

Mitteilungen.

39. Friedl Weber: Zur Physiologie thylloider Verstopfungen von Spaltöffnungen.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz.)

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 6. August 1920.)

Seit den ersten Beobachtungen thylloider Verstopfungen innerer Atemhöhlen (SCHWENDENER 1881, HABERLANDT 1887, MOLISCH 1888) sind so zahlreiche weitere Fälle derartiger „Verschlüsse“ der Spaltöffnungen bekannt geworden, daß die Vermutung nahe liegt, solche Veränderungen des Spaltöffnungsapparates seien eine gar nicht seltene Erscheinung. Die „physiologische“ Bedeutung dieser „Verstopfungen“ wird ganz allgemein und ausschließlich in einem wirksamen Verschuß der Spaltöffnung und mithin in einer Herabsetzung der Transpiration gesehen.

Zugunsten dieser Deutung der Spaltöffnungsthyllen führt HABERLANDT (1920) an, daß diese Verstopfungen insbesondere an solchen Organen entstehen, die an Wassermangel leiden. KÜSTER (1903) weist aber mit Recht darauf hin, daß sonst „bis jetzt nur Fälle bekannt sind, in welchen infolge allzu geringer Transpiration abnorm große Zellen gebildet werden“ und daß daher „eine eingehende experimentelle Untersuchung der Frage, ob wirklich in jenen Fällen allzu starker Wasserverlust durch Transpiration zu hypertrophischem Wachstum anregt, von besonderem Interesse wäre“. Jedenfalls ist die Ätiologie dieser thylloiden Wucherungen noch nicht geklärt; aber auch die Ökologie ist einer experimentellen Erforschung und Diskussion bedürftig. KÜSTER meint, „ob die Thyllen der Atemhöhlen die Wasserabgabe der Blätter in einer für den Organismus „zweckmäßigen“ Weise zu vermindern imstande sind, bedarf der näheren Untersuchung; in vielen Fällen dürfte durch das abnorme Wachstum der Mesophyllzellen wohl eher die wasserdampfgebende Oberfläche vermehrt werden“.

Gewiß spricht in sehr vielen Fällen das anatomische Bild für einen wirksamen Verschuß. Auch wird sich eine nur ganz geringfügige Herabsetzung der Transpiration, wenn sie stattfindet, kaum

sicher beweisen, wenn sie nicht stattfindet, aber auch nicht widerlegen lassen. Immerhin dürfte es von Interesse sein, zu versuchen, ob durch irgendeine der bisher ausgearbeiteten Methoden, die uns eine Schätzung des Öffnungszustandes der Spaltöffnungen gestatten, nicht auch ein Einblick in die Wirkungsweise dieser thylloiden Verstopfungen gewonnen werden könnte. Für diesen Zweck besonders geeignet erwies sich die von mir 1916 beschriebene Gasdiffusionsmethode, und zwar schon deshalb, weil sie auf dem Eindringen gasförmiger Stoffe beruht und somit dem natürlichen Vorgänge möglichst gerecht wird¹⁾.

Als Hauptversuchsobjekt dienten die nadelförmigen Blätter von *Hakea suaveolens*. Seit 1912 beobachte ich an diesen im Kalthaus des botanischen Gartens in mehreren kräftigen Exemplaren gezogenen Pflanzen ganz regelmäßig an den Blättern²⁾ das reichliche Auftreten anatomisch nicht uninteressanter thylloider Spaltöffnungsverstopfungen. Diese wurden seitdem auch von VISCHER (1915) für *Hakea* beschrieben und abgebildet. Für *Hakea acicularis* hat dann auch GERTZ (1916) das konstante Auftreten „mehr oder minder durchgeführter stomatärer Verstopfungen“ angegeben. Die von mir beobachteten thylloiden Bildungen stimmen teils mit den von VISCHER und GERTZ abgebildeten im wesentlichen überein, teils zeigen sie weitere Eigentümlichkeiten, deren anatomische Verhältnisse hier nur ganz kurz hervorgehoben werden sollen.

Sehr häufig geht die thylloide Wucherung von Zellen aus, welche die innere dem zentralen Teil der Blattoberfläche genäherte Umgrenzung der Atemhöhle bilden. Die Thyllen sind dann stets mehrzellig; die peripher gelegene, sich unmittelbar an die Stomata anschmiegende Thyllenzelle weist in vielen Fällen eine sehr beträchtliche Verdickung der Außenwand auf, ähnlich aber oft noch stärker ausgeprägt wie dies HABERLANDT für *Pilea* abgebildet hat. Diese Membranverdickung scheint sich innig der Schließzellenkontur anzupassen; auch reicht nicht selten ein zugespitzter Zellfortsatz in die Opisthialöffnung hinein, ja bis zur Zentralspalte heran. Von besonderem Interesse ist es, daß die Außenwand dieser

1) Über die Transpirationsgröße durch Wachseinlagerungen verstopfter Stomata hat sich bereits 1898 WULFF mit Hilfe der Kobaltmethode eine Vorstellung zu bilden versucht, doch scheinen mir bei seiner Versuchsanstellung durch das Fehlen geeigneten Vergleichsmaterials eindeutige Schlüsse unmöglich.

2) Untersucht wurden nur die zylindrischen Fiedern des Folgeblattes, nicht das nach PORSCH (1905) bilateral gebaute Jugendblatt. PORSCH, der anscheinend Material von denselben Exemplaren des Grazer botanischen Gartens untersucht hat, macht keine Angaben über thylloide Verstopfungen.

an die Stomata herantretenden Thyllenzelle fast immer stark kutinisiert erscheint, was bei Färbung mit Sudan klar zutage tritt. Diese Zellen nehmen dadurch sowie durch die auffallende Verdickung der Außenwand den typischen Bau von Epidermiszellen an. Springen in die Spalte zwischen die Schließzellen Thyllenzellfortsätze ein, so ist ihre Membran immer in ihrer ganzen Ausdehnung kutinisiert¹⁾. Die beigegebenen Figuren²⁾ dürften die erwähnten Verhältnisse deutlich zeigen³⁾.

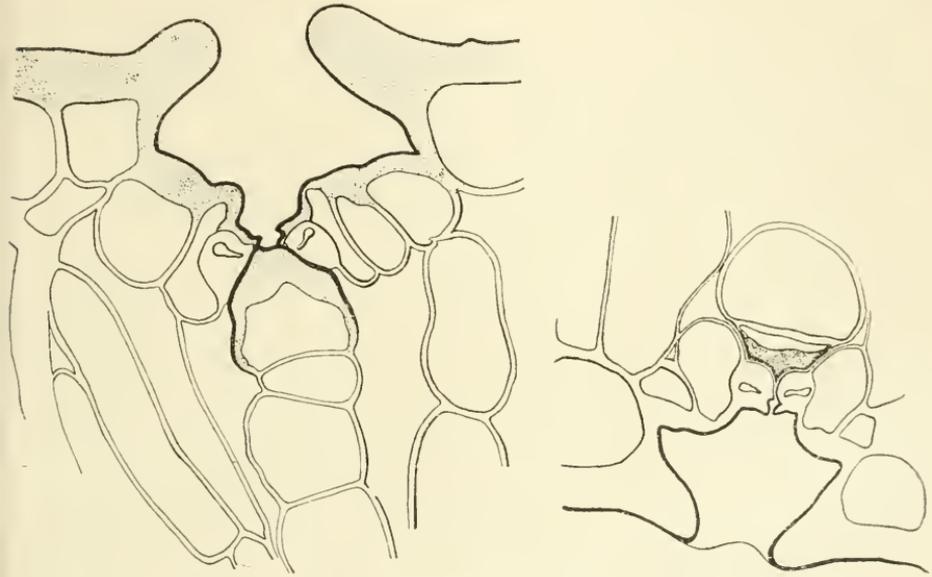


Abb. 1. Erklärung im Text.

Sie repräsentieren jedoch nur einen der vielen realisierten Verschlusstypen. Nicht selten treten von allen Seiten in die Atemhöhlen Wucherungen vor; diese gehen überdies mehrere Zellteilungen ein, so daß die Atemhöhlen von einem sich gegenseitig abplattenden Zellkomplex erfüllt sind. Kleine Interzellularen sind aber auch in diesem Falle zwischen den thylloiden Zellen vorhanden. Andererseits kommt es eben so oft vor, daß die Atemhöhlen viel

1) BUKVIČ (1912) gibt für die thylloiden Verstopfungen der Kakteenstomata an: „mit Sudan III eine Rötung und mit Kalilauge die Verseifung . . .“. NEUMANN (1917) fand die thylloide Verstopfung der Wasserspalten von *Cyclamen* kutinisiert.

2) Für die Ausführung der Figuren danke ich Herrn Lektor J. GICKLHORN.

3) Ein analoges Bild einer verstopften Spaltöffnung von demselben *Hakea*-Material stellt Fig. 108 der Anatomie und Physiologie von J. WIESNER. 6. Aufl. von K. LINSBAUER (1920) dar.

weniger verstopft erscheinen, daß sich die ganze Thylle auf eine sackförmige Ausstülpung einer Neben- oder Palisadenzelle beschränkt.

In den meisten Fällen würde man jedenfalls auf Grund des anatomischen Querschnittsbildes auf eine mehr oder weniger vollkommene „Verstopfung“ der Spaltöffnungen schließen. Ich habe daher vermutet, daß Versuche mit der bei verschiedenen Pflanzen als verlässlich erprobten Gasdiffusionsmethode „verschlossene“ Spaltöffnungen anzeigen würden.

Die Blätter kamen für eine bis mehrere Minuten in den Ammoniakraum und wurden nach der Vergasung im Warmhaus aufbewahrt. Nach einigen Stunden bis einem Tage sind die Stellen, an denen das Ammoniak eingedrungen ist, durch ihre Mißfärbung leicht zu unterscheiden von denjenigen, in die kein tödlich wirkendes Gas eingedrungen ist: Erstere weisen einen dunkelbraunen bis blauschwarzen Farbenton auf, letztere haben ihr natürliches Grün unverändert beibehalten. Daraus, daß überhaupt grüne unbeschädigte Partien erhalten bleiben, geht hervor, daß das Ammoniakgas auf keinen Fall so stark angewendet wurde, daß es auch bei verschlossenen Stomata in schädlicher Menge eingedrungen wäre; die Vergasung wurde also so vorgenommen, daß sie nur bei offenen Spaltöffnungen eine letale Wirkung auf das angrenzende Mesophyll ausübte. Die verschiedenfarbigen Zonen an den nadelförmigen Blattfiedern grenzen meist ziemlich unvermittelt ohne Übergänge aneinander; sie sind von ganz verschiedener Längenausdehnung von etwa einem bis mehreren Millimetern bis zu der Ausdehnung der ganzen Blattfiedern, die eine Länge von 20 und mehr mm erreichen. Schon daraus geht hervor, daß die *Hakea*-Blätter zu den heterobarischen im Sinne NEGERS (1912) gehören: an denjenigen Stellen, an welchen die Spaltöffnungen geschlossen sind, bleibt die Schädigung durch das Ammoniakgas auch tatsächlich aus und umgekehrt ist bei mikroskopischer Prüfung deutlich zu erkennen, daß die postmortalen Verfärbungen nur im allernächsten Umkreis der einzelnen Atemhöhlen erfolgt. Diese Feststellung ist deshalb von Wichtigkeit, weil bei homobarischen Blättern das Offensein einer oder weniger Spaltöffnungen genügen würde, um dem Gas Eintritt in weite Blattpartien zu gestatten, die eventuell auch unter geschlossenen Spaltöffnungen liegen könnten. Aus einer nachträglichen Verfärbung solcher Blattpartien dürfte dann aber nicht ohne weiteres auf das vorherige Offensein aller oder der meisten Spaltöffnungen geschlossen werden.

Die mikroskopische Prüfung nach Eintritt der postmortalen Schwärzung wurde so vorgenommen, daß entweder die Nadeln in die einzelnen unverfärbten grünen und verfärbten dunklen Ionen zerschnitten und dann erst von diesen isolierten Partien mikroskopische Querschnitte angefertigt wurden, oder aber so, daß dies ohne vorherige Zerlegung in die verschieden gefärbten Teilstücke geschah; letzterer Modus kam besonders dann zur Anwendung, wenn die verfärbten Zonen sehr klein sind; auch in diesem Falle ist es ohne weiteres möglich, an den mikroskopischen Schnitten genau die Stellen zu erkennen, wo das Gas eingedrungen ist: sie heben sich nämlich durch ihre Mißfarbe und den kollabierten Inhalt unverkennbar ab von den lebenden grünen Mesophyllpartien.

Bei dem Durchsuchen von vielen Hunderten von Blatt-

querschnitten zeigte sich nun das überraschende Ergebnis, daß das Assimilationssystem unterhalb thylloid verstopfter Stomata und Atemhöhlen mindestens ebenso häufig die postmortale Verfärbung aufwies als unterhalb der thyllenfreien Spaltöffnungen und normal gestalteter Atemhöhlen. Ja, in zahlreichen Fällen hatte es den Anschein als ob gerade dort, wo alle oder fast alle Stomata eines Querschnittsbildes thylloid „verstopft“ waren, die Verfärbung besonders prompt eintrat und sich auch besonders tief in das Mesophyll hinein erstreckte; und umgekehrt wiesen die völlig intakt und grün gebliebenen Blattzonen ebenso häufig thyllenfreie Stomata auf oder aber Atemhöhlen, in die sich nur geringfügige Wucherungen hinein erstreckten, ohne auch nur entfernt an die Opisthialöffnung heranzureichen. Das Resultat dieser an reichlichem Material in verschiedenen Jahren und Jahreszeiten vorgenommenen Versuche war stets das gleiche. Ich schließe daraus — zunächst natürlich nur für die von mir untersuchten *Hakea*-Blätter —:

Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen und inneren Atemhöhlen behindern den Gasaustausch nicht oder doch nicht wesentlich, ja, derselbe scheint durch sie bisweilen sogar deutlich erleichtert zu werden. Die stomatären Thyllen können daher bei *Hakea* nicht als wirksamer Transpirationsschutz funktionieren.

Es dürfte wohl aus dem ungehinderten Eintritt des Ammoniaks auf einen ebensolchen Austritt des Wasserdampfes zu schließen gestattet sein; ob aber die thylloiden Verstopfungen nicht doch in irgend einer Weise die Transpiration in geringem Grade beeinflussen, ist bei obiger Versuchsaufstellung und wahrscheinlich überhaupt nicht feststellbar. Die Transpirationsgröße ist nicht ausschließlich von der Öffnungsweite des Porus abhängig; es spielt dabei auch die Gestalt der äußeren und, was hier in Betracht kommt, der inneren Atemhöhle eine wichtige Rolle. In gewissen Fällen¹⁾ liegt der Sättigungsdruck des Dampfes auf dem Grund der Atemhöhle nicht unmittelbar unter den Schließzellen, wo der Dampf schon verdünnt sein muß. Deshalb addiert sich zum Widerstand des Porus der der langen Atemhöhle (RENNER 1910). Durch die mehr oder weniger weitgehende Ausfüllung der inneren Atemhöhle mit Thyllen wird der Widerstand jedenfalls verändert. Die Verhältnisse sind aber hier so wechselnd — schon weil die Thyllen einmal relativ dickwandig und außenseits kutinisiert sind, daß anderemal wieder nicht —, daß man sich keine allgemein gültige Vorstellung bilden kann.

Dieses auffallende Versuchsergebnis dürfte dadurch mit dem anatomischen Bilde in Einklang zu bringen sein, daß durch die thylloiden Wucherungen nicht selten eine beträchtliche Verschiebung der Schließ- und Nebenzellen erfolgt, so daß die Zentralspalte direkt eine Erweiterung erfährt. Gerade in den

1) Dies gilt in extremer Weise nur dann, wenn die innere Atemhöhle von kutinisierten Zellen begrenzt ist, immerhin könnten bei *Hakea* die angrenzenden Säulenzellen (Stereiden) in ähnlicher Weise wirken.

Fällen, wo ein spitziger Fortsatz der Thyllenzellen in den Hinterhof eindringt, dürften wie durch einen Keil die Schließzellen auseinandergetrieben und für immer eine Schließbewegung unmöglich werden; tatsächlich findet man auch an Querschnitten nicht selten trotz oder vielleicht gerade wegen der thylloiden Wucherung die Spalte mehr oder weniger weit klaffend, ohne dabei aber natürlich immer mit Sicherheit feststellen zu können, ob die Thylle oder die Anfertigung des Schnittes an dieser Verlagerung schuld trägt.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Hakea* ergaben analoge Versuche mit alten Blättern von *Camellia japonica* bei welchen SCHWENDENER (1881) das häufige Auftreten der thylloiden Verstopfungen beobachtet hatte. Auch hier schützen die stomatären Thyllen das Mesophyll nicht vor dem Eindringen und den Schädigungen der Ammoniakdämpfe¹⁾.

Sprechen diese Versuche also dafür, daß die thylloiden stomatären Verstopfungen keinen wirksamen Verschuß und Transpirationsschutz darstellen und somit die bisher vermutete ökologische Bedeutung zumindest nicht ganz allgemein zutreffen dürfte, so wird dadurch auch die Frage nach der Ätiologie der Entstehung dieser thylloiden Wucherungen neuerdings als ungeklärt gekennzeichnet. Die Bedenken, die KÜSTER gegen die Annahme des Auftretens bei allzu großer Transpiration, bei Wassermangel äußert, wurden eingangs erwähnt. Außer der erwähnten Angabe HABERLANDT's finde ich noch bei HOLDEN (1913) Versuche geschildert, welche entscheiden sollen, ob bei *Tradescantia pulchella* feuchte Warmhauskultur die Bildung thylloider Verstopfungen fördert. Die wenigen Versuche gestatten aber keine eindeutige Erklärung. Dasselbe gilt von eigenen Experimenten mit *Hakea*. Die beblätterten Zweige wurden mehrere Wochen im feuchten Raum im Warmhaus gehalten oder aber die Blätter selbst mit stets feucht gehaltener Watte unwickelt belassen. Weder eine Förderung noch eine Unterdrückung der thylloiden Bildungen war mit Sicherheit zu konstatieren.

Welches ätiologische Moment für das regelmäßige Zustandekommen der thylloiden Verstopfungen meiner Hauptversuchspflanze maßgebend ist, bleibt ungeklärt. Bemerkenswert ist, daß LILDFORS in einem nicht veröffentlichten Vortrage über verstopfte Spaltöffnungen bei „einigen“ Proteaceen berichtet hat. (Zit. nach GERTZ 1916, p. 32.) Ich selbst habe solche auch bei *Hakea pugioniformis* gesehen. Für *Hakea suaveolens* wurden sie auch von VISCHER (l. c.) beschrieben, für *Hakea acicularis* von GERTZ. Sie kommen also wohl bei den Proteaceen nicht selten vor²⁾.

1) Nach M. HEILBRONN (diese Berichte, Bd 34) vermögen sich die verholzten *Camellia*-Stomata nicht zu schließen.

2) Auch Gefäßthyllen habe ich bei *Hakea* im Stamm beobachtet.

Zur Physiologie thylloider Verstopfungen von Spaltöffnungen. 315

Während also die Beobachtung, daß Trockenheit die Entstehung thylloider Verstopfungen fördert, vereinzelt ist und die, daß Feuchtigkeit sie hemmt, wenig begründet, so sind andererseits Befunde bekannt über das Auftreten stomatärer Thyllen bei genügender Feuchtigkeit in Fällen, wo die Herabsetzung der Transpiration wohl nicht in Frage kommen kann.

Von besonderem Interesse in dieser Hinsicht ist die Feststellung thylloid verstopfter Spaltöffnungen an Rhizomen, wie sie durch WARNCKE (1912) bei verschiedenen Pflanzen erfolgte, so bei *Petasites officinalis*, *Lysimachia vulgaris*, *Polygonatum officinale*, *Circaea*. Es sind dies lauter Bewohner feuchter schattiger Standorte und speziell für *Petasites* gibt WARNCKE an, daß die Pflanzen sehr feucht am Rande eines Teiches standen, „so daß die Pflanzen teilweise vom Wasser umspült wurden“.

Diese Angaben erinnern auch an eine eigene gelegentliche Beobachtung an *Bidens cernuus*. An einem feuchten Standort im Leopoldskroner Moor bei Salzburg waren die üppig entwickelten Pflanzen in einem besonders regenreichen Sommer wochenlang bis zur halben Höhe ihrer Stengel vom Wasser überflutet. An sämtlichen der zahlreichen Exemplare waren makroskopisch an den unter Wasser stehenden Stengelpartien schneeweiße intumeszenzartige Bildungen zu sehen. Das mikroskopische Querschnittsbild wies weitgehende Ähnlichkeit mit Lentizellenwucherungen auf; dieses hyperhydrische Gewebe geht aber nicht aus Lentizellen hervor, vielmehr zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß das Jugendstadium mit thylloiden Spaltöffnungsverstopfungen beginnt, aus denen sich rasch durch zahlreiche Zellteilungen die Intumeszenzen entwickeln¹⁾.

Schließlich sei daran erinnert, daß GOEBEL (1891) die Wasserspalten an der Innenfläche der Kanne von *Cephalotus* verstopft gefunden hat; da diese Insektivore starke Sekretion von Flüssigkeit aufweist, so wird möglicherweise auch die Bildung dieser thylloiden Wucherung durch den Kontakt mit Wasser ausgelöst werden²⁾.

1) Auch KÜSTER (1916, p. 52) gibt an, daß (bei *Ruellia*) die frühesten Entwicklungsstadien mancher Intumeszenzen an die Stomata gebunden sind.

2) Einen anderen Fall einer thylloiden Verstopfung einer Wasserspalte bildet DE BARY (1877) ab; aus seiner Fig. 19 geht hervor, daß es sich dabei um keinen wirksamen Verschuß handelt. Bei *Cyclamen* hat, wie erwähnt, NEUMANN 1917 verstopfte Wasserspalten gefunden. Eine thylloide Bildung einer normal unverschließbaren Atemöffnung habe ich gelegentlich am Stiel eines Archegonträgers von *Marchantia* gesehen, ein Fall, der meines Wissens noch nicht bekannt ist.

In all diesen Fällen (Rhizome der genannten Pflanzen, *Bidens*, Kanne von *Cephalotus*) dürfte die Ätiologie der thylloiden Verstopfungen am ungezwungensten durch den Kontakt mit Wasser respektive den Aufenthalt in dunstgesättigter Luft geklärt erscheinen. Auf jeden Fall geht aber daraus hervor: Thylloide Spaltöffnungsverstopfungen können auch bei behinderter Transpiration in feuchter Luft entstehen und ihre Funktion und ökologische Bedeutung ist in diesen Fällen keineswegs die Herabsetzung der Transpiration; sie sind dann nicht nur ihrem anatomischen Charakter, sondern auch ihrer Ätiologie nach typische hypertrophische bzw. hyperplastische Bildungen hyperhydrischer Natur.

Ob die von HABERLANDT angegebene Entstehung von stomatären Thyllen in relativ trockener Luft bei Wassermangel sich ätiologisch nach demselben Prinzip erklären läßt, ist sehr fraglich. Immerhin wäre es denkbar, daß bei hermetischem Verschluß der Stomata in trockener Luft die Atemhöhle zu einem absolut dunstgesättigtem Raume und dadurch die Entstehung hyperhydrischer Gewebe ausgelöst wird. Wahrscheinlicher ist aber, daß die Ätiologie thylloider Verstopfung recht verschieden sein kann. Nicht ohne Bedeutung für die ätiologische Seite der Frage ist jedenfalls, daß diese Thyllen ganz besonders in alternden Organen auftreten. Fast sämtliche Beobachter geben an, daß die Stomataverstopfungen entweder erst in älteren Blättern auftreten oder aber doch sich in diesen besonders häufen. Ich habe daher (1919) die Bildung thylloider Verstopfungen direkt als eine Alterserscheinung aufgefaßt¹⁾. Eine kausale Erklärung ist damit natürlich noch nicht gegeben; immerhin könnte ihre Bildung vielleicht die Folge einer physiologischen Altersisolation sein, wie sie von CHILD (1911) zur „Erklärung“ verschiedener Entwicklungsvorgänge herangezogen wird. Jedenfalls hemmen sich die Zellen im Gewebsverbande durch gegenseitige Beeinflussung; dafür spricht die Weiterentwicklung nach künstlicher Isolierung; möglicherweise leistet die physiologische Altersisolation dasselbe. Weitere Momente werden dann entwicklungsfördernd mitwirken, so das Angrenzen an einen Hohlraum: Gefäßlumen, Schleimgang²⁾, Harzgang, luftführenden Interzellularräum. Besonders Interzellularräume, die normaler Weise direkt mit der Außenluft in Verbindung stehen oder zu welchen abnormaler Weise eine solche unmittelbare Kommunikation hergestellt wird, werden häufig thylloid verstopft: So die Atemhöhlen des Spaltöffnungsapparates³⁾, die Carinalhöhlen verletzter *Equisetum*sprosse (STRASBURGER 1891, p. 437), die Lücken der unterirdischen Stengelteile von *Tradescantia virginica*,

1) Auch die Gefäßthyllen und die Thyllen der Sekretlücken entstehen häufig „als „Alterserscheinung““ KÜSTER (1916).

2) SCHMIDT (1902) fand in den Schleimgängen von *Cassytha filiformis* thyllenartige Ausstülpungen der angrenzenden Leptomelemente; diese Angabe ist in der Literatur wenig bekannt.

3) Besonders bei alten Spaltöffnungen, die sich nicht mehr zu schließen vermögen, muß die Kommunikation mit der Außenluft eine dauernde sein. Auch bei der normalen Lentizellenentstehung schreiten die unter den Spaltöffnungen gelegenen Grundgewebszellen zuerst zu erneutem Wachstum und zur Teilung.

wenn im Herbst der oberirdische Teil abstirbt. GRAVIS (1898), der letzteren Fall beschreibt, sagt darüber (p. 100), die thylloide Bildung „est provoquée par la communication des lacunes avec l'atmosphère“.

Dies alles sind jedoch derzeit nur hypothetische Spekulationen, denen allerdings vielleicht ein heuristischer Wert zukommt. Als gesichertes Resultat der Mitteilung möchte ich dagegen folgendes zusammenfassend anführen:

1. Bei *Hakea suareolens* zeigen sich bei Prüfung mit der Gasdiffusionsmethode thylloid verstopfte Stomata in keiner Weise unwegsamer als nicht verstopfte.
2. Thylloide Wucherungen der inneren Atemhöhle gelangen auch ohne Wassermangel bei herabgesetzter Transpiration zur Ausbildung; ihre Funktion kann dann nicht in einem Transpirationsschutz zu suchen sein.

Literatur.

- BARY, DE, 1877, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane.
 BUKVIČ, 1912, Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen, Österr. bot. Zeitschr. 62.
 CHILD, 1911, Die physiologische Isolation, Leipzig.
 GERTZ, 1916, Untersuchungen über septierte Thyllen. Lund.
 GOEBEL, 1891, Pflanzenbiologische Schilderungen 2.
 GRAVIS, 1898, *Tradescantia virginica*, Bruxelles.
 HABERLANDT, 1887, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns.
 —, 1920, Physiologische Pflanzenanatomie V. Aufl.
 HOLDEN, 1913, On the occlusion of the stomata, Ann. of Botany 27.
 KÜSTER, 1903, Pathologische Pflanzenanatomie, 1916, II. Aufl.
 LINSBAUER, 1920, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien.
 MOLISCH, 1888, Zur Kenntnis der Thyllen usw. Sitzb. Ak. Wien 97.
 NEGER, 1912, Spaltöffnungsverschluß und künstliche Turgorsteigerung. Diese Berichte 30.
 NEUMANN, 1917, Wasserspalten. Beiträge zur allgemeinen Botanik 1.
 PORSCH, 1905, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena.
 RENNER, 1910, Beiträge zur Physik der Transpiration, Flora 100.
 SCHMIDT, 1902, Zur Anatomie von *Cassytha filiformis* L., Österr. bot. Ztschr.
 SCHWENDENER, 1881, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen.
 STRASBURGER, 1891, Über Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen.
 VISCHER, 1915, Zur Kenntnis der Jugend- und Folgeform xerophiler Pflanzen, Flora 108.
 WARNCKE, 1912, Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. Jahrb. wiss. Bot. 50.
 WEBER, 1916, Über eine einfache Methode usw. Diese Berichte 31.
 —, 1919, Der natürliche Tod der Pflanzen. Naturw. Wochenschrift 36.
 WULFF, 1898, Studien über verstopfte Spaltöffnungen. Österr. bot. Zeitschr. 48.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl

Artikel/Article: [Zur Physiologie thylloider Verstopfungen von Spaltöffnungen. 309-317](#)