abb. 4. Vergr. 540.

Camellia japonica. Flächenschnitt von der Blattunterseite, von innen gesehen. Die Verlagerung der Nebenzellen ins Blattinnere hinein wird sichtbar.

die Nebenzellen entfallende Teil des Holzbalkens ist als holzige Verdickung ihrer oberen und eines Stückes ihrer Seitenwände, welche an die benachbarten Epidermiswände anstoßen, zu deuten. Im Querschnitt ist eine Grenze der seitlichen Schließ- und Nebenzellwände, wo Holz an Holz stößt, nicht deutlich zu erkennen. Im Flächenschnitt aber setzen sich diese Zellen mit deutlich um-

rissenen Mittellamellen der senkrecht ins Blatt hineinstehenden Wände gegeneinander ab.

Körperlich stellt sich also die verholzte Region als ein Ringwall dar, der, nach unten ausladend, den Spalt umgibt. Er ist nur in seinem oberen Teil massiv, den unteren zerlegt der durch das Nebenzellumen hereingeschobene Hohlraum in einen breiten inneren und einen schmalen äußeren Ring.

Die Spaltöffnungsmutterzelle von *Camellia japonica* legt mit drei aufeinander folgenden Wandbildungen in drei verschiedenen Richtungen die drei Nebenzellen an und gliedert sich mit einer letzten Längswandbildung in die beiden Schließzellen. In allen jüngeren Entwicklungsstadien sind die Spaltöffnungsapparate unverholzt, und auch die voll ausgebildeten ganz jungen Schließ- und Nebenzellen geben noch keine Holzreaktion. Doch ist das Stadium gänzlich entwickelter Form ohne Verholzung der Wände nur von kurzer Dauer. Es währt so lange, als die Zellen des Spaltöffnungsapparats wachsen. Haben die Schließzellen eine Größe von cr. 25 μ erreicht, so beginnt die Lignineinlagerung und ihr Wachstum ist beendet. (Über Wachstumssistierung verholzter Zellen vergl. SCHELLENBERG, Lit.-Verz. Nr. 9.)

Die verholzten Stomata stellen eine Konstruktion dar, die stark von der normalen abweicht. Es ist theoretisch nicht zu erwarten, daß ihre Funktion derjenigen regulärer Spaltöffnungsapparate genau gleicht. So verschieden aber der äußere Bau unverholzter Spaltöffnungen und der verholzten von *Camellia japonica* auch ist, im inneren Bau der Schließzellen beider Gruppen liegt eine wichtige Übereinstimmung: Beide Arten von Schließzellen führen Chlorophyll, sind also befähigt zur Assimilation. So kann auch die Schließzelle von *Camellia japonica* Stärke und schließlich Zucker bilden. Sie gelangt dadurch in den Besitz eines osmotischen Potentials, daß durch Zelluloselamelle und die lebende, semipermeable Plasmamembran hindurch sich gegen die Potentiale benachbarter Nebenzellen ausgleichen kann. Denn die Schließzelle spart gerade dort, wo ihr verkleinertes Lumen dem der Nebenzelle am dichtesten anliegt, einen Zellulosenring inmitten der Holzwände aus. So ist, bei verschiedener osmotischer Wertigkeit der Schließ- und Nebenzellinhalte die Möglichkeit vorhanden, daß ein ausgleichender Flüssigkeitsstrom aus den Schließzellen hinaus oder in sie herein wandert. Infolgedessen sind auch die Turgorschwankungen vorhanden, kraft deren die Zellumina sich zu verengen oder erweitern streben und in ihnen die Hauptfaktoren, die das Schließen und Öffnen der Spalten bewirken. Gibt aber auch die

innere Konstruktion der Schließzellen von *Camellia japonica* keinen Grund, die Funktionsgleichheit mit unverholzten Spaltöffnungsapparaten schon theoretisch anzuzweifeln, so muß doch eine durch Verholzung herbeigeführte Membransteifheit die Normalfunktion zum mindesten wesentlich erschweren. Die Bewegungen, welche normale Schließzellen beim Schließen und Öffnen des Spaltes vollführen, lassen sich in drei verschieden gerichtete Komponenten zerlegen. Die Abflachung der Zellumina und damit des ganzen Zellvolumens bei niederem Turgor in den Schließzellen kann bei *Camellia japonica* nicht eintreten, weil die verholzten Seitenwände, die sich bei der Abflachungsbewegung verkürzen müßten, starr geworden sind. Zweitens kann von einem Nachgeben der Zellwände an äußeren Hautgelenken deshalb nicht die Rede sein, weil im Verlauf der stark verdickten Außenwände gar keine Gelenkstelle zur Ausbildung gekommen ist. Und drittens ist auch die Verkürzung der Schließzellen durch eine Bewegung, welche parallel der Blattfläche verläuft, nicht möglich, weil die polar gelegenen Teile des Holzwalles sich dieser Gestaltsveränderung widersetzen würden. Die Ausführung der genannten Bewegungen im entgegengesetzten Sinne, also das Öffnen der Schließzellen, ist dann ebensowenig denkbar.

Demnach wird es wahrscheinlich, daß der von Schließ- und Nebenzellen gebildete Holzwall jede Formveränderung der Schließzellen vereitelt, indem er sie der Bewegungsmöglichkeit in allen drei Richtungen des Raumes beraubt. Zur Prüfung dieser Erwartungen, die natürlich nur dann Berechtigung haben, wenn die Versteifung der Wände durch Lignineinlagerung wirklich bis zu ihrer Bewegungsunfähigkeit führt, wurden mit der lebenden Pflanze die folgenden Versuche angestellt.

Da die Spalten normaler Blätter von *Camellia japonica* sich unter dem Mikroskop immer geöffnet zeigten, wurde versucht, sie durch Stellung solcher Bedingungen, die den Turgor vermindern, zum Verschuß zu bringen.

Als erstes Mittel kam die Plasmolyse in Betracht. Es wurden Schnitte, Blattstücke und ganze Blätter in 10 pCt. KNO_3 plasmolytisch. Um für Entfernung der Luft aus dem Blattinnern und damit für gesichertes Eindringen des KNO_3 zu sorgen, wurden einige Objekte der Lösung unter der Luftpumpe ausgesetzt. Die Beobachtung des Resultates geschah auf dreierlei Art. Die Spalten wurden mikroskopisch beobachtet, und zwar entweder direkt, oder nach Fixierung in heißem Alkohol zur Entfernung der trotz des Auspumpens in den Vorhöfen noch festgehaltenen Luft, welche

die Beobachtung der Öffnungsweite sehr erschwerte. Ferner wurde mit Hilfe der STAHL'schen Kobaltprobe der Zustand der Spaltöffnungen geprüft und drittens das MOLISCH-STAHLSche Infiltrationsverfahren (Lit.-Verz. Nr. 10, 11, 12) zur Schlußfolgerung auf die Funktion der Schließzellen benutzt.

Unter Anwendung der genannten Methoden ergab sich übereinstimmend, daß plasmolysierte Blätter die Spalten nicht zu schließen vermögen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigten sich die Spalten geöffnet, obwohl gleichzeitig Plasmolyse im Blatt festzustellen war.

Trockenes Kobaltpapier, auf die Unterseite plasmolysierter und sorgfältig getrockneter Blätter gelegt, rötete sich nach kurzer Zeit. Die gleichzeitige Prüfung plasmolysierter und nicht plasmolysierter Blätter mit Kobaltpapier ergab keine aus späterer oder schwächerer Färbung zu vermutende Verminderung der Transpiration bei schwach turgescenten Blättern gegenüber derjenigen voll turgescenter.

Vor der Anwendung des Infiltrationsverfahrens wurden an normalen Blättern Vorversuche zur Ermittlung der brauchbarsten Flüssigkeitsreihe gemacht. Als praktisch erwies sich die von E. STEIN (Lit. Verz., Nr. 11, 12) angegebene STAHL'sche Folge von Petroläther, Petroleum und Paraffinum liquid. Zur leichteren und besser gesicherten Feststellung der erfolgten Infiltration wurden die genannten Flüssigkeiten mit Sudan gefärbt. Paraffin. liquid. drang bei normalen Blättern nicht ein, während Petroleum und Petroläther im Blattinnern deutlich nachweisbar waren. Nachdem Blätter von *Camellia japonica* unter der Luftpumpe in KNO_3 gelegen hatten, wurden sie mit gefärbtem Petroleum und Petroläther überschichtet. Trotz festgestellter Plasmolyse des untersuchten Blattes waren beide Flüssigkeiten durch die nicht geschlossenen Spalten eingedrungen. Diese Tatsache ist vielleicht um so beweiskräftiger, als die eindringenden Flüssigkeiten einen Rest von KNO_3 aus den Vorhöfen und Atemhöhlen verdrängt haben müssen.

Nachdem die Verminderung der Blatturgescenz durch Plasmolyse die Schließzellen nicht zum Verschuß bringen konnte, wurde noch versucht, ob die gleiche Starrheit der Spaltöffnungen auch an welkenden Blättern zu beobachten war, bei denen durch unersetzte Wasserabgabe ähnliche Zustände verminderter Turgescenz der Zellen erreicht werden wie durch Plasmolyse. Wie zu erwarten war, blieben auch an diesen Blättern die Spalten geöffnet.

Ebenso erfolglos wie die wasserentziehenden Methoden war der elektrische Schlag. Das Präparat, welches auf dem Objekträger

unter dem Mikroskop dem Wechselstrom eines Induktoriums ausgesetzt wurde, zeigte keine Schließbewegung der Spaltöffnungszellen.

Die genannten Versuche wurden an völlig ausgewachsenen, normalen Blättern gemacht, die schon das charakteristische derb lederige Aussehen hatten. Es blieb zu untersuchen, ob sich die noch unverholzten Spaltöffnungszellen unausgewachsener und zarter Blätter vielleicht anders verhielten. Unter dem Mikroskop wurden an plasmolysierten Schnitten unverholzte geschlossene Spaltöffnungen beobachtet. Ein anderes junges Blatt mit unverholzten Schließ- und Nebenzellen wurde zwei Tage ohne Wasser zum Welken ausgelegt. Die Petroleumfiltration, die darauf an diesem Blatt versucht wurde, blieb ohne Erfolg. Unverholzte Spaltöffnungen von *Camellia japonica* sind also funktionsfähig.

Junge Blätter treten nur in der Periode des neuen Austreibens auf und dann in so geringer Zahl im Vergleich zu der Menge der ausgewachsenen Blätter, zu welcher noch diejenigen unausgewachsenen zu rechnen sind, bei denen die Verholzung bereits eingetreten ist, daß die ganze Pflanze durch die Funktionstätigkeit dieser relativ spärlichen Spaltöffnungen wohl keine Regulierung ihres Transpirationsstromes erreichen kann. Doch mag für diese die Anpassungsfähigkeit junger Blätter an verschiedenartige Transpirationsbedingungen um so wichtiger sein, als ihre noch wenig derbe Cuticula die Verdunstung wahrscheinlich nicht wesentlich hindern kann. Bei den ausgewachsenen Blättern aber sind Cuticula und Außenwände der Epidermiszellen zu einer stark verdickten derben Schutzschicht geworden, welche vielleicht das Zuviel der stomatären durch Verhinderung der cuticularen Transpiration ausgleicht.

Über die Rolle der Cuticula für die Regulierung der Transpiration sollen im Anschluß an diese Arbeit später Versuche mit anderen Objekten mitgeteilt werden. Die bei den geschilderten Versuchen und Beobachtungen durchgesehene Literatur ergab Vergleichsmaterial nur zum anatomischen Teil der Arbeit. In der Reihe der beschriebenen Fälle verholzter Stomata fehlen, wenigstens in den mir bekannt gewordenen Arbeiten, die Untersuchungen über volle, verminderte oder verhinderte Funktionsfähigkeit verholzter oder teilweise verholzter Spaltöffnungen.

Eine theoretische Erörterung über die physiologische Bedeutung der Verholzung an Spaltöffnungsapparaten eröffnet LINSBAUER (Lit. Verz. Nr. 8). Er möchte, bei genügender Bestätigung seiner Hypothese durch weitere Untersuchungen, für eine besondere Wasserökonomie bei verholzten Membranen eintreten, weil verholzte Wände

die mechanische Wasserabgabe wesentlich erschweren. Die Anwendung, die KARZEL (Lit. Verz. Nr. 5) von dieser Hypothese macht, scheint aber nicht ganz logisch. Die Verholzung der mit der Luft in Berührung stehenden Zellwände würde, falls LINSBAUERS Vermutung den wirklichen Verhältnissen entspricht, allerdings ziemlich konstante Turgorwerte in den betreffenden Zellen zur Folge haben, weil die direkte Wasserdampfabgabe nach außen stark behindert wäre. Mit diesen Verhältnissen kann aber keine Herabsetzung der Transpiration durchweg verbunden sein, wie KARZEL annimmt. Nur die cuticular transpirierende Oberfläche könnte höchstens um die Größe vermindert werden, welche die verholzten Spaltöffnungs- und evtl. Nebenzellwände aus der Rechnung streichen. Die stomatäre Transpiration aber würde gerade besonders groß sein, denn durch das festgehaltene Wasser müßten die Schließzellen stark turgeszent, also der Spalt geöffnet bleiben.

Es mag auch nicht unbedingt gerechtfertigt sein, aus SCHELLENBERGS Untersuchungen über Dehnbarkeit des Holzes (Lit. Verz. Nr. 9) mit KARZEL a priori die Beweglichkeit ligninführender Wände abzuleiten. *Camellia japonica* beweist, daß man mit solchen Schlüssen fehlgehen kann. SCHELLENBERG experimentierte mit relativ großen Holzfasern, die er mit dem Taschenmesser aus etwa fingerdicken Ästen herauspräparierte. Solche aus vielen Zellen oft mit einer bestimmten Achsenrichtung, zusammengesetzten Holzgewebe könnten Resultate liefern, die mit den Eigenschaften einer einzigen Wand, welche gegenüber einem solchen Zellaggregat homogen zu nennen wäre, nicht zu identifizieren sind. Beachtenswert für einen Versuch, die Verholzung der Spaltöffnungen causal oder teleologisch zu deuten, scheint mir die Tatsache, daß die Mehrzahl der bisher beschriebenen verholzten Stomata Pflanzen mit ausdauernden Blättern angehören.

Das Resultat der obigen Versuche ist folgendes:

Die Wände der Schließ- und Nebenzellen des Blattes von *Camellia japonica* sind verholzt und unbeweglich, folglich ist der Spaltöffnungsapparat nicht imstande, die typische Funktion auszuführen. Bei ganz jungen Blättern sind die unverholzten Spaltöffnungszellen noch zu Schließ- und Öffnungsbewegungen befähigt.

Bei dieser Gelegenheit möge noch erwähnt werden, daß bei drei Arten der Gattung *Thea* verholzte Spaltöffnungen festgestellt wurden. Ganz schwach verholzt sind die Schließzellen von *Thea viridis* L. und *Thea assamica* Masters, relativ stark dagegen diejenigen von *Thea Bohea* L. Bei letzteren fällt an den Polen je ein besonders stark verholzter Pfropf auf. Ihre Nebenzellen zeigen nur ganz vereinzelt Anfänge von Verholzung.

Nach Abschluß dieser Untersuchung fällt mir eine systematisch-anatomische Arbeit von N. R. PEKELHARING (Lit. Verz. Nr. 19) über den Blattbau der Theaceen in die Hände. Die starke Verholzung der Spaltöffnungen bei *Camellia japonica* und die schwache bei *Thea assamica* ist dem Verfasser entgangen. Seiner Angabe, daß die Nebenzellen der Spaltöffnungen von *Camellia japonica* wenig von den anderen Epidermiszellen verschieden seien, muß ich widersprechen. Selbst ohne Erkenntnis der Lignineinlagerung, an der sich auch bestimmte Abschnitte der Nebenzellwände beteiligen, hätte doch die abweichende Form der letzteren Zellen auffallen müssen, deren Querschnitt im Vergleich zu dem der anderen Epidermiszellen eher dreieckig als viereckig erscheint. Gerade bei der Beurteilung der systematischen Beziehungen zwischen Theaceen und Ternstroemiaceen, sowie bei der mikroskopischen Untersuchung der einzelnen Teesorten könnte vielleicht die Berücksichtigung des Baues von Schließ- und Nebenzellen günstige Anhaltspunkte liefern.

Münster i. W., Januar 1916. Botanisches Institut der Universität.

Literatur-Verzeichnis.

1. PORSCH, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
2. LEMAIRE, De la lignification de quelques membranes epidermiques. Ann. de sciences nat. 6. Serie. Tome 15. Paris 1883.
3. KLEMM, Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. PRGSH.s Jahrb. Bd. 17, 1886.
4. VON GUTTENBERG, Anatomisch physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. ENGLERS Jahrb. Bd. 38, 1907.
5. KARZEL, Die Verholzung der Spaltöffnungen bei Cycadeen. WIESNER Festschrift. Wien 1908.
6. LINSBAUER, Anatomie tropischer Lycopodien. Sitzungsber. d. k. k. Akad. der Wissensch. in Wien. Math. Naturw. Kl. Bd. 107. 1. Abt. 1898.
7. LINSBAUER, Zur Verbreitung des Lignins bei Gefäßkryptogamen. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 49. 1899.
8. LINSBAUER, Über die physiologische Bedeutung der Verholzung. Verh. der zool.-bot. Ges. in Wien. Bd. 58. 1908.
9. SCHELLENBERG, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. PRGSH.s Jahrb. Bd. 29. 1896.
10. MOLISCH, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode. Zeitschr. für Botan. Bd. 4. 1912.
11. E. STEIN, Bemerkungen zu der Arbeit von MOLISCH: Das Offen- und Geschlossensein von Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode. Ber. der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 30. 1912.
12. E. STEIN, Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. Diss. Jena 1913.
13. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.

14. HABERLANDT, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887.
 15. BENECKE, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Zeitung 1892.
 16. SCHWENDENER, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. der Berliner Akad. d. Wissensch. 1881.
 17. MAHLERT, Anatomie der Laubblätter der Coniferen. Bot. Centralbl. Bd. 23. 1885.
 18. TSCHIRCH, Über die Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Verh. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 88!.
 19. N. R. PEKELHARING, Systematisch-anatomisch onderzoek van den bouw der Bladschijf in de familie der Theaceae. Diss. Groningen 1908.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Heilbronn Magda

Artikel/Article: [Die Spaltöffnungen von Camellia japonica L. \(Thea japonica Nois.\)
Bau und Funktion. 22-31](#)