

Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen.

Von JOSEF WASSERMANN (München).

Das Durchlüftungssystem der Pflanze und insbesondere die für den Gasaustausch wichtigen Spaltöffnungen haben schon immer grosse Beachtung gefunden. Zahlreiche Arbeiten beschäftigen sich mit der Anatomie der Spaltöffnungen, andere mit ihrer Physiologie und eine dritte Gruppe mit der Entwicklungsgeschichte; durch die Ergebnisse der letztgenannten Arbeitsrichtung sind die Spaltöffnungen für die Systematik wichtig geworden, indem man eine ganze Reihe von Entwicklungstypen gefunden hat, die für einzelne Familien charakteristisch sind. In der Hauptsache haben die Mehrzahl dieser Arbeiten Spaltöffnungen beschrieben, wie sie auf den ausgewachsenen Blättern gefunden werden; die der Kotyledonen und Primärblätter haben wenig Beachtung gefunden, obwohl es eine Anzahl von Untersuchungen gibt, die sich mit den Keimpflanzen befassen. So haben KUMM (1) und KLOTZ (2) die Kotyledonen nach der anatomischen Seite hin, KAUFHOLZ (3) die Keimpflanzen nach der morphologischen bearbeitet; bei allen dreien aber finden sich die Angaben über Spaltöffnungen nur spärlich und meist beziehen sie sich auf die Zahlenverhältnisse. Diese zahlenmässige Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Kotyledonen und die Flächenstruktur der Epidermis beschreibt FEE-LABY (4) und vergleicht sie mit denen des Folgeblattes. In gleicher Weise geht RAMALEY (5) in der Hauptsache nur auf die Zahl und Anordnung der Spaltöffnungen bei Cotyledonen von Rhamunculaceen, Cruciferen und Papilionaceen ein. Ebenso bringen zwei Untersuchungen der neueren Zeit, ESPE (6) und DOSE (7) nur weiteres zahlenmässiges Material über das Vorkommen der Spaltöffnungen auf Kotyledon und Primärblatt (DOSE) und auf der Blattspreite (ESPE).

Eingehendere Betrachtung der anatomischen Verhältnisse der Spaltöffnungen der Kotyledonen und Primärblätter finden wir zum erstermal bei PORSCHE (8). Er untersucht bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen die Spaltöffnungen des Kotyledon und Primärblattes und vergleicht sie mit denen des ausgewachsenen Blattes; auch dehnt er seine Untersuchungen noch auf die Spaltöffnungen der assimilierenden Sprosse und der Phyllodien aus. PORSCHE kommt zu dem Ergebnis, dass die Spaltöffnungen der Kotyledonen aus den verschiedensten Familien grosse Ähnlichkeit aufweisen, einen Normaltypus besitzen. Die der Primärblätter sind als atavistisches Merkmal zu betrachten und unterscheiden sich wesentlich von denen der Folgeblätter, die ein Produkt der Anpassung an jetzt herrschende Verhältnisse seien. Dadurch, dass er den Spaltöffnungs-Apparat in phylogenetischer Hinsicht auszuwerten versucht, ist eine neue Betrachtungsweise gegeben, die dann HRYNIEWIECKI (9) fortsetzt.

1912 erschien die Arbeit von WARNCKE (10), der die Spaltöffnungen des Blattes, Blattstiels, Rhizoms und der Blattscheide von den nämlichen Pflanzen untersuchte. Es ergaben sich weitgehende Unterschiede im Bau des Spaltöffnungs-Apparats. Eine im gleichen Jahre publizierte Arbeit von SCHRAMM (11) gibt Verschiedenheiten an, die zwischen den Spaltöffnungen der Sämlinge und den Schatten- und Sonnenblättern einheimischer Holzpflanzen bestehen. Es stehen die Spaltöffnungen beim Primärblatt des Lichtsämlings und dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze an Zahl oft ganz beträchtlich hinter denen des Sonnenblattes zurück; auch die Grösse ist variabel und zwar ist sie beim Sonnenblatt am kleinsten, wächst beim Schattenblatt und erreicht beim Lichtsämling den grössten Wert. 1917 untersuchte VOSS (12) die Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen und kommt zum Ergebnis, dass auf der Oberseite fast ausnahmslos Spaltöffnungen auftreten, deren Einfluss auf die Transpiration im Vergleich zu denen der Unterseite geringer ist.

Eine sehr ausführliche Arbeit aus jüngster Zeit befasst sich mit den Abnormi-

täten der Spaltöffnungen. GERTZ (13, 14) beschreibt zahlreiche Missbildungen von Stomata und er ist auch meines Wissens der erste, der es versucht hat auf experimentellem Wege neue Kenntnisse von den Spaltöffnungen zu erhalten.

Dieser Versuch, die Spaltöffnungen experimentell zu beeinflussen, wird durch die vorliegende Arbeit fortgesetzt. Verbunden damit wurde eine Untersuchung der Spaltöffnungen morphologisch verschiedener Blattorgane und in einigen Fällen solcher von assimilierenden Sprossen.

LILIACEEN UND AMARYLLIDACEEN.

Aus den Familien der Liliaceen und Amaryllidaceen kamen mehrere succulente Gattungen zur Untersuchung; es wurden die Spaltöffnungen von Blättern untersucht, die,

was ihre zeitliche und örtliche Entstehung an der Pflanze betrifft, von einander verschieden waren.

Agave densiflora Hook. Fig. 1-3.

Kotyledo (Fig. 1). - Die Epidermiszellwände sind sehr dünn; ihre Aussenseite wird von einer ebensolchen Cuticula bedeckt; Vorderhörnchen und Hinterhörnchen sind klein, aber deutlich sichtbar. Das Lumen der Schliesszellen, die in der Ebene der Epidermis liegen, ist gross. Zur innern Anatomie ist zu bemerken, dass kein typisches Assimilationsparenchym entwickelt ist, sondern nur ein aus gleichmässig gestalteten, eng aneinander liegenden Zellen bestehendes Schwammparenchym; das im alten Blatt so reich entwickelte Festigungsgewebe fehlt im Kotyledo vollständig.

Primärblatt (Fig. 2). - Die Epidermis-Zellwände sind mit Ausnahme der Aussenseite dünn; letztere sind etwas dicker und von einer schwachen Kutikula, die im Vorhof stärker wird, bedeckt; im Gegensatz zum alten Blatt fehlen ihr die Kutikula-Keile. Die Schliesszellen sind nun eingesenkt, wenn auch noch nicht in dem beträchtlichen Masse, wie wir es beim alten Blatt sehen werden; sie sind nicht verdickt und haben im Gegensatz zum Kotyledo nur die Vorderhörnchen.

Folgeblatt (Fig. 3). - Die Aussenhäute der Epidermiszellen

sind sehr dick; sie besitzen eine sehr starke Kutikula, die keilförmige Gebilde in die Zellulosewände der Epidermiszellen entsendet. - Was die Dicke der Kutikula betrifft, so gibt MÜLLER (15) folgendes an: sie beträgt $\frac{1}{4}$, die Zähne $\frac{2}{3}$ der gesamten Zellhöhe. - Die Aussenseite ist von einer wachsähnlichen Schicht bedeckt, die

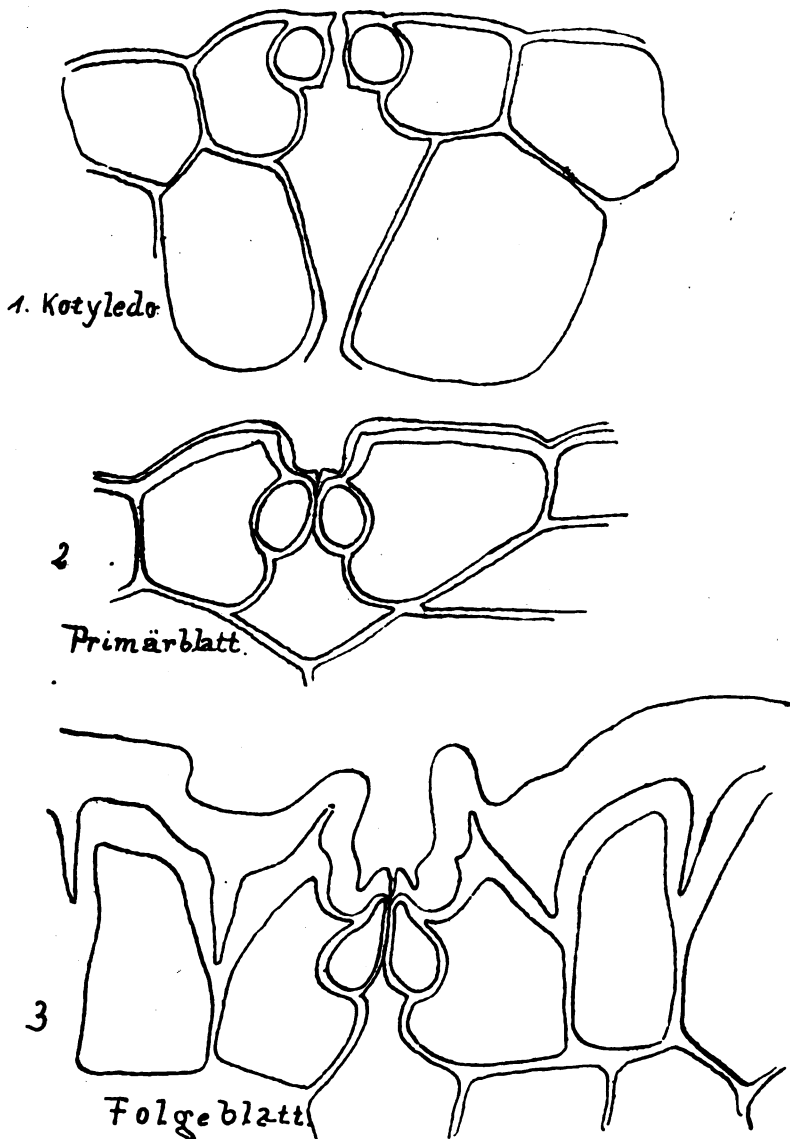


Fig. 1 - 3. *Agave densiflora* Hook.

auch die äussere Atemhöhle ausfüllt. Die Schliesszellen sind tief eingesenkt; sie besitzen Vorderhörnchen, dagegen keine Hinterhörnchen. Die äussere Atemhöhle ist 2 - 3mal so hoch als wie beim Primärblatt.

Von den Amaryllidaceen wurden noch *Hippeastrum hybridum* und *Haemanthus Katharinae* untersucht; da beide Formen am alten Blatt kaum xerophile Spaltöffnungen besitzen, so war anzunehmen, dass dies auch bei den Jugendformen der Fall ist.

§ *Hippeastrum hybridum*. - Die Spaltöffnungsform des Primärblattes ist beim Folgeblatt nicht wesentlich modifiziert; was am meisten auffällt ist, dass bei den kutinisierten Vorderhörnchen des alten Blattes die Epidermiswand sich plötzlich einsenkt und ein Aussengelenk bildet; dadurch wird der ganze Apparat etwas in die Epidermis eingesenkt, was beim Primärblatt nicht der Fall ist. Auch sind die Hinterhörnchen der Folgeform etwas stärker ausgebildet, wie ja auch die Schliesszellen und die Epidermiswände, sowohl der Aussen- wie der Innenseite, stärker verdickt sind. Zu bemerken ist vielleicht noch, dass die Kutikula des Folgeblattes nach aussen Höckerchen bildet. Von

§ *Haemanthus Katharinae* Bak. wurde der Spaltöffnungsapparat des Kötyledo mit dem des Folgeblattes verglichen. Der, von einer bis zu 0,5 cm dicken Hülle von gelblichem Endosperm umgebene, Kötyledo ist grün und von zylindrischer Gestalt; er besitzt allseitig Spaltöffnungen, die einen Normaltyp darstellen. Die Epidermis-Zellwände sind dünn und von einer ebensolchen Kutikula auf der Aussenseite bedeckt. Die Vorderhörnchen sind gut, die Hinterhörnchen nur andeutungsweise entwickelt; das Lumen der Schliesszellen, die nur schwach verdickt sind, ist gross; eine kaum beachtenswerte Atemhöhle ist vorhanden. Die Spaltöffnungen des Folgeblattes unterscheiden sich von denen des Kötyledo durch ihre bedeutendere Grösse. Die Nebenzellen übertreffen die des Kötyledo an Grösse um ein mehrfaches. Die Kutikula ist auf der Epidermis dünn; sie wird erst dicker, wenn sie die Vorderhörnchen bildet, die jetzt eine beträchtliche Grösse besitzen und zu feinen aufgebogenen Spitzen ausgezogen sein können. Die Kutikula zieht wie beim Kötyledo durch die Spalte, füllt dann die wohl ausgebildeten Hinterhörnchen und endet in der grossen Atemhöhle. Das Lumen der Schliesszellen ist gross, wenn sie auch stärker als beim Kötyledo verdickt sind.

Solche, im Vergleich zum Folgeblatt wesentlich einfachere Formen, wie sie sich bei den genannten Pflanzen und besonders bei *Agave densiflora* auf Kötyledonen und Primärblättern finden, können auch bei einer Pflanze zur selben Zeit vorkommen. Dies ist der Fall, wenn Hochblätter vorhanden sind. Es wurde

Agave attenuata S.-D., Fig. 4 - 5, daraufhin untersucht. Das Hochblatt, das der oberen Region des ca 0,75 m hohen Blütenstandes, der sich später noch bedeutend verlängerte, entnommen wurde, stellt schon äusserlich ein viel zarteres Blatt dar als das Folgeblatt; seine Spaltöffnungsform ist wesentlich einfacher als die des Folgeblattes. Wir wollen zunächst die Spaltöffnungen des alten Blattes (Fig. 4) kennen lernen. Die Epidermis-Aussenwände sind sehr dick und zur Hälfte ihrer Dicke als starke Kutikula ausgebildet, die deutlich sichtbar durch den Spalt zur Atemhöhle zieht; die Schliesszellen, die keine starke Verdickung aufweisen, sind tief eingesenkt und mit gut ausgebildeten Vorder- und Hinterhörnchen versehen.

Das Hochblatt, Fig. 5, zeigt nun bedeutend einfachere Verhältnisse. Die Epidermis-Aussenwand ist in keiner Weise verdickt und besitzt eine ganz normale Kutikula. Die Schliesszellen selbst sind bedeutend kleiner und viel weniger tief eingesenkt; ja es kommen Formen vor, bei denen sie überhaupt in der Ebene der Epidermis liegen. Die Vorderhörnchen haben ihre gute Ausbildung behalten, während die Hinterhörnchen reduziert wurden. Das Lumen ist gross geblieben, es weist keine nennenswerten Verdickungen auf.

Es fällt sofort auf, dass das Hochblatt von *A. attenuata* dem Primärblatt von *A. densiflora* in weitgehendem Masse gleicht. Diese Vereinfachung im Hochblatt wurde noch festgestellt bei *Aloe succotrina* und *Fourcroya altissima*.

§ *Aloe succotrina* Lam.- Folgeblatt. Zell-Aussenwände sehr dick; ihre Kutikula

§ Für die mit dem Zeichen § angemarkten Arten finden sich die Zeichnungen der Spaltöffnungen in dem handschriftlichen Exemplar der Arbeit im Münchener botanischen Institut.

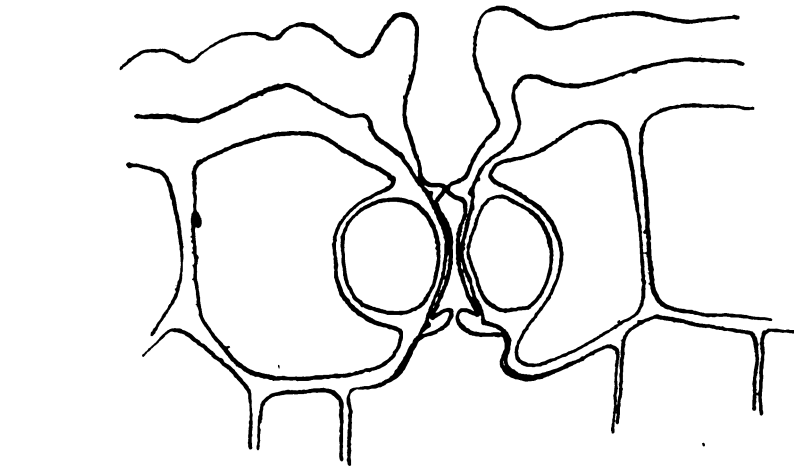
ist stark entwickelt und zeigt nach aussen papillenartige Erhebungen, die besonders stark als Umrahmung der äusseren Atemhöhle entwickelt sind. Die Schliesszellen sind tief eingesenkt, sie zeigen wohl ausgebildete kutinisierte Vorder- und Hinterhörnchen. Bevor die Luft in die eigentliche grosse Atemhöhle kommt, muss

sie hinter den Schliesszellen einen gangähnlichen Raum passieren, der ein Analogon zur äusseren Atemhöhle darstellt. Die Schliesszellen selbst sind wie beim Hochblatt unverdickt.

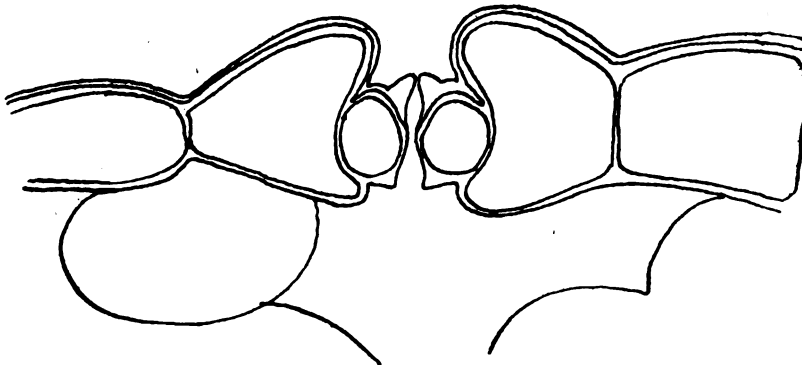
Hochblatt. - Die Epidermis-Zellaussenwände sind dünnwandig und mit dünner Kutikula versehen. Die Schliesszellen sind stets eingesenkt, wenn auch weniger tief als beim Folgeblatt. Auch ist die äussere Atemhöhle breiter und verengt sich nicht nach oben. Die Schliesszellen selbst sind kaum verändert; gute Vorder- und Hinterhörnchen sind vorhanden. Die Zellen haben ungefähr die gleiche Grösse wie am alten Blatt. Dagegen fehlt beim Hochblatt jener Gang, der zur eigentlichen Atemhöhle führt.

Auch hier zeigt sich die Übereinstimmung mit den Primärblättern von *Agave densiflora* deutlich. Während bei der genannten *Aloe* und *Agave* Hochblätter untersucht wurden, die in der oberen Region der Infloreszenzaxe sich befanden, war dies bei

Fourcroya altissima Todaro (Fig. 6 - 8) nicht der Fall. Es wurde ein Hochblatt untersucht, das gegen Ende des ersten Drittels der ca 2 m hohen Infloreszenzaxe sich befand. Aus der Blütenregion kam dann noch ein Fruchtblatt zur Untersuchung. Zunächst wollen wir den Apparat des Folgeblattes



4 Folgeblatt



5 Hochblatt

Fig. 4 - 5. *Agave attenuata* S.-D. - Vergrösserung der Fig. 1 - 5 = 700:1.

(Fig. 6) kennen lernen. Die Epidermis-Aussenseite besteht in der Hauptsache aus einer dicken Kutikula-Schicht, die keilförmige Fortsätze in das Innere des Blattes entsendet. Unter dieser Kutikula liegt eine sehr dünne Zelluloseschicht. Die Schliesszellen sind sehr tief eingesenkt und besitzen wohl ausgebildete Vorderhörnchen; die Kutikula zieht durch den Spalt und bildet ausnehmend grosse Hinterhörnchen. Auffallend ist, dass vor den Hinterhörnchen noch links und rechts oberhalb von ihnen ein kutinisiertes Zähnchen in den Raum vorspringt. Die Schliesszellen selbst sind sehr dünnwandig; ihre Rückenwand weicht von dem gewöhnlichen Liliaceentyp insofern ab, als sie sich weit in die Nebenzellen vorwölbt.

Hochblatt. - Fig. 7. - Obgleich das Hochblatt noch nahe am gewöhnlichen Blatt stand, zeigt es doch schon erhebliche Vereinfachung seines Baues. Erwähnt sei nur,

dass es nicht in Palissaden- und Schwammparenchym gegliedert ist und dass das Sklerenchym, das im alten Blatt reichlich vertreten ist, hier vollkommen fehlt. Die Epidermis-Aussenwände sind im Vergleich mit dem Folgeblatt dünn und ebenso die Kutikula; letzterer fehlen die Keile. Die Schliesszellen sind mehr oder weniger stark eingesenkt, die kutinisierten Hörnchen sind gut ausgebildet, wenn sie auch, und dies ist besonders bei den hinteren der Fall, bedeutend kleiner sind als beim Folgeblatt. Die Schliesszellen selbst haben dickere Wände als das

alte Blatt.

Eine viel weiter gehende Vereinfachung, die an die Grenze des überhaupt möglichen geht, zeigt der Spaltöffnungsapparat des unterständigen grünen Fruchtknotens, (Fig. 8). Wenn wir davon absehen, dass der ganze Apparat bedeutend kleiner ist als beim alten Blatt, so zeigen sich folgende Unterschiede: Die Epidermis-Zellwände sind dünn und nur gegen die Aussen-seite etwas dicker. Die Kutikula ist hier nicht durch eine Färbung nachgewiesen, sie ist wahrscheinlich nur ein äusserst dünnes Häutchen. Die Schliesszellen besitzen im Gegensatz zu den beiden anderen Blattformen die Grösse der übrigen Epidermiszellen; sie haben sehr dünne Wände und nur kleine Vorder- und Hinterhörnchen; von einer Einsenkung ist kaum etwas zu bemerken; die Atemhöhle ist klein. Man kann diese Spaltöffnungsform ohne weiteres mit der des Kotyledo von *Agave densiflora* vergleichen. MENZ (16) gibt von *Aloe nigricans* und *Aloe spiralis* an, dass die Spaltöffnungen der Blüte von denen des Blattes verschieden sind. Die Verdickungen sind auf der Blüten-Aussen-seite sehr weitgehend reduziert, auf der Blüten-Innenseite so ziemlich aufgehoben. Die Epidermis-Zellwände sind nicht verdickt.

Wir haben gesehen, dass die Spaltöffnungen der Hochblätter bei den untersuchten Pflanzen der des Primärblattes von *Agave densiflora*, die Spaltöffnungen des Fruchtknotens von *Fourcroya* und nach MENZ der Blüten von *Aloe nigricans* und *Aloe spiralis* der des Kotyledo von *Agave densiflora* weitgehend gleichen. Sowohl bei Kotyledo und Primärblatt als auch bei Hochblatt und Fruchtblatt treten Formen auf,

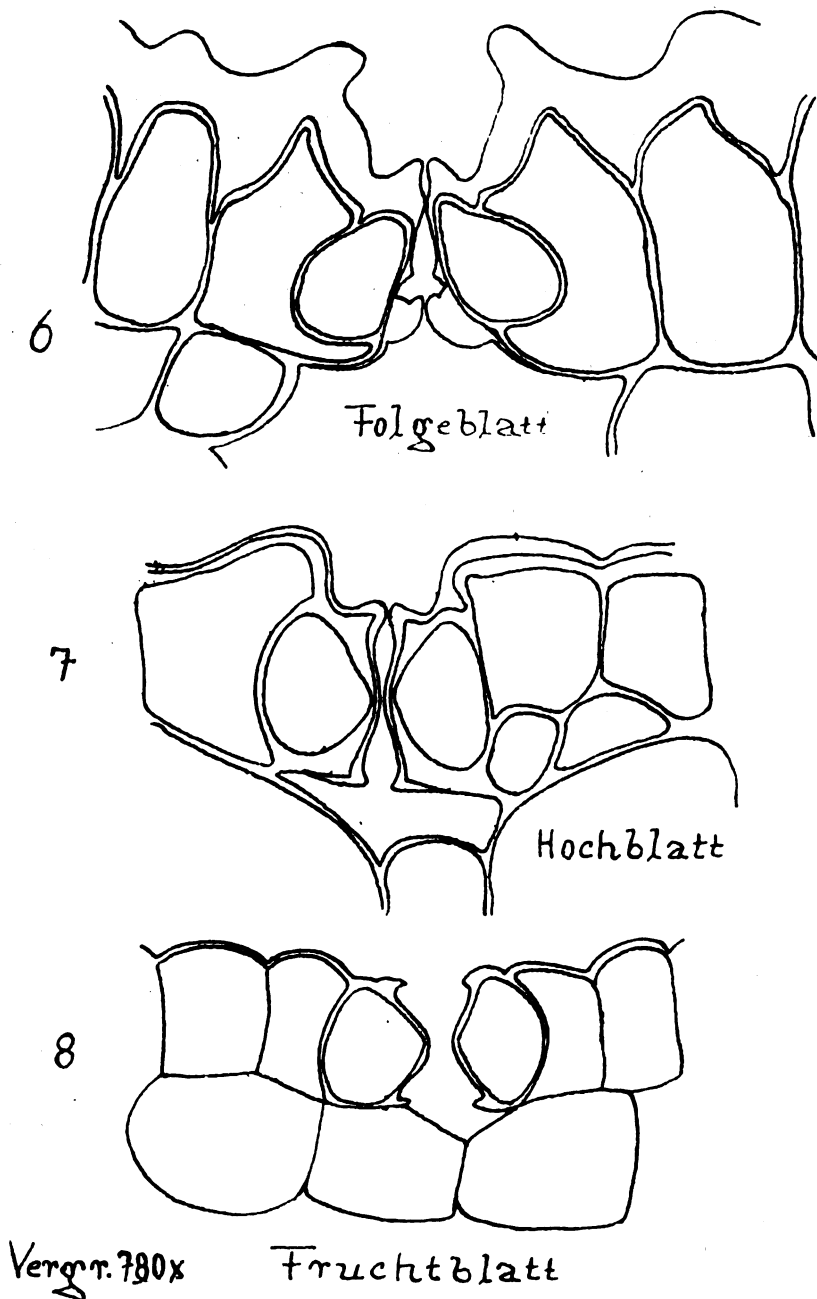


Fig. 6 - 8. *Fourcroya altissima* Tod.

die im Gegensatz zu der ausgeprägten xerophilen Gestalt der Stomata auf dem alten Blatt diese Eigenschaft in sehr viel geringerem Grade zeigen, ja sie sogar wie beim Kotleto und Fruchtblatt vollkommen verlieren. Dass bei xerophilen Pflanzen die Jugendformen oft abweichende Verhältnisse zeigen und in ihrer Gestaltung mit nicht xerophilen Pflanzen übereinstimmen, erwähnt GOEBEL (17). Auch die Anatomie des Mesophylls ist, soweit sie bei den genannten Blattformen untersucht wurde, einfacher gestaltet als beim alten Blatt. Was ist nun der Grund dieser Verschiedenheit? Sowohl die Jugendstadien der Pflanzen als auch das Hochblatt und Fruchtblatt sind Blattbildungen, deren Lebensdauer eine viel kürzere ist als die eines ausdauernden alten Blattes. Vom menschlichen Standpunkt aus betrachtet brauchen sie sich daher garnicht mit xerophilen Mitteln zum Kampf gegen das Austrocknen zu rüsten; sie können viel einfacher gestaltet sein, wozu noch kommt, dass, wie GOEBEL (17) erwähnt, Keimpflanzen xerophiler Pflanzen im Schutze anderer Pflanzen aufwachsen und ihre Entwicklung überhaupt nur dann stattfindet, wenn genügend Wasser vorhanden ist. Auch wenn die Pflanze sich zum Blühen anschickt, wird sie nicht gerade unter Wassermangel leiden. Bei den Hochblättern kommt ferner noch inbetracht, dass nach GOEBEL (18) die Assimilationstätigkeit mit der Verminderung der Blattfläche - wie sie bei den untersuchten Formen in weitgehendem Masse eintritt - wenig oder garnicht inbetracht kommt. Mit dieser Verminderung der Blattfläche scheint für die Pflanze auch die Gefahr zu starker Transpiration und damit verbunden die der Vertrocknung weniger gross geworden zu sein.

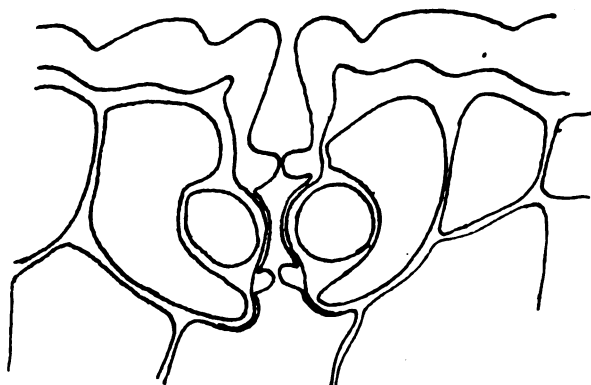
Wie wir oben gesehen haben, können auch Samen xerophiler Pflanzen erst dann keimen, wenn genügend Wasser vorhanden ist. Es ist daher für die Pflanzen garnicht nötig besondere Schutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen zu treffen, da die an sich schon kleinen Jugendblätter nicht verdunsten. Welcher Umstand veranlasst aber nun die Pflanze, den xerophilen Charakter ihrer Spaltöffnungen beim Hochblatt in so weitgehendem Masse aufzugeben? Nach GOEBEL (19) ist es wahrscheinlich, dass zwischen der Blütenbildung und der von der typischen Laubblattform abweichenden Gestaltung der Hochblätter vielfach ein korrelativer Zusammenhang besteht; wie dieser Zusammenhang beschaffen ist, ist noch nicht klar; GOEBEL (20) gibt an, dass bei der Entstehung der Hochblätter die Laubblatt-Anlagen in ihrer Entwicklung gehemmt seien. Wir können daher auch die Spaltöffnungen auf den Hochblättern als Formen ansehen, die in ihrer Weiterentwicklung stehengeblieben sind. Man kann sich denken, dass diese Hemmung dann eintritt, wenn eben alle Baustoffe, die sonst dem weiteren Ausbau der Blätter und damit auch der Spaltöffnungen zugute gekommen wären, von der sich entwickelnden Infloreszenzaxe mit ihren zahlreichen Blüten an sich gerissen werden. - Dass diese Anschauung wenigstens teilweise berechtigt ist, lässt sich durch das Experiment beweisen.

Es wurde eine Topfpflanze von *Aloe arborescens* etioliert, indem sie am 23. II. in einen dunkeln Raum gestellt wurde. Die Internodien verlängerten sich ganz bedeutend; auch entstand an der Basis der Pflanze ein Seitenspross, der am 2. V. untersucht wurde. Am 29. VII. wurde die Pflanze, die inzwischen in dem Dunkelzimmer geblieben war, ca. 3 cm über dem Boden abgeschnitten. Der Stumpf mit den sich später entwickelnden Trieben wurde mit *Sphagnum* ständig feucht gehalten; der ganze Topf stand ausserdem noch in einer Glasglocke. Zwei Blätter, die sich entwickelt hatten, wurden am 4. X. untersucht. - Wir wollen zunächst die normalen Spaltöffnungen der

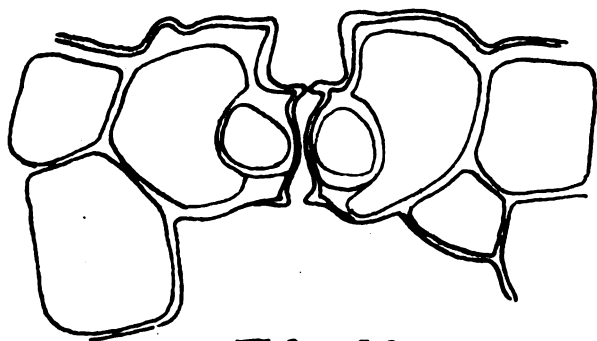
Aloe arborescens Mill. - Fig. 9 - 11 - kennen lernen. Die Epidermiswände sind dick und mit starker Kutikula ausgerüstet. Die tief eingesenkten Schliesszellen (Fig. 9) besitzen wohl ausgebildete Vorder- und Hinterhörnchen. Ihr Lumen ist gross. Die äussere Atemhöhle wird durch die sich vorwölbenden Kutikularleisten nach oben zu verlängert. - Bei dem etiolierten Blatt fällt sofort auf, dass das Palissadengewebe des normalen Blattes vollkommen fehlt und nurmehr Schwammparenchym vorhanden ist. Der Spaltöffnungsapparat ist schon bei diesen Blättern, die nur etioliert wurden, bedeutend beeinflusst; in stärkerem Masse noch ist dies aber der Fall bei den Blättern, die auch feucht gehalten wurden. Vorerst das etiolierte Blatt, Fig. 10. Die Epidermis-Aussenwände sind schwach und die Kutikula ist dünn. Die Atemhöhle ist weniger tief und oben nicht verengt. Die

Hörnchen der Schliesszellen, besonders die hinteren, sind kleiner geworden. Das Lumen ist gross.

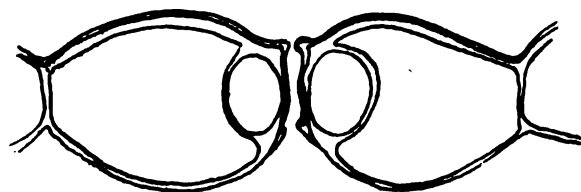
Diese Umbildungen wurden noch gesteigert durch die Verbindung von Verdunkelung und *Feuchtkultur*. - Fig. 11. - Die Epidermis-Wände und die Kutikula wurden noch dünner, die Hinterhörnchen sind fast ganz verschwunden, die Vorderhörnchen klein geworden. Die Schliesszellen sind noch weniger tief eingesenkt



9 Folgeblatt



10 Folgeblatt
etioliert



11 Folgeblatt
etioliert + feucht

Fig. 9 - 11. *Aloe arborescens*.
Vergr. 700:1.

Schliesszellen im Gegensatz zum ausgewachsenen Blatt nur an der Rückenwand verholzt; die Bauchwand ist vollkommen frei von jeder Verholzung und nur schwach verdickt. Ebenso wenig besitzen die Nebenzellen die Verdickungen aus Holz, die später in so reichlicher Masse auftreten. Auch von der Fläche zeigt sich ein viel zarterer Bau als beim normalen Blatt. Wenn der Kotyledo älter wird und die Pflanze schon mehrere Blätter besitzt, nimmt die Dicke der Epidermiswände zu und ebenso verstärkt sich die Verholzung.

Primärblatt. - Fig. 13. - Die Spaltöffnungen gleichen mehr denen des Kotyledo als denen der Folgeblätter. Der Apparat wird grösser, die Epidermis-

und sehr dünnwandig; die äussere Atemhöhle verbreitert sich nach aussen, ja sie kann sogar fast vollständig verschwinden, wie Fig. 11 zeigt. Diese Spaltöffnungsform kommt neben der erstgenannten vor. Die Schliesszellen sind hier nur ganz schwach eingesenkt; während die Vorderhörnchen noch deutlich sind, sind die hinteren vollkommen rudimentär geworden; auch die Nebenzellen haben eine weitgehende Veränderung ihrer Gestalt erfahren. Sie sind mehr breit als hoch geworden. Durch die im Dunkeln gehemmte Assimilationstätigkeit verbunden mit dem Mangel des Lichtes ist natürlich auch die Ernährung des Blattes eine wesentlich geringere und die Folge davon sind die Hemmungserscheinungen in der Gewebe-Ausbildung des Blattes. Es kommen Spaltöffnungen zustande, die in ihrer normalen Entwicklung gehemmt sind; sie gleichen denen des Hochblattes u. des Primärblattes. Wenn man dem im Dunkeln gewachsenen Blatt genügend Feuchtigkeit zuführt, so entstehen Formen, die denen des Kotyledo gleichen. In beiden Fällen wird man annehmen dürfen, dass die Bedingungen, die zur Entstehung dieser Formen führen, ähnliche sind. Ob dies auch beim Fruchtblatt u. Blütenblatt der Fall ist, mag dahin gestellt bleiben; jedenfalls werden es auch hier Hemmungsbildungen sein.

GYMNOSPERMEN.

Pinia excelsa Lk. (Fig. 12 - 15).

Kotyledo, Fig. 12. - Beim einjährigen Kotyledo ist der ganze Spaltöffnungsapparat wesentlich kleiner ausgebildet als beim fertigen Blatte. Die Epidermiswände sind sehr dünn, die eingesenkten

Wände sind schon dicker; in ihren Schliesszellen tritt jedoch auch hier noch eine Verholzung nur auf der Rückenseite auf; das Lumen ist gross.

F o l g e b l a t t . - Fig. 14. - Die Spaltöffnung ist nun in ihrer xerophilen Entwicklung sehr weit fortgeschritten. Die Epidermis-Wände sind sehr dick; trotzdem ist die Kutikula nur unbedeutend; unterhalb der Kutikula ist jedoch, wie die Färbung mit Sudan-Glycerin ergibt, auf einem breiten Streifen Kutin eingelagert. Was bei diesem Apparat auffallend ist, ist die starke Verholzung, die bei Schliesszellen und Nebenzellen eintritt. Besonders beachtenswert erschienen mir die beträchtlichen Verdickungen, die die Nebenzellen zeigen. Diese keulenförmigen Gebilde sind in Fig. 14 punktiert zur Darstellung gebracht worden; die Ver-

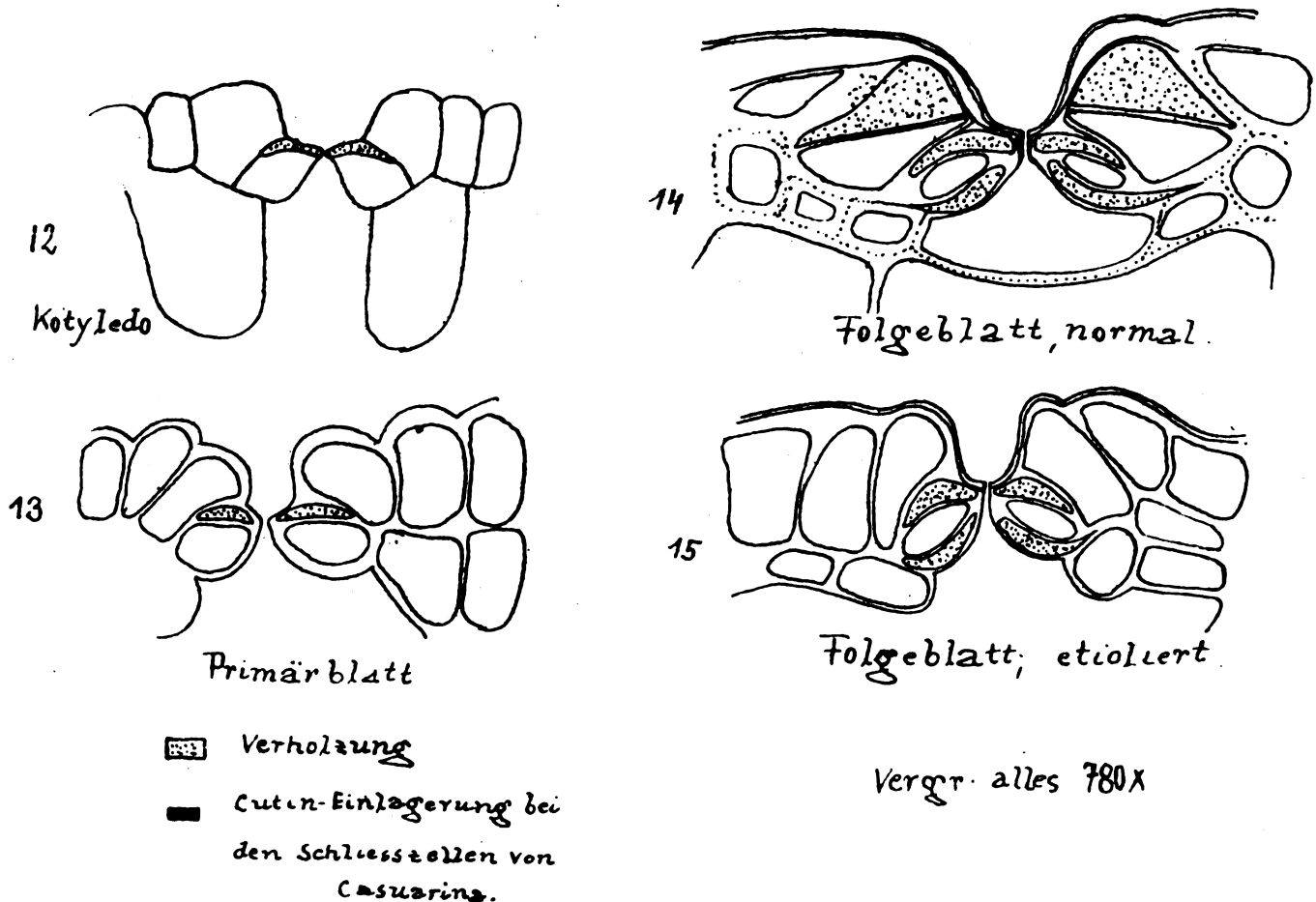


Fig. 12 - 15 *Picea excelsa* Lk.

holzung erstreckt sich aber noch weiter über die ganze Epidermis; jeweils in der Mitte der Zellwände ist Lignin eingelagert, das sich jedoch bei der Färbung mit Phloroglucin-Salzsäure nicht als scharf begrenzte Lamelle von der Zellulose abhebt, sondern allmählig in sie übergeht. Die Schliesszellen sind eingesenkt, ihre Verdickungen sind, was schon lange bekannt ist, verholzt (21). Das Lumen ist klein.

Andere Coniferen-Keimlinge konnte ich nicht beobachten; es ist aber nach den Untersuchungen von KAUFHOLZ (22) anzunehmen, dass auch bei andern Coniferen die Spaltöffnungen auf Kotyledonen und Primärblättern einfachere Gestaltungsverhältnisse aufweisen als beim Folgeblatt. Bei den von KAUFHOLZ untersuchten Pflanzen (*Pinus Pinea*, *Abies excelsa*, eine Anzahl Cupressineen und Taxineen) nimmt die Verdickung der Epidermiswände eine fortschreitende Entwicklung vom Kotyledo über das Primärblatt zum Folgeblatt. Bei Cotyledo und Primärblatt ist die Epidermis

entweder garnicht oder nur schwach verdickt, auch da, wo das Folgeblatt eine sehr starke Verdickung aufweist. Über Spaltöffnungen macht KAUFHOLZ nur Angaben über ihre Verteilung bei den 3 Blattformen, die uns hier jedoch wenig interessieren.

Es wurde versucht, diese einfachen, wenn man will primitiven Formen, wie sie uns am Kotyledon und Primärblatt entgegentreten, auch am Folgeblatt experimentell hervorzurufen. Dies wurde in weitgehendem Masse erreicht dadurch, dass die Triebe etioliert wurden.

Am 22. III. 22 wurden Sprossspitzen an Seitenzweigen von *Picea excelsa*, *P. alpestris*, *Pinus Laricio*, *P. montana*, *Taxus baccata*, *Chamaecyparis pisifera* und *Juniperus communis*, deren Blattanlagen, wie eine vorhergehende Untersuchung ergab, noch keine Spaltöffnungen, ja nicht einmal Spaltöffnungs-Mutterzellen besaßen, im Freiland mit schwarzem Papier lichtdicht abgeschlossen. Die Triebe von *Pinus montana*, *Taxus baccata*, *Chamaecyparis pisifera* und *Juniperus communis* starben ab; die anderen dagegen zeigten Etiolierungserscheinungen, die im folgenden nun angeführt werden sollen; sie wurden am 27. VII. 22 fixiert.

Picea excelsa Lk. (Fig. 15). - Der Spaltöffnungs-Apparat macht bei weitem nicht mehr den xerophilen Eindruck, wie der des normalen Blattes; er hat weitgehende Ähnlichkeit mit dem des Primärblattes bekommen. Die Verdickungen der Epidermis-Wände sind vollkommen verschwunden; Kutikula dünn; die Schliesszellen sind eingesenkt und ihre Verdickungen sind verholzt geblieben; jede weitere Verholzung aber, auch die starke der Nebenzellen, fehlt vollständig.

Zum Vergleich mit den normalen Kotyledonen wurden auch diese etioliert. Die Pflanzen führten auch im Dunkeln Chlorophyll; ihre Spaltöffnungen zeigten keine wesentlichen Veränderungen.

§ *Picea alpestris*. - Die Spaltöffnungen dieser Art gleichen im wesentlichen denen von *P. excelsa*. Die Verdickung und ihre Verholzung ist ebenso ausgebildet. In gleicher Weise tritt auch bei dem etiolierten Blatt eine weitgehende Vereinfachung auf, die sich auch schon darin zeigt, dass die etiolierten Nadeln kleiner sind als die normalen. Bemerkenswert ist es, dass die Verholzung bis auf die in der Rückenwand verschwindet; dadurch wird die Ähnlichkeit mit dem Primärblatt von *Picea excelsa*, das auch keine Bauchwand-Verholzung aufweist, besonders schön erhellt. (Die Epidermis des etiolierten Blattes sieht quer geschnitten im wesentlichen wie Fig. 15 aus, nur dass eben die Bauchwand-Verholzung nicht ausgebildet ist.)

§ *Pinus Laricio* Poir. - Beim etiolierten Spross bildeten sich grosse, wenn auch natürlich gelbe Nadeln aus. Ihre Spaltöffnungen zeigen keine irgendwie wesentlichen Unterschiede zu den normalen Spaltöffnungen. Der Grund dieses negativen Ergebnisses lässt sich schwer angeben; auch hier waren die Spaltöffnungen bei Beginn des Versuches noch nicht angelegt; vielleicht spielt aber eine Rolle dabei, dass bei den kräftigen Zweigen unserer Gattung die Baustoffe in reichlicherem Masse aufgespeichert sind als bei *Picea*. Es würden die Etiolierungs-Erscheinungen, die *Picea* zeigt, erst dann auftreten, wenn die Baustoffe aufgebraucht sind, was eine längere Versuchsdauer beanspruchen würde.

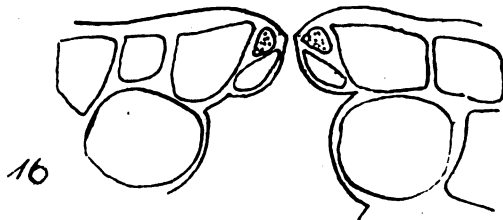
Dadurch, dass man *Picea*-Triebe in ungünstige Ernährungs- und Lichtverhältnisse bringt, hat man die Möglichkeit, auf dem Folgeblatt Spaltöffnungen zu erzielen, die denen der Primärblätter gleichen oder zum mindesten doch sehr ähnlich sind. Man könnte sie als Rückschläge auf die Jugendform bezeichnen. Auch hier werden in beiden Fällen die Gründe für die einfachere Ausgestaltung der Spaltöffnungen die gleichen sein.

BEMERKUNGEN ZU PORSCHS PHYLOGENIE DER CASUARINA-SPALTÖFFNUNGEN.

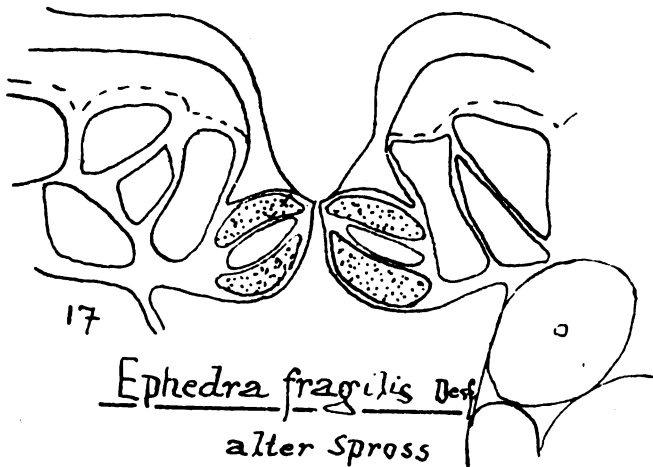
PORSCH (8) spricht bei der Betrachtung der Gymnospermen-Spaltöffnungen phylogenetische Ansichten über die Ableitung der *Casuarina*-Spaltöffnungen aus dem Gymnospermen-Typ und will dadurch verwandtschaftliche Beziehungen der *Casuarina* zu den Gymnospermen bestätigt wissen. Dem gegenüber wäre zunächst zu bemerken, ob es denn überhaupt berechtigt ist, aus der Ähnlichkeit der Spaltöffnungen von Pflanzen verschiedener Familien auf eine Verwandtschaft zu schliessen. Wie wenig dadurch eine solche gegeben zu sein braucht, ergibt sich daraus, dass sogar die Spaltöffnungs-

en der gleichen Familie ganz verschieden ausgebildet sein können. Einige Beispiele, die sich sicher vermehren lassen, mögen dies klar machen. Unter den Scrophulariaceen ergeben sich wesentliche Unterschiede in der Form und Verteilung der Spaltöffnungen, der Grösse und Dicke der Schliesszellen, der Dicke der Epidermis und der Kutikula bei folgenden drei Gattungen: einmal der vollkommen im Wasser lebenden § *Limnophila sessiliflora*, der Sumpfpflanze § *Bacopa amplexicaulis*, und der Landpflanze § *Halleria lucida*. Das gleiche ist der Fall aus der Familie der Umbelliferen bei § *Eryngium Serra* und § *Bupleurum fruticosum*. Ein grosser Unterschied ist ferner vorhanden bei *Grevillea robusta* und *Hakea suaveolens*, beides Proteaceen. Das ist nun weiter nicht verwunderlich, denn die Pflanzen der gleichen Familien leben unter den verschiedensten Aussenbedingungen, denen sich eben

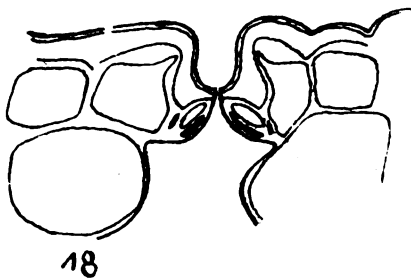
ihre Spaltöffnungen angepasst haben. PORSCH könnte man einwenden: bei den erwähnten Familien seien oben keine phyletischen Merkmale bei den Spaltöffnungen ausgebildet. Das sei bei Gymnospermen und *Casuarina* anders. Solch' ein Konstitutionsmerkmal ist nach PORSCH (23) bei den Gymnospermen einmal die Verholzung der Schliesszellen, dann kommt noch eine zweite Tatsache hinzu. PORSCH (24) schreibt: "die erwähnte Einschränkung der Öffnungsweite des Apparates (durch die Holzlamellen, Verf.) wurde im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Gymnospermen noch auf andere Weise sehr wirksam verstärkt, namentlich durch die Verringerung der absoluten Grösse des Gesamtapparates. Wie ich an andern Orte gezeigt habe, lässt sich von den Cycadeen aufwärts bis zu den Casuarineen eine auffallende Verkleinerung der absoluten Grösse der Schliesszellen nachweisen, welche ihren Endwert bei *Casuarina* erreicht. Dazu ist zu bemerken, dass diese Verkleinerung in keiner Weise eine fortlaufende Reihe darstellt, wie man nach dem Satze PORSCHS annehmen könnte. Am kleinsten müssten, wenn PORSCHS Annahmen stimmen, die Schliesszellen und, wie man wohl ohne weiteres sagen kann, die Spaltöffnungen der Gnetaceen sein, welche Familie ja unter den Gymnospermen am höchsten im System steht und dadurch den Casuarineen am nächsten gerückt wird. Bei *Gnetum Gnemon* (Fig. 16) mag die Spaltöffnung an Grösse der von *Casuarina stricta* (Fig. 18) gleichen. Ein beträchtlicher Unterschied ist aber beim Apparat der § *Ephedra distachya* und besonders der *Ephedra fragilis* (Fig. 17) vorhanden. Hier ist der Apparat wesentlich grösser als bei *Casuarina*. Trotzdem PORSCH diesen Unterschied kennt - er legt ihn sogar zahlenmässig fest (25) - stellt er doch obigen Satz auf.



Gnetum Gnemon L.
Folgebblatt



Ephedra fragilis Desf.
alter Spross



Casuarina stricta Ait.
Spross

Auch zum ersten Punkt - Verholzung (26) - wäre einiges zu bemerken. PORSCH (25) u. im gleichen Sinne SOLEREDER (27) erklären, dass ein echtes phyletisches Merkmal "sich durch seine weitgehende gegenwärtige Unabhängigkeit aktueller Anpassung gegenüber qualifiziere". Die Lignin-Einlagerung ist nun nach PORSCH (28) ein solches Merkmal. Wie oben gezeigt wurde, kann die Verholzung durch den Versuch beeinflusst werden. Die Gymnospermen haben eben nur unter bestimmten Bedingungen die Fähigkeit, Lignin einzulagern. Von einem phyletischen Merkmal kann man daher meiner Ansicht nach nicht sprechen. Diese beiden "Constitutionsmerkmale" seien nun auch bei *Casuarina* vorhanden. Für das erste, die Verringerung der Schliesszellen-Grösse, wurde oben eine beachtenswerte Ausnahme nachgewiesen. Das zweite, die Verholzung, ist als phyletisches Merkmal gar nicht in der Masse vorhanden, wie PORSCH es annimmt; ausserdem ist die Einlagerung bei *Casuarina* doch Kutin, die sich auch nicht, wie PORSCH es meint, ihrer Form als auch ihrer Ausdehnung nach mit der Holzlamelle der Gymnospermen deckt. Daher ist auch der Satz (29): "Die Gattung *Casuarina* liefert uns somit eines der glänzendsten Beispiele für die hohe Bedeutung, welche dem Spaltöffnungsapparate als Ausdrucksmittel verwandtschaftlicher Beziehungen beizumessen ist" keine Berechtigung mehr.

CARYOPHYLLACEEN.

§ *Viscaria vulgaris* Röhl. - Für diese Familie sind nach SOLEREDER (30) die 2 senkrecht zum Spalt gestellten Nebenzellen wichtig. Die Entwicklungsgeschichte gibt STRASBURGER (31) für *Silene inflata* an; es entsteht zunächst eine U-förmige Scheidewand. Beim zweiten Teilungsschritt wird die Spalte gebildet. Dieser Typ gleicht dem Parotyp von *Asplenium bulbiferum*, nur kommt es beim ausgewachsenen Blatt nicht zur Bildung einer zweiten oder gar dritten Wand. Meinen Beobachtungen nach tritt diese U-förmige erste Teilungswand beim Folgeblatt fast stets in der Mitte der Zellwände auf, die bei meinem Material von jungen Blättern vollkommen gerade sind, im Gegensatz zu SOLEREDER (32), der sie, allerdings beim alten Blatt, gewellt zeichnet.

Beim Kotyledo, auf dem die Epidermis-Zellwände stark gewellt sind, ist die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen die gleiche; es tritt jedoch hier die erste Teilungswand in einer Ecke der Zelle auf; mit der zweiten Teilung werden die Schliesszellen gebildet. Dadurch, dass die Spaltöffnungs-Mutterzelle in einer Ecke entsteht, geht die typische oben erwähnte Caryophyllaceen-Spaltöffnung mit den beiden zum Spalt senkrecht stehenden Nebenzellen für den Kotyledo verloren; so wurde z.B. auf einem 9 Tage alten Kotyledo die Spaltöffnungs-Mutterzellen, die grösstenteils schon durch die zweite Teilung in die Schliesszellen zerlegt, aber durch den Spalt noch nicht getrennt sind, von 3 - 5 gewöhnlichen Epidermiszellen umgeben.

Von der Fläche gesehen unterscheiden sich die Spaltöffnungen des Kotyledo von denen des Folgeblattes dadurch, dass erstere viel schwächere Wände haben. Ebenso sind die Spaltöffnungen des Folgeblattes auf Ober- und Unterseite verschieden insofern, als die der Unterseite an den beiden Polen der Schliesszellen Verdickungen aufweisen, deren Bedeutung aber nicht ersichtlich ist. Es ist wohl anzunehmen, dass auch auf dem Querschnitt die Spaltöffnungen des Kotyledo einfachere Verhältnisse aufweisen als die des Folgeblattes.

RANUNCULACEEN.

Clematis flammula L. - Fig. 19 - 21. - K o t y l e d o (Fig. 19). Ein Palissadengewebe ist nicht vorhanden. An der Oberseite des Blattes kommen Zellen vor, die etwas länger sind als diejenigen des typisch ausgebildeten Schwammparenchyms, man könnte sie vielleicht als die Anfänge eines Palissadengewebes bezeichnen. Epidermis-Zellwände sehr dünn und ebenso die Kutikula. Die Schliesszellen ragen über die Epidermis empor und zwar kommt dies dadurch zustande, dass die Epidermis-Zellen, die an die Schliesszellen anstossen, etwas aufgebogen sind, was seinen Grund in einem stärkeren Wachstum ihrer Unterseite haben kann. Vorderhörnchen gut; Hinter-

hörnchen kaum angedeutet. Von oben gesehen zeigen die unterseitigen Epidermiszellen stark gebuchtete seitliche Wände; die Spaltöffnungen sind von 4 - 6 gewöhnlichen Zellen umstellt. Die Schliesszellen waren an einem vollkommen ausgewachsenen 3 1/2 Monate alten Kotlede in zahlreichen Fällen in der Weise verändert, dass entweder eine oder beide Schliesszellen vollkommen zusammengedrückt waren. Auf einem jüngeren, nur 40 Tage alten Kotlede und ebenso alten Primärblättern waren die Spaltöffnungen dagegen in der grossen Mehrzahl normal. Auf diese Erscheinung werden wir später noch zu sprechen kommen. Die Epidermiszellen der Oberseite sind

± quadratisch gestaltet und nurmehr (in schwachem Grade) gewellt.

Primärblatt. - Das Palissadengewebe ist hier schon etwas deutlicher gestaltet, das Schwammparenchym einzellig. Epidermis-Aussenwand und Kutikula dünn. Die Spaltöffnung gleicht im wesentlichen der des Kotlede, nur sind die Schliesszellen etwas stärker verdickt. Von der Fläche gesehen erscheinen auf der Unterseite die Epidermiszellen stark gebuchtet; sie besitzen jedoch im Gegensatz zum Kotlede in den Ecken der Zellwände knötchenartige Verdickungen, die beim Kotlede fehlen. Die Spaltöffnungen sind von 4 - 5 Epidermiszellen umgeben. Die Oberseite zeigt das gleiche Bild. Auch hier kommen auf den alten Blättern die oben erwähnten Veränderungen an den Schliesszellen vor.

Folgeblatt (Fig. 20). Das Palissadengewebe ist hier sehr stark entwickelt; die Spaltöffnungen befinden sich in der Hauptsache auf der Unterseite der Blätter; auf der Oberseite kommen sie nur ganz vereinzelt vor. Die Epidermis-Zellwände sind auf ihrer Aussen- sowie auf ihrer Innen- seite sowohl auf Ober- wie Unterseite bedeutend dicker geworden. Die Kutikula bleibt jedoch ziemlich unscheinbar, wenn sie auch deutlich zu sehen ist. Die Schliesszellen sind grösser geworden und

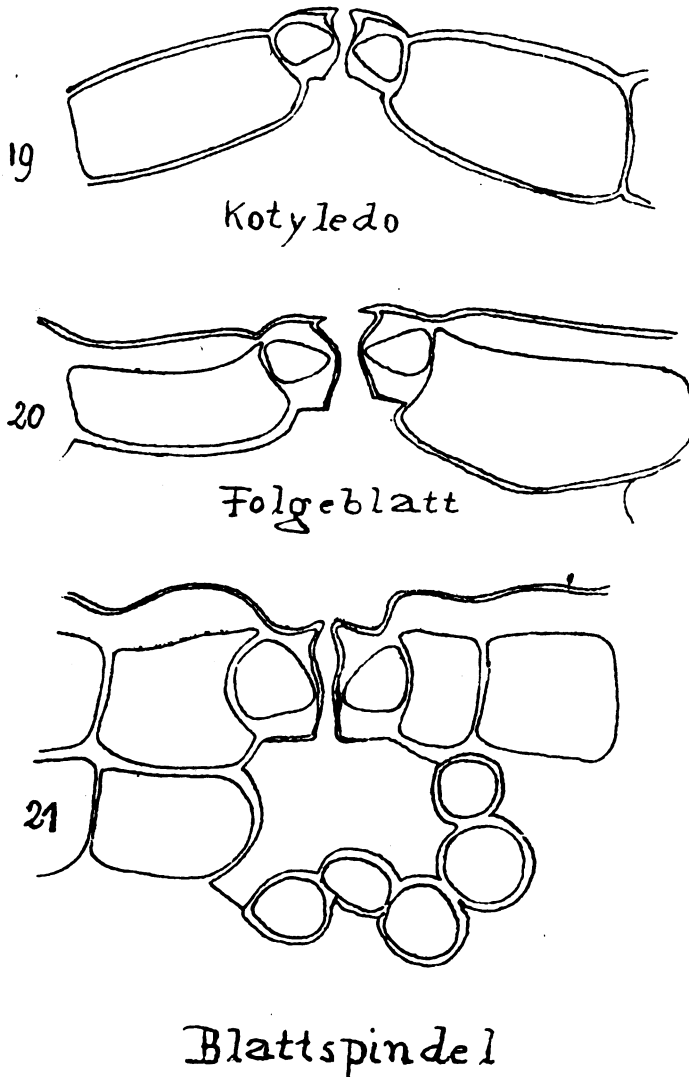


Fig. 19 - 21. *Clematis flammula* L.

liegen in der Ebene der Epidermis; sie sind stark verdickt, haben gut sichtbare Vorderhörnchen, während die Hinterhörnchen nach wie vor klein sind.

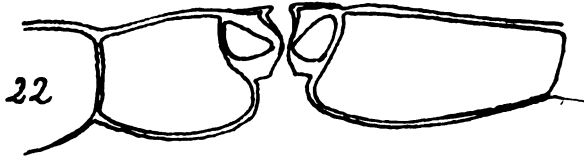
In der Aufsicht zeigen die Epidermiszellen der Unterseite etwas gewellte Wände. Die Spaltöffnungen haben keine Verdickungen mehr; sie werden von 4 - 6 Epidermiszellen umgeben. Oberseits sind die Spaltöffnungen sehr vereinzelt; sonst bietet sich das gleiche Bild. Zu bemerken ist noch, dass am alten Blatt keine zusammengedrückten Schliesszellen gesehen wurden.

Blattspindeln (Fig. 21). - Die rankende Blattrhachis besitzt dicke Epidermiszell-Aussenwände mit wohl ausgebildeter Kutikula; die Schliesszellen sind mehr oder weniger tief eingesenkt, manchmal noch tiefer als auf der Figur 21 gezeichnet ist; sie sind grösser als die des Folgeblattes.

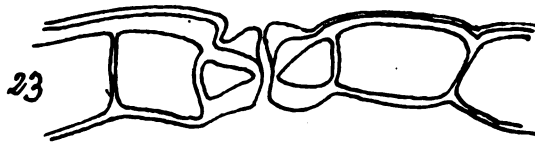
Clematis jubata - (Fig. 22 - 24). - Die Epidermis-Zellwände des Kotlede (Fig. 22) sind allseitig dünn; ebenso die Kutikula. Die Schliesszellen liegen in der

Ebene der Epidermis, sind stark verdickt und zeigen deutliche Vorderhörnchen, während die Hinterhörnchen nur schwach sind. Die Epidermis-Zellwände der Unterseite sind gebuchtet und umgeben zu 4 - 6 die Spaltöffnungen. Oberseits sind die Seitenwände gerade oder nur schwach gewellt. Spaltöffnungen fehlen hier.

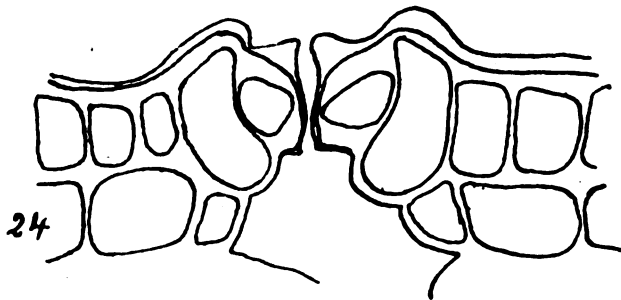
Primärblatt. - Im Querschnitt zeigt sich im wesentlichen das gleiche Bild wie beim Kotyledo. Von der Fläche gesehen sind die Wände der Epidermiszellen auf der Unterseite gebuchtet, auf der Oberseite gerade bis schwach gewellt.



Kotyledo



Folgeblatt



Blattspindel

Fig. 22 - 24. *Clematis jubata*. (Fig. 19 - 24: 700:1).

diese. Die Spaltöffnungen stehen zur Längsaxe der Spindel parallel. Die Epidermiszellen sind, wie es in ihrem Wachstum begründet ist, lang gestreckt und haben gerade Wände.

Nach SOLEREDER (34) besitzen die Ranunculaceen-Spaltöffnungen keine besonderen Nebenzellen; sie sind von einer grösseren Anzahl von gewöhnlichen Epidermiszellen in unregelmässiger Weise umstellt. Da dies bei den untersuchten *Clematis*-Arten auf Folgeblatt wie auch auf Kotyledo und Primärblatt der Fall ist, kann man annehmen, dass die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen auf allen drei Formen die gleiche ist.

Bei § *Clematis Clocheton* Lemn. liegen die Verhältnisse bei Blatt und Blattspindel ähnlich. Die Spaltöffnung des Blattes ist $\pm$ eingesenkt; sie kann aber auch vollkommen in der Ebene der Epidermiszellen liegen.

Die Spaltöffnungen der Spindel, die sehr spärlich vorkommen, sind stets eingesenkt; auch scheinen sie etwas grössere Ausmasse als die Blatt-Spaltöffnungen zu haben. Die Epidermis-Aussenwand ist dicker als auf dem Blatte.

Um zu sehen, ob sich der Unterschied, der sich bei dem Bau der Spaltöffnungen des Blattes und der Blatt-Spindel bei den untersuchten *Clematis*-Arten ergeben hat,

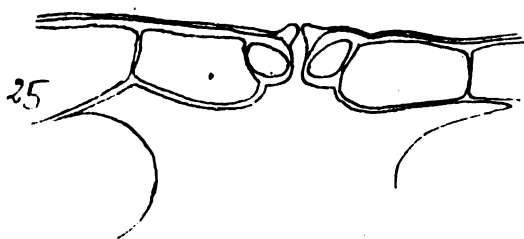
Die Oberseite besitzt keine Spaltöffnungen; die der Unterseite werden von der üblichen Zahl Epidermiszellen umgeben.

Folgeblatt. - Fig. 23. Die Epidermis-Wand und die Kutikula sind etwas dicker als bei den Jugendformen; die Schliesszellen können etwas eingesenkt sein; sie sind sehr stark verdickt. Vorderhörnchen sehr deutlich, Hinterhörnchen rückgebildet. Die Epidermis-Zellwände sind auf beiden Seiten gebuchtet (33), auf der Oberseite keine Spaltöffnungen, unterseits sind sie von 4 - 5 Epidermiszellen umgeben.

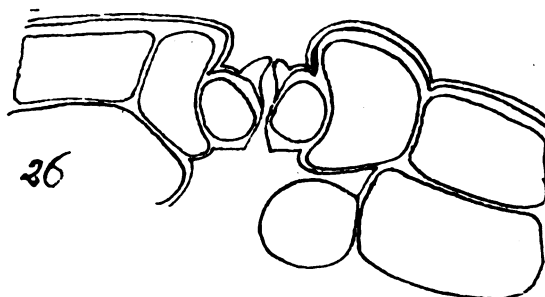
Blattspindel. - Fig. 24. Die Rhachis, die wie bei *Clematis flammula* rankt, wurde in der Nähe des Blattgrundes untersucht. Ihre Epidermiszell-Aussenwände sind wohl verdickt; sie bestehen in der Hauptsache aus Kutikula. Die Schliesszellen sind eingesenkt und bedeutend grösser als beim Folgeblatt. Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen schwach ausgebildet. Die Epidermiszellen, welche die Spaltöffnungen umgeben (4 an der Zahl) unterscheiden sich im Querschnitt von den übrigen Epidermiszellen und zwar darin, dass sie höher und auch grösser sind als

auch sonst noch vorkommt, wurden typische Ranken und die Blätter der gleichen Pflanze auf ihre Spaltöffnungen hin untersucht.

Vitis armata Diels et Gilg. - Fig. 25, 26. - Blatt, Fig. 25. Epidermis-Aussenwand und Kutikula dünn; die Schliesszellen in der Ebene der Epidermis; Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen nicht vorhanden. Schliesszellen schwach verdickt. Die Spaltöffnungen der Ranke (Fig. 26), auf der sie nur spärlich auftreten, sind ein-



Blatt



Ranke

Fig. 25, 26. *Vitis armata*
Diels et Gilg.

mal grösser als die des Blattes und dann ziemlich tief eingesenkt. Kutikula und Epidermiswand gut ausgebildet. Vorderhörnchen gut, Verdickung der Schliesszellen nicht nennenswert. Unter der Epidermis liegt eine Zellschicht von 4 - 6 Reihen von Zellen, in deren Ecken Kantenkollenchym (35) eingelagert ist.

§ *Cobaea scandens* Cav. - Blatt: Epidermiswand und Kutikula dünn. Schliesszellen in der Ebene der Epidermis, unverdickt. - R a n k e : Epidermis-Aussenwand und Kutikula dicker als auf dem Blatt, auch sind die Schliesszellen grösser und schwach eingesenkt; beträchtlich verdickt. Im Hypoderm befindet sich kein Kollenchym.

Cucurbita Pepo L. - Die Spaltöffnungen sind im wesentlichen auf Blatt und Ranke gleich; auf dem Blatte werden sie etwas über die Epidermis-Zellen emporgehoben, während sie auf der Ranke in der Ebene der Epidermis liegen. Bei den Ranken kommt unter der Epidermis Kollenchym vor.

Lathyrus odoratus L. - Die Spaltöffnung ist auf der Ober- und Unterseite des Blattes im wesentlichen gleich; mehr oder weniger tief eingesenkt; Epidermis-Wände und Kutikula dünn. Bei der Ranke sind die Epidermiswände auf der Aussen- wie Innenseite bedeutend dicker; Schliesszellen grösser, in der Ebene der Epidermis liegend; ihre Verdickung ist von der des Blattes kaum verschieden; ein Kollenchym fehlt.

Bei den untersuchten Pflanzen sind die Spaltöffnungs-Apparate der Ranken grösser als die des Blattes; auch ist der Grad der Einsenkung und die Dicke der Epidermiszell-Wände verschieden.

Zum Vergleich mit den bisher betrachteten *Clematis*-Arten wurde die neuseeländische *Clematis afoliata* J. Buch. untersucht. Hier ist der Spross zum Assimilationsorgan ausgebildet; Blätter kommen an alten Sprossen nicht mehr vor; sie sind zu Ranken umgebildet und treten nur an Rückschlagssprossen wieder auf (36). Die Spaltöffnung der Sprosse ist, wie nicht anders zu erwarten ist, stark xerophiler Natur (Fig. 27). Die Epidermis besitzt auf der Aussenseite eine dicke Wand, während die drei übrigen dünn sind. Die Kutikula ist sehr stark ausgebildet und entsendet in die lateralen Wände der Epidermis feine Fortsätze. Die Grenze zwischen Kutikula und Zellulose ist jedoch keine so scharfe, wie es in der Zeichnung zur Darstellung gebracht ist. Beide Substanzen gehen ineinander über. Auffallend, und von mir sonst nirgends beobachtet, ist der breite Kutikularstreifen, der die Atemhöhle von den Hinterhörnchen bis zur hypodermalen Zellreihe hin begrenzt. Die Schliesszellen sind ziemlich tief eingesenkt (manchmal tiefer als in Fig. 27), besitzen wohl ausgebildete Vorderhörnchen und im Gegensatz zu den bisher untersuchten *Clematis*-Arten auch deutliche Hinterhörnchen; sie sind stark verdickt. Die Spaltöffnungen werden von 4 - 5 Epidermiszellen umgeben; sie sind mit ihrem Spalt nicht parallel zur Längsaxe des Sprosses angeordnet; es kommen auch andere Lagen vor.

Vollkommen anders gestaltet ist die Spaltöffnung des Blattes (Fig. 28). Es kamen Blätter eines Rückschlagsprosses zur Untersuchung, die eiförmige Gestalt hatten. Einmal liegt nun der Spaltöffnungsapparat, der jetzt kleiner geworden ist, in der Ebene der Epidermis; ja es kommt sogar vor, dass die Zellen, an denen die

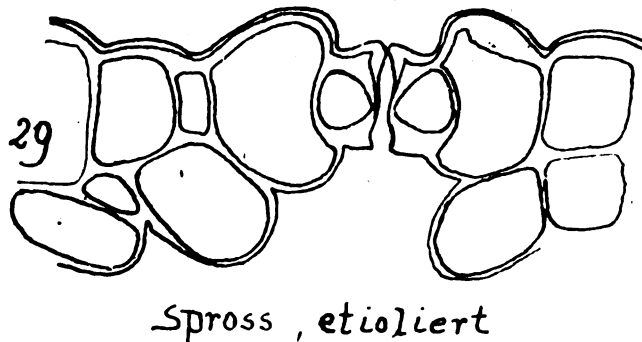
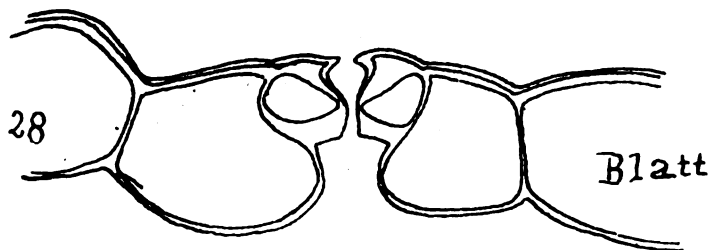
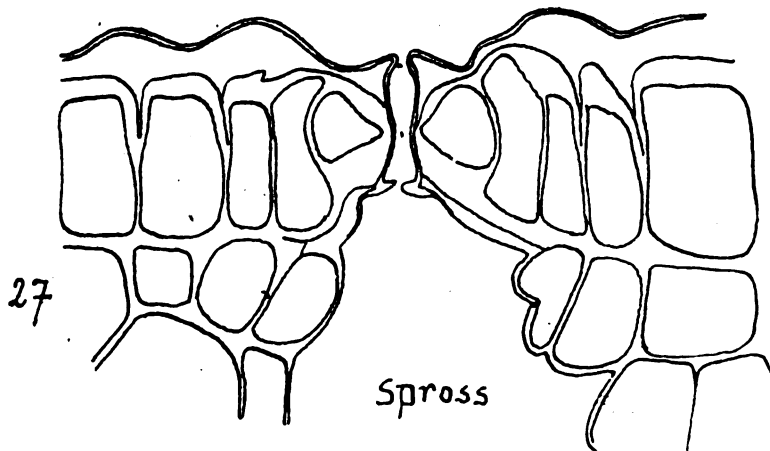


Fig. 27 - 29. *Clematis afoliata* J. Buch.

Schliesszellen inseriert sind, aufgebogen sind und so diese über die Epidermis emporheben. Die Epidermiswand selbst ist dünn und von einer ebensolchen Kutikula bekleidet. Die Schliesszellen haben kleine Vorderhörnchen, die Hinterhörnchen fehlen vollkommen. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite des Blattes vor und sind hier von 5 - 6 gewöhnlichen Epidermiszellen umgeben; die Zellwände sind gewellt, während sie auf der Oberseite mehr gerade sind. Auf der Unterseite bemerkt man zahlreiche Spaltöffnungen, deren eine oder beide Schliesszellen zusammengedrückt sind.

Man kann die Spaltöffnungen des Sprosses von *Cl. afoliata* wohl ohne weiteres mit denen der Rhachis von *Cl. jubata* vergleichen; während die Spaltöffnungen des Blattes auffallende Ähnlichkeit haben mit denen des Kotleto und Primärblattes von *Cl. jubata*. Letzteres lässt sich vielleicht in folgender Weise erklären: Das Blatt der *Cl. afoliata* hat als Rückschlagsform primärblattartigen Charakter und steht dadurch der Jugendform von

Cl. jubata morphologisch nahe.

Wenn wir die Reihe Kotleto - Primärblatt - Folgeblatt - Blattspindel - assimilierender Spross betrachten, so erkennen wir bei den Spaltöffnungen eine allmähliche Ausbildung xerophiler Eigenschaften, die sich darin zeigt, dass die Epidermis-Aussenwand stärker wird und die Spaltöffnungen mehr gegen die Tiefe zu verlegt werden, sodass eine äussere Atemhöhle entsteht. Verbunden damit ist ein Grösserwerden der Schliesszellen.

Im Anschluss an den grossen Unterschied zwischen der Spaltöffnung des Blattes und des Sprosses bei *Cl. afoliata* wurden mehrere Pflanzen untersucht, die ebenfalls neben assimilierenden Sprossen Blätter entwickeln.

Opuntia spec. (Fig. 30 - 32). - S p r o s s : Die Epidermis-Aussenwände sind ziemlich stark und zum grössten Teil aus der dicken Kutikula bestehend, die in der Gegend der Vorderhörnchen sich in beträchtlichem Masse verbreitet. Die Spaltöffnungen sind eingesenkt, doch kommen sie, da die Nebenzellen sich hoch über die Epidermiszellen emporheben, wieder in die Epidermis-Ebene zu liegen. Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen fehlen vollkommen. Die Rückenwand der Schliesszellen

trägt eine ausserordentlich starke Kutinverdickung; die Nebenzellen umgreifen unten weit die Schliesszellen. Unter der Epidermis ist ein Hypoderm ausgebildet, das aus mehreren Reihen von Zellen besteht, deren Wände stark verdickt sind. Die Grösse der Atemhöhle wird durch die Mächtigkeit dieses Hypoderms bedingt, sie ist an den Rändern mit Kutikula ausgekleidet. Der Bau der Spaltöffnungen eines Blattes (Fig. 31) ist wesentlich einfacher. Die Epidermis-Aussenwände und insbesondere

die Kutikula ist dünn; die Einsenkung ist dadurch, dass sich die Nebenzellen nicht vorwölben, nur eine schwache. Die Schliesszellen, deren Lumen gross ist, besitzen kleinere Vorder- und ebenfalls keine Hinterhörnchen. Die Ausbildung des Hypoderms fehlt.

Wir werden später sehen, dass diese einfache Spaltöffnung des Blattes auch am Spross experimentell hervorgerufen werden kann.

Eine ähnliche Vereinfachung der Spaltöffnungen des Blattes zum Unterschied von der stark xerophilen des assimilierenden Sprosses findet man u.a. ferner noch bei *Carmichaelia flagelliformis*, *Spartium junceum* und *Geitonoplectrum cymosum*.

§ *Carmichaelia flagelliformis* Col. Spross. - Epidermis-Wände sehr dick und in der Hauptsache aus Kutikula bestehend, die kleine Keile zwischen die lateralen Wände der Epidermiszellen entsendet. Schliesszellen etwas eingesenkt, Vorder- und Hinterhörnchen gut. Verdickung nicht beträchtlich.

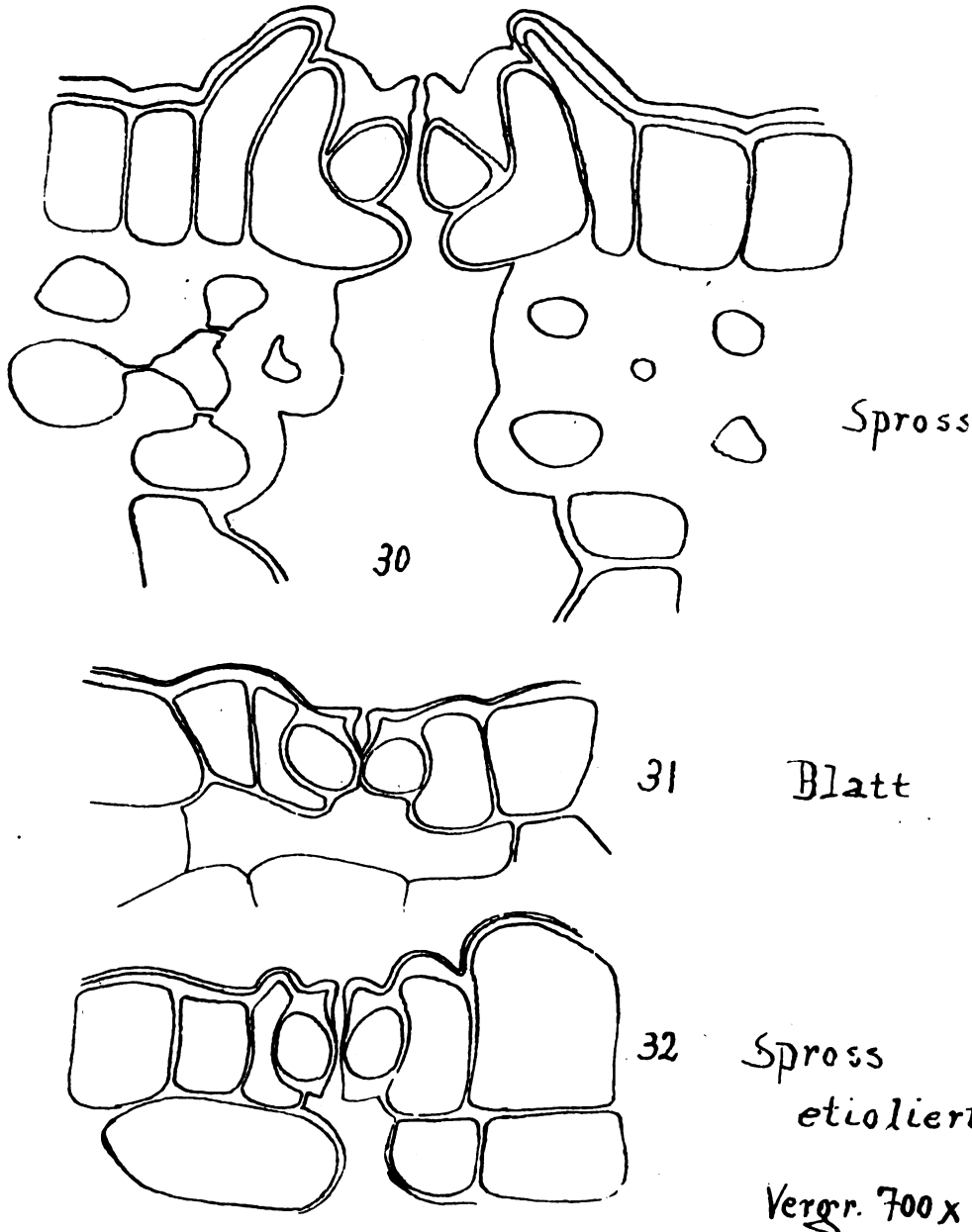


Fig. 30 - 32. *Opuntia spec.*

Die Spaltöffnungen stehen senkrecht zur Längsaxe des Sprosses. Beim Blatt ist die Spaltöffnung wesentlich kleiner. Epidermiswand und besonders Kutikula viel schwächer entwickelt. Die eingesenkten Schliesszellen haben nurmehr kleine Vorderhörnchen und sogar wie gar keine Hinterhörnchen.

§ *Spartium junceum*. - Der alte Spross besitzt eine mächtige Kutikula, sodass die Zelluloseschicht unter ihr nur schwach entwickelt ist. Die stark verdickten Schliesszellen sind eingesenkt, sie haben grosse Vorder- und Hinterhörnchen, die beide wohl kutinisiert sind. Schon das alte Blatt weicht in seinem Spaltöffnungsbaue von der eben geschilderten Form ab. Kutikula sehr dünn; Zelluloseschicht darunter dick; die eingesenkten Schliesszellen sind ebenfalls verdickt, besitzen aber nur kleine Hörnchen.

Es ist nun bemerkenswert, wie weit sich die Spaltöffnungs-Form noch vereinfacht, wenn man junge Blätter und Sprosse untersucht. Die alten Blätter u. Sprosse wurden im Dezember untersucht, nachdem sie anfang März d. gleichen Jahres ausgetrieben hatten; diese im Frühjahr gebildeten Sprosse und Blätter, die als jung bezeichnet sein mögen, sollen jetzt beschrieben sein.

Junges Blatt. - Spaltöffnungen wesentlich zarter gebaut als beim alten Blatt. Es fehlen sowohl bei Schliesszellen wie auch bei den Epidermiswänden die Verdickung. Eine Einsenkung ist nicht zu beobachten.

Beim jungen Spross ist die starke Kutikularschicht des alten nicht ausgebildet. Die Schliesszellen sind dagegen gut verdickt, tief eingesenkt und haben starke Vorder- und Hinterhörnchen.

Man kann sich recht gut vorstellen, wie diese Spaltöffnungs-Form des jungen Sprosses zu der des alten ausgestaltet wird, es brauchen nur die Kutinverdickungen eingelagert und die Hörnchen besser ausgebildet zu werden.

Ein ähnlicher Unterschied zwischen der Spaltöffnung des assimilierenden Sprosses und der des Blattes, der in der Hauptsache nur auf einer verschiedenen Ausbildung der Verdickung beruht, findet sich bei der Liliacee

§ *Geitonoplesium cymosum* A. Cunn. - Der assimilierende Spross besitzt eine sehr dicke Kutikula, die subkutikuläre Zelluloseschicht ist äusserst dünn. Die Schliesszellen sind tief eingesenkt, sodass eine enge hohe äussere Atemhöhle entsteht; die Zellen selbst sind sehr stark verdickt. Die Spaltöffnung des Blattes ist wesentlich einfacher gebaut. Besonders auffällig ist, dass die Kutikula nur ein dünnes Häutchen ist, und auch die Epidermis-Aussenwand recht dünn bleibt; die Schliesszellen sind nicht so stark wie beim Spross verdickt, sie sind eingesenkt, die äussere Atemhöhle ist aber weiter.

Aus dem obigen sehen wir, dass mehr oder minder grosse Unterschiede, die in einigen Fällen ein beträchtliches Mass erreichen können, bestehen einerseits zwischen der Spaltöffnung der rankenden Blattspindel und der des dazu gehörigen Blattes, dann zwischen der Spaltöffnung einer Ranke und eines Blattes der nämlichen Pflanze, andererseits auch zwischen dem assimilierenden ausdauernden Spross und dem meist kleinen vergänglichen Blatt.

Sowohl an den Blattspindeln, wie an der Ranke sind die Spaltöffnungen bei den untersuchten Pflanzen stets grösser als auf dem dazu gehörigen Blatt; auch die Einsenkung ist meist auf dem rankenden Organ stärker als auf dem Blatt (eine Ausnahme bildet *Lathyrus odoratus*, wo die Spaltöffnung des Blattes tiefer eingesenkt sein kann). Dazu kommt noch, dass stets die Spaltöffnung der Spindel und die der Ranke stärkere Verdickungen der Epidermiszell-Wände und der Kutikula und meist der Schliesszellen aufweist.

Bei der Spaltöffnung des assimilierenden Sprosses und der des Blattes ist das nämliche der Fall. Auch hier sind die Spross-Spaltöffnungen grösser und ihre Schliesszellen, wie auch die Epidermis-Aussenwände stärker verdickt als auf dem Blatt.

Sind uns nun diese Erscheinungen einem kausalen Verständnis zugänglich? Diese Frage ist wenigstens zum Teil zu bejahen. Sowohl der Blattspindel und Ranke, wie dem assimilierenden Sprosse müssen reichlich mehr Nährstoffe, teils durch Assimilate teils anorganische Nährsalze, zur Verfügung stehen als dem Blatt. Sie müssen ja in die Lage gebracht werden, ihrer rankenden Funktion nachzukommen; dadurch, dass sie mehr Material bekommen, haben sie auch die Möglichkeit, für den Aufbau der Spaltöffnungen mehr davon zu verwenden, als dies beim Blatt der Fall ist.

Wenn es tatsächlich Ernährungsverhältnisse sind, die hauptsächlich beim Auftreten oben geschilderter Formen in Wirkung treten, so müssen sich Spaltöffnungen,

die die einfachere Blattstruktur besitzen, auch experimentell erzielen lassen an Pflanzenorganen, die normal Spaltöffnungen mit Sprossstruktur haben.

Dies kann auch erreicht werden, wenn man Sprosse in ungünstige Ernährungsverhältnisse bringt, dadurch dass man sie etioliert.

Es wurde eine Topfpflanze von *Clematis afoliata* am 23. II. 1922 in das Dunkelmzimmer gestellt; nach 2 Monaten, am 23. IV. war folgendes eingetreten: Es hatten sich aus der Basis der Pflanze 4 neue Seitentriebe von 18, 14, 5, 1,5 cm Länge entwickelt; ein fünfter Spross war 9 cm über dem Boden aus einer Achselknospe entstanden und hatte eine Länge von 12 cm. Die Sprosse besitzen eiförmige lang gestielte und natürlich gelbe Blättchen. Sämtliche neu gebildeten Sprosse waren infolge von Anthocyan-Bildung violettrosa gefärbt.

Was die Anatomie der etiolierten Triebe betrifft, ist sie naturgemäss der schlechten Ernährung und des Lichtmangels wegen eine einfachere als beim normalen Spross; es fehlte das keilförmige Assimilationsgewebe. An Stelle der länglichen normalen Zellen sind jetzt runde getreten, die sich in keiner Weise von den übrigen Zellen des Markes unterscheiden; das Festigungsgewebe ist zwar vorhanden, aber lange nicht so stark, sklerenchymatisch ausgebildet, wie am normalen Spross; ebenso sind die Markzellen jetzt im Gegensatz zu den normalen dickwandigen, nur mit dünnen Wänden ausgestattet.

Auch bei den Spaltöffnungen machen sich grosse Vereinfachungen geltend. Die Epidermis-Aussenwand (siehe Fig. 29) ist weniger stark, die Kutikula ganz dünn geworden. Auch fehlt der Kutikularstreifen längs der Atemhöhle; die Schliesszellen sind kleiner und vielleicht auch etwas schwächer verdickt; die Einsenkung ist geblieben.

Als eine weitere etiolierte Pflanze wurde eine der Art nach unbekannte *Opuntia* untersucht. Der flache normale Spross hatte im Dunkeln einen Trieb hervorgebracht, der zylindrische Gestalt besass (37). Die Spaltöffnungen auf ihm waren wesentlich einfacher gestaltet, als auf dem normalen Spross (vergl. Fig. 32). Kutikula und Epidermis-Aussenwand dünn, die Schliesszellen sind kaum oder nur schwach eingesenkt. Die Verdickung fehlt fast vollständig, insbesondere vermisst man die starke Kutinverdickung, welche die normale Spaltöffnung an der Rückseite besitzt. Die Vorderhörnchen sind bedeutend kleiner; auffallend ist, dass jetzt mit einem male ein Ansatz zu Hinterhörnchen gemacht wird.

Die Spaltöffnung des etiolierten Blattes ist ebenfalls sehr zart gebaut, wenn auch hier weniger Unterschied zum normalen Blatt besteht, da letzteres selbst schon einfach gestaltet ist (Fig. 31). Immerhin ist die Kutikula jetzt nurmehr ein dünnes Häutchen und auch die Verdickungen der Schliesszellen sind noch um einiges geringer geworden. Auch hier treten im Gegensatz zum normalen Blatt die Anfänge von Hinterhörnchen auf. Im wesentlichen sind sich aber jetzt die Spaltöffnungen des Blattes und die der Sprossaxe gleich. Was ferner den etiolierten Trieb von dem normalen sofort unterscheidet, ist das Fehlen des Hypoderms, das aus dort stark verdickten Zellen besteht.

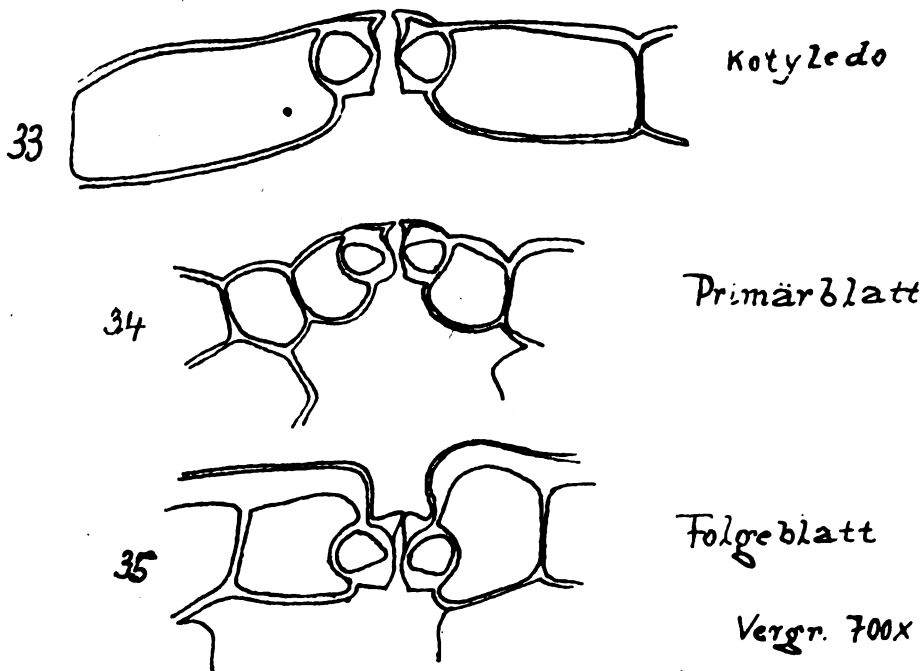
Aus der Tatsache, dass auf den etiolierten Sprossen von *Cl. afoliata* und *Opuntia* Spaltöffnungen auftreten, die denen der normalen Blätter der gleichen Pflanze mehr oder minder gleichen, ist man wohl berechtigt zu schliessen, dass beidemale die Spaltöffnungen unter den gleichen Bedingungen entstehen. Durch die ungünstigen Ernährungsverhältnisse, wie sie beim Etiolieren auftreten, werden einfache Spaltöffnungs-Formen gebildet. In gleicher Weise werden daher auch die einfacheren Spaltöffnungen der Blätter gegenüber den besser ausgebildeten des Sprosses und der Rhachis durch eine geringere Zufuhr von Baumaterial begründet sein.

CRUCIFEREN.

Cheiranthus Chetri L. Fig. 33 - 35. - K o t y l e d o (Fig. 33). - Epidermiswand und Kutikula sehr dünn. Die wenig verdickten Schliesszellen liegen in der Ebene der Epidermis; Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen schlecht ausgebildet. Die grossen Epidermiszellen zeigen von der Fläche gesehen sowohl auf Ober- wie Unterseite stark gebuchtete Zellwände. Die Entstehung der Spaltöffnungen verläuft nach

dem normalen Cruciferentyp, wie ihm SOLEREDER (38) angibt. Wenn STRASBURGER (39) schreibt, dass die Zahl der Teilungen bis zur Spaltöffnungs-Mutterzelle selten mehr als die Dreizahl erreicht, so wäre hinzuzufügen, dass beim *Kotyledo* oft mehr Teilungen, bis zu 5, vorkommen, sodass die Schliesszellen erst mit der sechsten Teilung gebildet werden.

Primärblatt (Fig. 34). - Die Aussenwand der Epidermis ist stärker als beim *Kotyledo*, die Kutikula dagegen dünn. Die Schliesszellen ziemlich stark



verdickt, Vorderhörnchen gut. Sie sind im allgemeinen gegen die obere Seite der Nebenzellen hin verlagert, was ja auch schon beim *Kotyledo* der Fall ist. Beim Primärblatt heben sie sich des öfteren etwas aus der Epidermis-Ebene heraus. Die Epidermiszellen haben auf Ober- und Unterseite stark gebuchtete Wände.

Folgeblatt (Fig. 35). - Epidermis-Aussenwand ist nun dick, hat aber doch eine dünne, wenn auch deutlich sichtbare Kutikula. Die Schliesszellen der Oberseite sind ± tief eingesenkt, die Fig. 35 gibt einen

Fig. 33 - 35. *Cheiranthus Cheiri*.

Fall wieder, der das gewöhnliche Mass der Einsenkung etwas übertrifft. Bemerkenswert ist es, dass auf der Unterseite des Blattes die Schliesszellen viel weniger stark eingesenkt sind; meist liegen sie sogar in der Ebene der Epidermis. Die Verdickung ist dagegen die gleiche wie auf der Oberseite. VOSS (40) gibt an, dass unterseits die Vorderhörnchen schwächer ausgebildet seien, sodass eine viel weitere Eisodialöffnung freigelassen werde, als auf der Oberseite. Die Epidermiszellen weisen von der Fläche gesehen im Gegensatz zum *Kotyledo* und Primärblatt gerade Wände auf. Die Zellen haben unregelmässige Umrissformen und sind bedeutend kleiner als bei den Jugendformen. "Die Unterseite der Epidermis des Laubblattes", so schreibt KLOTZ (41) "ist sehr reich an Spaltöffnungen; der aus kleinen dickwandigen Zellen bestehenden Epidermis der Oberseite fehlen sie, während das Keimblatt deren, wenn auch spärlich, am gleichen Orte aufweist. - Nur an der Spitze des Laubblattes finden sich Spaltöffnungen auf der Oberseite, ferner am Rande der Spitze, letztere nach ihrer Gestalt als Wasserspalten erkennbar". Sowohl VOSS wie ich haben oberseits auch zahlreiche Spaltöffnungen gesehen.

§ *Lepidium sativum* L. - Die Entwicklungsgeschichte verläuft auf dem *Kotyledo* und Primärblatt nach dem Cruciferen-Typus; mit der 4. Teilung werden gewöhnlich die beiden Schliesszellen angelegt. Auf dem Primärblatt scheint eine grössere Teilungsfähigkeit vorhanden zu sein; man findet selten eine Zelle, in der nur eine Spaltöffnungs-Mutterzelle angelegt ist; es treten öfters noch Teilungswände auf, die an die schon gebildeten Schliesszellen anschliessen; dadurch kommt es, dass an die fertigen Spaltöffnungen mehrere Wände anstossen und der eigentliche Typus verwischt wird.

§ *Sinapis alba* L. - *Kotyledo* und Primärblatt stimmen in der Anatomie ihres Spaltöffnungs-Apparates im wesentlichen überein; die Kutikula ist sehr dünn; ebenso sind die Aussenwände der Epidermiszellen nicht dick; Vorderhörnchen gut, Hin-

terhörnchen nur angedeutet. Die Schliesszellen weisen ziemlich starke Verdickungen auf, die beim Primärblatt noch stärker sind als beim Kotyledo. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen auf dem Kotyledo und wahrscheinlich auch des Primärblattes ist die gleiche wie auf dem Folgeblatt.

F o l g e b l a t t . - Es ist anzunehmen, dass die Spaltöffnungen des Folgeblattes sich nur im Grad der Verdickung von denen der Jugendform unterscheiden. Nach PFUHL (42) sind die Epidermiszellen gebuchtet auf der Oberseite, mehr eckig auf der Unterseite.

S p r o s s a x e . - Epidermis-Aussenwand stark, Kutikula dünn, Schliesszellen mit guten Vorderhörnchen, Lumen wie beim Primärblatt.

EUPHORBIACEEN.

Ricinus communis L. - Die Spaltöffnungen des Kotyledo sind denen des Folgeblattes sehr ähnlich; nur sind sie, was ihre Verdickung betrifft, einfacher gestaltet; das gleiche gilt von der Dicke der Epidermis-Zellen.

LINACEEN.

§ *Linum perenne* L. - Kotyledo. - Epidermis und Kutikula sehr schwach; die Schliesszellen liegen in der Ebene der Epidermis. Vorderhörnchen gut kutinisiert, Hinterhörnchen nur angedeutet und ohne Kutikula. Die Schliesszellen werden von Nebenzellen begleitet, die parallel zum Spalt stehen. Die Epidermiszellen sind auf Ober- und Unterseite von oben gesehen gewellt. Spaltöffnungen kommen nur auf der Oberseite vor.

P r i m ä r b l a t t . - Die Spaltöffnungen sind im wesentlichen wie beim Kotyledo ausgebildet; das Lumen der Schliesszellen ist etwas kleiner geworden; die Epidermiswände, die dicker ausgebildet sind, haben ober- wie unterseits im Gegensatz zum Kotyledo gerade Wände; Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten und haben die beiden Schliesszellen, die parallel zum Spalt stehen.

F o l g e b l a t t . - Die Epidermiszellwände sind dicker als beim Kotyledo und Primärblatt; ebenso ist die Kutikula stärker geworden. Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen unbedeutend. Die Schliesszellen sind etwas stärker verdickt. Palissadenparenchym kommt auf beiden Blattseiten vor. WILDER (43) hat den Stengel von *Linum grandiflorum* Desf. untersucht und findet, dass die Spaltöffnungen auf dem Stengel zwar weniger häufig sind, aber diejenigen des Blattes an Grösse übertreffen. Auch ist die Kutikula stärker als beim Laubblatt. Von der Fläche gesehen sind die Epidermiszellen gerade oder ganz schwach gewellt und zwar auf beiden Seiten; Spaltöffnungen kommen auf Ober- und Unterseite vor.

Der Spaltöffnungsapparat gehört nach SOLEREDER (44) dem Rubiaceentypus an. Anderwärts (45) erwähnt SOLEREDER, dass bei allen Arten die Spaltöffnungen von Nebenzellen begleitet werden, die parallel zum Spalt gerichtet sind. Der Stellung der Nebenzellen nach ist die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen bei Kotyledo und Primärblatt die gleiche wie beim Folgeblatt.

RUTACEEN.

§ *Ruta graveolens* L. - Kotyledo. - Das Palissadengewebe ist einschichtig. Die Epidermiszellwände und Kutikula sind dünn; die eingesenkten Schliesszellen haben gute Vorderhörnchen und vollkommen funktionslose Hinterhörnchen. Das Lumen der Schliesszellen ist gross. Ober- und Unterseite des Blattes sehen im Flächenbild wesentlich gleich aus. Die dünnen Epidermis-Zellwände sind gebuchtet, die Spaltöffnungen, die auf Ober- und Unterseite vorkommen, sind von keinen besonderen Nebenzellen umgeben, sondern 5 - 6 gewöhnliche Epidermiszellen legen sich an die Schliesszellen an.

P r i m ä r b l a t t . - Das Palissadengewebe ist einschichtig; eine zweite Schicht ist stellenweise angelegt. Epidermiswand und Kutikula dünn. Die Schliesszellen sind etwas mehr als auf dem Kotyledo gegen die Unterseite der Epidermis-

zellen zu verschoben. Sonst sind sie ebenso gestaltet wie auf dem Kotyledo, nur dass die Verdickung etwas stärker ist. Von der Fläche gesehen ergibt sich das gleiche Bild wie auf dem Kotyledo. Auf der Oberseite sind die Spaltöffnungen weniger zahlreich als auf der Unterseite.

F o l g e b l a t t . - Das Palissadengewebe ist deutlich zweischichtig, die Aussenwand der Epidermiszellen ist bedeutend dicker als es bei den Jugendformen der Fall ist und besitzt eine deutliche Kutikula. Die Schliesszellen sind sehr tief eingesenkt, Vorderhörnchen deutlich, Hinterhörnchen funktionslos. Sie sind bedeutend verdickt. Von oben betrachtet sehen die Epidermiswände, die ziemlich dick sind, weniger stark gebuchtet aus als bei Kotyledo und Primärblatt; sie sind mehr gewellt. Die Spaltöffnungen sind von keinen besondern Nebenzellen umgeben. Oberseits sind sie nur spärlich vertreten. Nach SOLEREDER (46) tritt bei den Rutaceen ein besonderer Spaltöffnungstyp nicht auf. Die Entwicklung gibt STRASBURGER (47) folgendermassen an: Eine Epidermiszelle wird durch eine Scheidewand in zwei ungleiche Teile zerlegt, einen grösseren und einen kleineren. Letzterer ist die Spezialmutterzelle, aus der dann die beiden Schliesszellen hervorgehen. Nebenzellen kommen nicht vor. Da auf den Jugendstadien ebenfalls keine Nebenzellen vorkommen und auch das Flächenbild mit Ausnahme der Grösse und der Dicke der Wände dem des alten Blattes gleicht, ist anzunehmen, dass die Entwicklungsgeschichte auf Kotyledo, Primärblatt und Folgeblatt die gleiche ist.

LEGUMINOSAE (MIMOSACEAE).

***Acacia longifolia* Willd.** - Fig. 36 - 39. - **K o t y l e d o :** Die Epidermiszellen (Fig. 36) sind dünnwandig und mit ebensolcher Kutikula bedeckt. Die eingesenkten Schliesszellen besitzen gut ausgebildete Vorder- und Hinterhörnchen und zeigen ziemlich starke Verdickungen; die Schliesszellen sind gross, mehr hoch als breit. Von der Fläche gesehen zeigen sich auf der Unterseite die Seitenwände der Epidermiszellen gerade ausgebildet. Spaltöffnungen wurden unterseits keine gesehen. Auf der Oberseite sind die Epidermis-Zellwände ebenfalls gerade. Die zahlreichen Spaltöffnungen sind von Nebenzellen umgeben, die parallel zum Spalt liegen; eine von ihnen ist jeweils grösser als die andere. Am vollkommen ausgewachsenen Kotyledo kann man des öfteren noch Spaltöffnungs-Mutterzellen erkennen. Sowohl auf Ober- wie Unterseite sind die Epidermiszellen auffallend klein.

PORSCH (48) beschreibt und bildet die Spaltöffnungen des Keimblattes von *Acacia heterophylla* Willd. ab. Die Spaltöffnungen des Keimblattes dieser Art stimmen mit denen von *A. longifolia* der Zeichnung nach im wesentlichen überein, nur sind bei letzterer die Hinterhörnchen besser ausgebildet.

P r i m ä r b l a t t (Fig. 37). - Es kam jeweils das zweite Fiederblättchen vom Blattgrund aus gerechnet zur Untersuchung (49). Epidermiszellen und Kutikula dünn; die schwach eingesenkten Schliesszellen sind mit guten Vorderhörnchen ausgestattet; die Hinterhörnchen dagegen sind sehr undeutlich. Die Verdickung ist etwas stärker als auf dem Kotyledo. Die Seitenwände sind auf Ober- und Unterseite wellig bis gerade. Die Entwicklungsgeschichte ist die gleiche wie die des Kotyledo, nur wird sie bei alten Formen manchmal verwischt. Spaltöffnungen kommen nun auf beiden Seiten vor. Die Abbildung, die PORSCH vom Laubblatt der *Acacia heterophylla* gibt, stimmt mit meiner Zeichnung, wenn man von einer tieferen Einsenkung bei *A. heterophylla* absieht, überein.

Zum Vergleich mit diesen Formen wurden dann noch die Spaltöffnungen untersucht, die sich an der Sprossaxe unterhalb der Ansatzstelle der Kotyledonen und auf dem Primärblattstiel befanden.

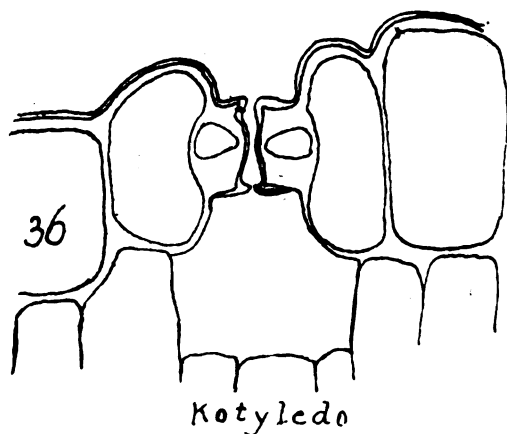
H y p o c o t y l . - Epidermis und Kutikula dünn. Die Spaltöffnungen sind höher gestaltet als beim Keimblatt; Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen weniger deutlich ausgebildet; das Lumen der Schliesszellen, die nur schwach eingesenkt sind, ist gross. Die Spaltöffnung sieht der des Blattstiel (Fig. 39) sehr ähnlich.

B l a t t s t i e l (Fig. 39). - Epidermis und Kutikula dünn, Schliesszellen in der Ebene der Epidermis. Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen undeutlich, das Lumen etwas kleiner als beim Hypokotyl. - Sowohl beim Hypokotyl als auch der Unterseite des Kotyledo kommt unter der Epidermis eine Schicht vor, die aus stark

verdickten Zellen besteht. Sobald man oberhalb der Ansatzstelle der Kotyledonen Schnitte macht durch Blattstiel, Fiederblatt oder auch durch das Phyllodium, findet man diesen hypodermalen Zellring nicht mehr. Hat diese Schicht für Kotyledonen und Hypokotyl eine besondere Bedeutung? Dieser bemerkenswerte Unterschied in der Anatomie des Grundgewebes von Hypokotyl, Kotyledo, Primärblatt und Phyllodium findet sich sowohl bei *Acacia longifolia* als auch bei der weiter unten zu erwähnenden *A. verticillata*.

Phyllodium. - Fig. 38. - Die Epidermis-Aussenwand ist sehr dick,

die eigentliche Kutikula bleibt jedoch dünn. Ebenso sind die Schliesszellen stark verdickt, sodass das Lumen zu einem ganz schmalen Spalt wird. Vorder- und Hinterhörnchen sind gut ausgebildet, insbesondere ist dies bei ersteren der Fall. Man kann sie, genau genommen, garnicht mehr

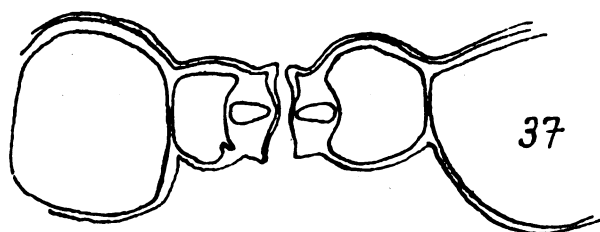


Kotyledo

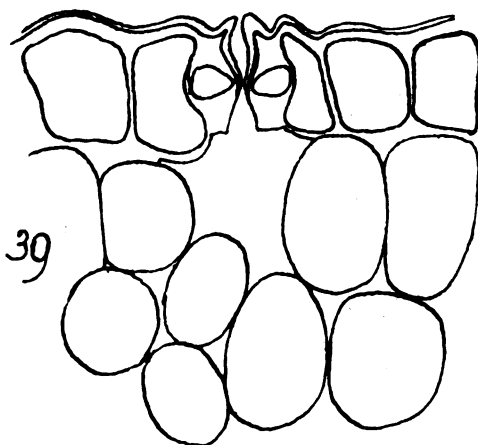


38 Phyllodium

Acacia longi-
folia Willd.



Primärblatt



Blattstiel

Fig. 36 - 39 *Acacia longifolia*.

zu den Schliesszellen rechnen, denn sie werden von der mächtigen Epidermis-Verdickung gebildet. Von der Fläche gesehen sind die kleinen Epidermiszellen geradwandig; die Spaltöffnungen werden in der Regel von mehreren Epidermiszellen umgeben.

Sowohl beim Blattstiel als auch beim Phyllodium ergeben sich PORSCH gegenüber einige Unterschiede; es ist ja immerhin möglich, dass sie durch die verschiedenen Arten begründet sind, doch sagt PORSCH (50): "Unter den Dikotylen zeigt die Gattung *Acacia*, wie ich mich durch die Untersuchung mehrerer Arten überzeugen konnte, im Bau der Stomata ihrer Phyllodien einen auffallend ähnlichen Typus, innerhalb welchen bei den einzelnen Arten geringe quantitative Unterschiede auftreten, wie ein Vergleich von *Acacia heterophylla* und *A. leprosa* lehrt".

Bei den Phyllodien von *Acacia longifolia* sind die Epidermiswände bedeutend stärker ausgebildet, als bei der von PORSCH (51) gezeichneten *A. heterophylla*. Das Gelenk, das PORSCH zeichnet, fehlt bei *A. longifolia* vollständig. Auch die hinteren Hörnchen sind auf PORSCHs Abbildung ganz anders gestaltet als bei meiner Zeichnung. Wie es mit der Verdickung der Schliesszelle steht, ist mir weder aus der Zeichnung noch aus der dazu gehörigen Beschreibung klar geworden. PORSCH zeichnet

hier mehrere Linien ein, deren Zweck nicht ersichtlich ist.

Auch beim Laubblatt-Stiel ergibt sich der Unterschied, dass die Schliesszellen bei *Acacia longifolia* lange nicht so tief eingesenkt sind (in meiner Zeichnung überhaupt nicht!) wie bei *A. heterophylla*. Auch sind sie schmaler, dafür aber höher.

Acacia verticillata Willd.- Die Spaltöffnungen gleichen im Durchschnitt im wesentlichen den entsprechenden von *Acacia longifolia* an allen Stellen, an denen sie bei letzterer Art untersucht wurden. Ebenso deckt sich das Auftreten und Fehlen des Hypodermringes mit den Erscheinungen bei *A. longifolia*. Auch im Flächenbild stimmen die beiden Arten überein. Auf der Keimblatt-Unterseite kommen keine Spaltöffnungen vor. Der einzige auffällige Unterschied ist, dass die Schliesszellen auf dem Phyllodium in der Regel von 2 Nebenzellen begleitet werden, die parallel zum Spalt liegen. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen stimmt mit der überein, wie sie bei den Leguminosen allgemein vorkommt (52).

Ehe wir auf die phylogenetischen Theorien PORSCHs eingehen, wollen wir erst noch den Spaltöffnungs-Apparat einer weiteren Gattung kennen lernen, die auch PORSCH bespricht um ihn dann bei seinen phylogenetischen Ausführungen zu verwenden.

OXALIDACEEN.

§ *Oxalis rusciformis* Mik. - Vergl. beim Blatt die Fig. 40 von *Oxalis incarnata* und beim Phyllodium die des Blattstiels (Fig. 41); im wesentlichen bieten sie das gleiche Bild. - Es kam das Phyllodium und das Blatt zur Untersuchung. B l a t t. - Auf beiden Seiten befindet sich ein Wassergewebe, das aus blasig aufgetriebenen Zellen besteht. Die Wände dieser Zellen sind dünn und die Kutikula ist nur als feines Häutchen erkennbar. Die Spaltöffnungen befinden sich nur auf der Blatt-Unterseite; ihre Schliesszellen sind sehr klein, sie werden durch die blasige Struktur der angrenzenden Epidermiszellen tief eingesenkt; Vorderhörnchen sind gut ausgebildet, sie sind jedoch gerade nach oben gerichtet und daher vollkommen funktionslos. Das Lumen der Schliesszellen ist wegen der starken Verdickungen sehr klein. Die Epidermiszellen sind von der Fläche gesehen rundlich und ziemlich stark gewellt.

§ P h y l l o d i u m. - Das Wassergewebe fehlt. Die Epidermiszellen sind stärker und auch von einer dickeren Kutikula überzogen. Die Spaltöffnungen des Phyllodiums sind von denen des Blattes wesentlich verschieden. Sie sind grösser und liegen in der Ebene der Epidermiszellen. Die Verdickung der Schliesszellen ist eine stärkere als beim Blatt; die gut ausgebildeten Vorderhörnchen sind funktionstüchtig. Von der Fläche gesehen sind die Epidermiszellen entsprechend dem Wachstum d. Phyllodien lang gestreckt.

Die Abbildung, die PORSCH (53) von Blatt und Phyllodium gibt, stimmt mit meinen Bildern im wesentlichen überein.

Die Entwicklungsgeschichte ist auf Blatt und Phyllodium die gleiche. Sie sei, da SOLEREDER darüber keine nähern Angaben macht, nur kurz geschildert. (SOLEREDER (54) erwähnt nur, dass die Geraniaceen Spaltöffnungen besitzen, die keine besonderen Nebenzellen haben.) Die Ecke einer Zelle wird durch eine Teilungswand abgeschnitten; zu dieser ersten gesellt sich dann eine zweite, die parallel zu ihr verläuft und die Spaltöffnungs-Mutterzelle abtrennt; letztere wird durch die 3. Teilungswand, die ebenfalls in der gleichen Richtung auftritt, in die beiden Schliesszellen geteilt. Die ursprüngliche Epidermiszelle wird durch die erste und zweite Teilung in zwei ungleich grosse Teile zerlegt, von denen man den kleineren als Nebenzelle bezeichnen kann.

Es mögen noch einige Messungen angeführt sein, die die Grösse der Spaltöffnungen auf Blatt und Phyllodium näher festlegen. Auf je 10 Epidermiszellen berechnet, treffen auf der Blatt-Unterseite 3,72 Spaltöffnungen, auf das Phyllodium dagegen nur 1,33. Die Blatt-Oberseite besitzt keine Spaltöffnungen. Auf der Blatt-Unterseite kommen also fast dreimal so viel Spaltöffnungen vor als auf dem Phyllodium. Damit stimmt auch der Ausfall der Kobaltprobe überein. Das Kobaltpapier färbt sich auf der Unterseite der Blätter, wenn Blatt und Phyllodium frisch sind, sofort rot, während das Phyllodium erst viel später durch die Rotfärbung seine Umrisse zu er-

kennen gibt.

Schon durch die grössere Anzahl der Spaltöffnungen vermag das Blatt stärker zu transpirieren; dazu kommt aber noch, dass die Spaltöffnungen des Blattes fast um ein Drittel länger sind als die des Phyllodiums, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht: Länge der Spaltöffnungen auf dem Blatt im Durchschnitt $32,4 \mu$, auf dem Phyllodium $22,48 \mu$ (das Blatt gehörte zum gleichen Phyllodium).

Oxalis articulata Sav. - B l a t t . - Beiderseits Wassergewebe; die Spaltöffnungen sind wie beim Blatt von *O. rusciformis* ausgebildet; nur unterseits; engesenkt. - S t e n g e l: Epidermis dickwandig; Spaltöffnungen gross, in der Ebene der Epidermis liegend, wie beim Phyllodium von *O. rusciformis* ausgebildet.

Oxalis incarnata L. - Fig. 40, 41. - B l a t t: Beiderseits Wassergewebe; sehr dünne Wände, ebensolche Kutikula. Spaltöffnungen nur unterseits, dadurch, dass die Epidermiszellen sehr gross ausgebildet sind, wird die Spaltöffnung gegen ihre Unterseite zu verlegt. Die Schliesszellen sind ebenso wie beim Blatt von *O. rusciformis* gestaltet. - B l a t t s t i e l: Die Spaltöffnungen sind vom Blatt wesentlich verschieden (Fig. 41); sie gleichen vollkommen denen des Phyllodiums von *O. rusciformis*. Die Epidermis-Zellwand ist sehr dick, die Kutikula dünn. Die Schliesszellen sind zum Teil etwas über die Epidermis-Zellwände emporgehoben, meist liegen sie aber in der Ebene der Epidermiszellen. Gute Vorderhörnchen vorhanden. - S p r o s s a x e: Die Spaltöffnungen sind wie auf dem Blattstiel ausgebildet: nur ist alles, auch die Epidermis-Zellinnenwände, bedeutend stärker verdickt.

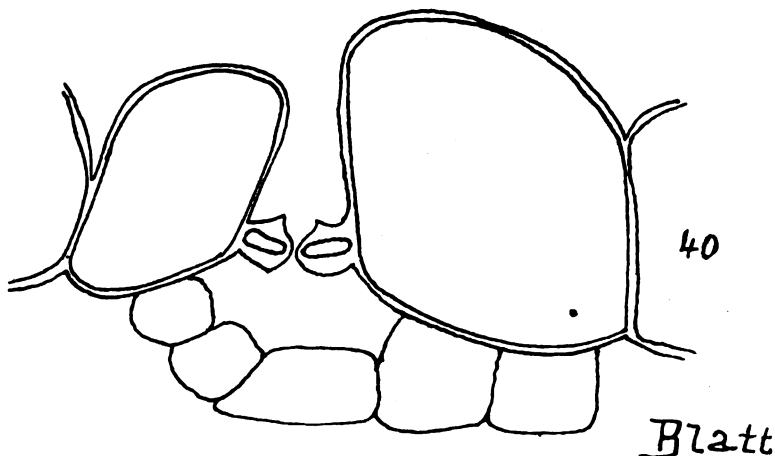


Fig. 40, 41 *Oxalis incarnata* L. 780:1.

klein, Vorderhörnchen funktionslos, alles wie beim Blatt von *O. rusciformis*.

S t e n g e l: Spaltöffnungen spärlich, auf zahlreichen Flächenschnitten wurde nur eine einzige gesehen. Die Epidermis ist im Querschnitt wie beim Blattstiel von *Oxalis incarnata* entwickelt. Es ist ohne weiteres anzunehmen, dass auch bei den Spaltöffnungen das gleiche der Fall ist.

Bei den beschriebenen *Oxalis*-Arten sind also die Spaltöffnungen des Blattes wesentlich von denen des Blattstiels und der Sprossaxe verschieden. Die Spaltöffnungen auf den Blättern gleichen alle denen des Blattes von *Oxalis rusciformis* und die Spaltöffnungen des Blattstiels, soweit sie überhaupt vorkommen, und die der Sprossaxe sind denen des Phyllodiums von *Oxalis rusciformis* gleich.

Wir wollen nun diese Ergebnisse, verbunden mit denen, die wir bei den *Acacia*-Arten erlangt haben, benützen und auf die phylogenetischen Betrachtungen, die

Die gleichen Verhältnisse findet WARNCKE (55) bei *Oxalis tetraphylla*. Sowohl Blatt wie Blattstiel stimmen in Beschreibung und Abbildung mit den von mir untersuchten Arten überein.

Oxalis acetosella L. - Blatt beiderseits Wassergewebe. Kutikula sehr dünn, Spaltöffnungen

PORSCH an diese beiden Gattungen geknüpft hat, eingehen. Schon WARNCKE (56) nimmt folgendermassen zu PORSCH Stellung: "Zunächst habe ich darauf hinzuweisen, dass PORSCH ganz allgemein die Spaltöffnungen verschiedener Organe, wie etwa der Keimscheiden und des Laubblattes oder Phyllodiums und der Blattspreite untereinander vergleicht, ohne sich dessen bewusst zu sein, dass in der verschiedenen Organisationshöhe dieser Teile schon genügend Grund für eine andersartige Ausbildung der Spaltöffnungen liegt, eine Parallele also nicht gestattet ist". Diesem Satze ist vollkommen beizustimmen, wie es sich auch gezeigt hat, dass die Spaltöffnungen d. Blattspindeln von denen des Blattes (wie bei den Ramunculaceen) recht verschieden sind, ja sogar die Spaltöffnungen der Ranken, die doch nur umgebildete Blätter sind, zeigen zu denen der Blätter der nämlichen Pflanze Unterschiede. Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen Blatt und Blattstiel, wie er sich bei *Dioscorea* findet, wird weiter unten noch anzuführen sein.

Dieser von vorn herein gegebene Unterschied zwischen der Spaltöffnung des Blattes und der des Blattstiels scheint mir von grosser Bedeutung zu sein. Auch bei den *Oxalis*-Arten sind die Spaltöffnungen auf Blatt und Blattstiel verschieden und zwar ist der Unterschied genau so gross wie bei den Spaltöffnungen auf d. Blatt und dem Phyllodium. Das gleiche ist der Fall bei *Acacia*. Auch hier ist die Spaltöffnung des Phyllodiums schon vorhanden, hat sich aber nurmehr auf dem Blattstiel der Jugendform erhalten.

Was die Pflanze veranlasst hat, den Stiel zum Phyllodium umzubilden, wissen wir nicht. Aber in dem Augenblick, wo dies geschieht, und der Blattstiel bevorzugtes Assimilationsorgan wird, tritt die Spaltöffnung, die sich auf ihm befindet, in Tätigkeit ohne vorher irgendwie umgebildet zu werden. Die Meinung PORSCHs (57)

dass das Blatt schon zu einseitig angepasst war, kann richtig sein; die Auffassung jedoch, dass der Spaltöffnungs-Apparat des Blattstiels, der "nach keiner Richtung hin eine Entwicklungstendenz besitze" der Anpassungsnotwendigkeit einen günstigeren Ausgangspunkt gewähre, als die Laubblattspreite, scheint mir nicht berechtigt zu sein, denn die Spaltöffnungen können doch keine Blattgestaltung beeinflussen ebenso wenig wie dies ein Leitbündel vermag. Meiner Meinung nach, kann daher der Unterschied der zwischen dem Spaltöffnungsapparat auf Blatt und Phyllodium von *Acacia*- und *Oxalis*-Arten vorhanden ist, für phylogenetische Theorien nicht verwendet werden. So wird man ja auch nicht auf den Einfall kommen, den bedeutenden Unterschied, der sich bei der Spaltöffnung des Blattes und Blattstiels von *Dioscorea sativa* (Fig. 42) zeigt, phylogenetisch erklären zu wollen und doch würde, wenn durch irgendwelche Ereignisse die Pflanze veranlasst würde, ihren Blattstiel zum Phyllodium umzubilden, auf diesem sich dann die Spaltöffnung des Stiels befinden eben deswegen, weil sie

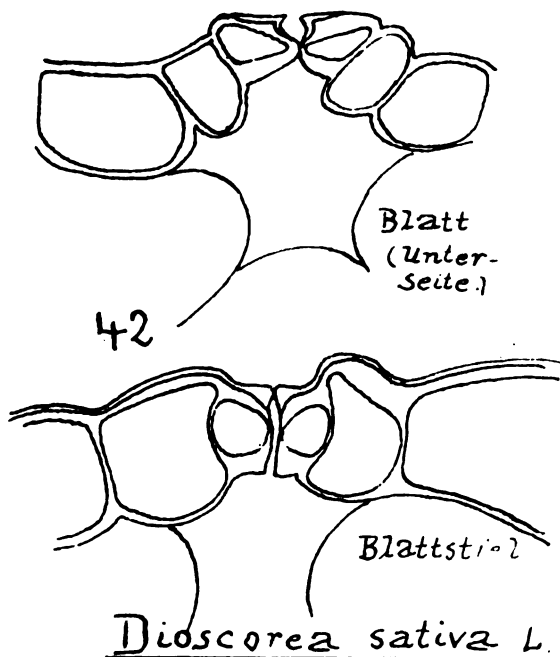


Fig. 42. *Dioscorea*.

schon vorhanden ist.

§ *Mimosa pudica* L. - Die Spaltöffnung des Kotyledo, Primärblattes, Folgeblattes und Blattstiels ist im wesentlichen gleich gebaut. Sie zeigt kleine Unterschiede in der Verdickung der Epidermis-Wände und der Schliesszellen. Beim Stiel sind ferner die Schliesszellen grösser als bei den andern Formen. Von der Fläche gesehen zeigen die Epidermis-Wände auf Kotyledo-Oberseite, Primärblatt und Folgeblatt beiderseits ± gewellte Wände. Eine besondere Ausbildung zeigen die Epidermiswände auf der Unterseite des Kotyledo. Sie sind hier gezackt und an den

einzelnen Ecken mit Wänden versehen, die gegen das Zellinnere vorspringen. Diese Septen können auch an den Schliesszellen auftreten; sie werden wohl zur Aussteifung des Gewebes dienen.

Auf allen drei Blattformen kommen Spaltöffnungen auf beiden Seiten vor; die Entwicklungsgeschichte ist immer die gleiche und verläuft nach dem für *Acacia verticillata* angegebenen Schema.

§ *Ulex europaeus* L. - Blatt und Spross unterscheiden sich in der Ausbildung ihrer Spaltöffnungen nicht wesentlich. Beide führen sehr starke Verdickungen der Epidermis-Wände, die in der Hauptsache aus Kutikula bestehen. Die subkutikuläre Schicht ist sehr dünn. Die stark verdickten Schliesszellen liegen in der Ebene d. Epidermis; die Spaltöffnungen des Kotlede sind bedeutend einfacher. Epidermiswand und Kutikula ist dünn, das Lumen der Schliesszellen, die in der Ebene der Epidermis liegen, ist gross.

OENOTHERACEEN.

§ *Oenothera rosea* Soland. - K o t y l e d o. - Ober- und Unterseite verhält sich gleich. Die Epidermiszellen sind gewellt. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen ist denkbar einfach: eine Ecke einer Epidermiszelle wird durch d. erste Teilungswand abgeschnitten; durch die zweite Wand, die zur ersten $\perp$ senkrecht steht, werden die beiden Schliesszellen gebildet; etwas geändert wird diese Entwicklungsart, wenn durch die zweite Teilungswand der Zellteil, der durch die erste abgeschnitten wird, nochmals verkleinert wird und dann die Schliesszellen erst durch die dritte Teilungswand entstehen.

A l t e s B l a t t. - Die Epidermiszellen sind auf Ober- und Unterseite gebuchtet. Spaltöffnungen sind oberseits in geringerer Anzahl wie auf der Unterseite vorhanden. Ihre Entstehungsgeschichte ist wie auf dem Kotlede: STRASBURGER (58) stellt es jedoch als Regel hin, dass die Spaltöffnungs-Mutterzellen erst nach dem dritten Teilungsschritt gebildet werden. Das ist nicht der Fall, meist werden sie schon nach dem zweiten Teilungsschritt gebildet (59).

UMBELLIFEREN.

Heracleum sphondylium L. - Die Spaltöffnungen liegen beim Kotlede, Primärblatt und Folgeblatt in der Ebene der Epidermis. Die Verdickung der Schliesszellen und der Epidermiswand nimmt in der genannten Reihenfolge allmählich zu. Von der Fläche gesehen ergeben sich bei den drei Blattformen folgende Unterschiede:

Kotlede	Unterseite	gewellt	Oberseite	ziemlich geradlinig
Primärblatt	"	gebuchtet	"	schwach gewellt
Folgeblatt	"	"	"	ziemlich gerade.

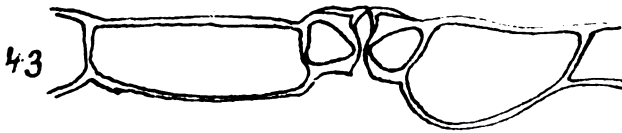
COMPOSITEN.

Cnicus cynaroides Willd. - Fig. 43, 44. - K o t y l e d o, Fig. 43. - Die Anatomie des Kotlede ist wesentlich einfacher als die des ausgewachsenen Blattes; es ist kein typisches Palissadengewebe vorhanden, auch fehlen die Stützzellen, die im ausgewachsenen Blatt vorhanden sind. Vor allem aber sind keine Haare zu bemerken. Die Spaltöffnungen sind in der Regel in der Ebene der Epidermiszellen, öfters können sie auch etwas emporgehoben sein. Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen schwach ausgebildet. Die Verdickung der Schliesszellen ist schwach; die Nebenzellen sind von gewöhnlichen Epidermiszellen gebildet. Von der Fläche gesehen sehen die Epidermiszellen auf der Unterseite gezackt aus. Die Ecken der Zacken sind jeweils verdickt. Die oberseitigen Zellwände dagegen sind fast gerade. Die Spaltöffnungen sind auf der Oberseite weniger zahlreich als auf der Unterseite.

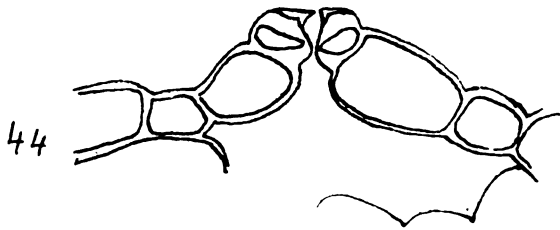
P r i m ä r b l a t t. - Die Schliesszellen sind hier viel mehr verdickt als auf dem Kotlede. Die Verdickung erreicht schon fast die Stärke von der des Folgeblattes. Die Schliesszellen liegen in der Ebene der Epidermis. Spaltöffnungen kommen hier auf der Oberseite nur mehr vereinzelt vor. Die Epidermis-Zellwände

sind auf der Oberseite gerade oder schwach gebogen, auf der Unterseite dagegen sind sie gebuchtet.

F o l g e b l a t t . - Fig. 44. - Die Spaltöffnungen sind jetzt zum grössten Teil über die Epidermiszellen emporgehoben. Dies geschieht durch intensiveres Wachstum der unteren Wände der angrenzenden Epidermiszellen. Die Schliesszellen sind stark verdickt; Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen fehlen. Es kommen auch Formen vor, wo sich die an die Schliesszellen angrenzenden Epidermiszellen aufbiegen und so die Spaltöffnungen aus der Ebene der Epidermiszellen emporheben; dieser Erscheinung, die eine Erhöhung der Transpiration bedingen dürfte, steht aber die starke Entwicklung der Haare auf der Unterseite entgegen. Auf der Oberseite sind die Epidermis-Zellwände gerade und haben polygonale Formen. Spaltöffnungen sind sehr selten. Haare treten keine auf. Unterseits sind die Wände gewellt, Spaltöffnungen zahlreich, viele Haare. Die Kutikula ist bei allen 3 Blattformen gut ausgebildet. In der Stärke der Epidermis-Aussenseite bestehen keine Unterschiede. HRYNIEWIECKI (60) gibt bei den Kompositen an, dass der trichterförmige Typus und der Schwimmblatttypus nur bei alten Blättern vorkomme, bei Blättern, die sich noch im Entwicklungsstadium befinden, dagegen nicht. Dies gilt auch für die Jugendformen von *Cnicus cynaroides*.



Kotyledo



Folgeblatt

Fig. 43, 44. *Cnicus cynaroides*.
780 : 1.

terförmige Typus und der Schwimmblatttypus nur bei alten Blättern vorkomme, bei Blättern, die sich noch im Entwicklungsstadium befinden, dagegen nicht. Dies gilt auch für die Jugendformen von *Cnicus cynaroides*.

§ *Onopordon acanthium* L. - K o t y l e d o. - Die Epidermiswände sind dünn, ebenso die Kutikula. Spaltöffnungen wenig verdickt. Wohl ausgebildete Hinter- und Vorderhörnchen. Epidermis-Zellwände der Unterseite stark gebuchtet, ebenso, wenn auch in geringerem Grade, auf der Oberseite. Die Spaltöffnungen sind unterseits zahlreicher als auf der Oberseite. Auf alten ausgewachsenen Kotyledonen kommen des öfteren Spaltöffnungen vor, deren eine Schliesszelle zusammengedrückt oder als gewöhnliche Epidermiszelle entwickelt ist.

P r i m ä r b l a t t . - Die Epidermiszellen und Kutikula dünn. Die Spaltöffnungen sind im Durchschnitt kleiner als beim Kotyledo. Schliesszellen schwach verdickt, Vorderhörnchen gut, Hinterhörnchen nur angedeutet. Auf beiden Seiten sind die Epidermis-Zellwände gebuchtet, wenn auch auf der Oberseite weniger als auf d. Unterseite. Spaltöffnungen unterseits zahlreicher als auf der Oberseite.

F o l g e b l a t t . - Die Epidermiszellen haben auf Ober- und Unterseite eine verschiedene Ausbildung ihrer Aussenwand erfahren. Auf der Oberseite ist sie dicker als auf der Unterseite. Eine deutliche Kutikula. Die Spaltöffnungen sind kleiner als beim Kotyledo. Ihre Schliesszellen bedeutend stärker verdickt. Die Epidermis-Zellwände sind auf der Oberseite von der Fläche gesehen gerade, während sie auf der Unterseite gebuchtet sind. Die Spaltöffnungen sind oberseits bei einem alten Blatt, das schon den Beginn der Vergilbung zeigte, oft rückgebildet.

Die Entwicklungsgeschichte wurde nicht untersucht. Sie folgt nach SOLEREDER (61) dem Cruciferentypus. Dies ist auch der Fall beim Kotyledo von *Senecio aquaticus* und ist auch bei den Kotyledonen der genannten Gattungen anzunehmen, da die Spaltöffnungen von 3 oder mehr Epidermiszellen umgeben sind.

Anschliessend seien hier einige Worte über die Gestaltung der Epidermis-Zellwände gesagt. Aus folgender Tabelle (Seite 53) geht hervor, dass die Seitenwände sowohl auf Ober- als Unterseite des Blattes als auch auf Kotyledo, Primärblatt und

Folgeblatt verschieden gestaltet sein können. Aus der kleinen Anzahl der darauf hin untersuchten Pflanzen lassen sich allgemein gültige Ergebnisse nicht ableiten. Doch scheint, dass die Unterseite der Blätter bei allen drei Entwicklungsstadien mehr Neigung zeigt, die Zellwände gebuchtet auszubilden, als die Oberseite. Eine kausale Erklärung dieses Unterschiedes lässt sich nicht geben.

	Kotyledo	Primärblatt	Folgeblatt	Bemerkung
<i>Clematis flammula</i>	Os. schw. gew. Us gebuchtet	Os gebuchtet Us gebuchtet	Os schw. gew. Us schw. gew.	
<i>Clematis jubata</i>	Os gerade bis schwach gew. Us gebuchtet	Os gerade bis schwach gew. Us gebuchtet	Os gebuchtet Us gebuchtet	
<i>Clematis afoliata</i>			Os gerade Us stark gew.	
<i>Cheiranthus Cheiri</i>	Os gebuchtet Us gebuchtet	Os gebuchtet Us gebuchtet	Os gerade Us gerade	
<i>Sinapis alba</i>			Os gebuchtet Us gerade	
<i>Linum perenne</i>	Os stark gew. Us stark gew.	Os gerade Us gerade	Os gerade bis schwach gew. Us gerade bis schwach gew.	
<i>Ruta graveolens</i>	Os gebuchtet Us gebuchtet	Os gebucht. Us gebucht.	Os stark gew. Us stark gew.	
<i>Acacia longifolia</i>	Os gerade Us gerade	Os schw. gew. Us Schw. gew.	Gerade - +	+ Phyllod.
<i>Acacia verticillata</i>	Os gerade Us gerade	Os schw. gew. Us schw. gew.	Gerade - +	+ Phyllod.
<i>Mimosa pudica</i>	Os schw. gew. Us +	Os schw. gew. Us schw. gew.	Os schw. gew. Us schw. gew.	+ Zacken.
<i>Oenothera rosea</i>	Os schw. gew. Us schw. gew.		Os gebucht. Us gebucht.	
<i>Heraacleum Sphondyl.</i>	Os gerade bis schwach gew. Us stark gew.	Os schw. gew. Us gebucht.	Os ger. bis schw. gew. Us gebucht.	
<i>Cnicus cynaroides</i>	Os gerade Us +	Os schw. gew. Us gebucht.	Os gerade Us zieml. stark gew.	+ gezackt
<i>Onopordon acenth.</i>	Os sehr stark gewellt Us gebucht.	Os sehr stark gewellt Us gebucht.	Os gerade Us gebucht.	

Die bisherigen Ergebnisse können wir folgendermassen zusammenfassen:

1. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen ist auf Kotyledo, Primärblatt und Folgeblatt die gleiche.
2. Die Verdickung der Schliesszellen nimmt auch bei den Spaltöffnungen, die auf dem Folgeblatt schon schwach verdickt sind, stets vom Kotyledo über das Primärblatt zum Folgeblatt zu.
3. Das Gleiche gilt in der Regel auch für die Epidermis-Aussenwand.
4. Die Spaltöffnungen von Ranken, Blattspindeln, Blattstielen, Sprossachsen sind meist xerophiler gebaut als die der Blätter der gleichen Pflanzen.
5. Die Spaltöffnungen von Hochblättern und Fruchtblättern sind wesentlich einfacher gebildet, als die der Blätter der gleichen Pflanzen, die als Assimilationsorgane dienen.
6. Die Spaltöffnungen lassen sich beeinflussen, und zwar kann man bewirken, dass wieder die Spaltöffnungen der Jugendform auftreten.
7. Die Ausgestaltung der seitlichen Epidermiswände ist sowohl auf Ober- wie Unterseite verschieden, ebenso wie auch Kotyledo, Primärblatt und Folgeblatt.

SIND DIE SPALTÖFFNUNGEN EXPERIMENTELL ZU BEEINFLUSSEN?

Es ist schon längere Zeit bekannt, dass bei Infektion von Pilzen und bei Bildung von Callen die Spaltöffnungen abnorme Gestalt annehmen. So bildet KÜSTER (62) mehrere Spaltöffnungen ab, die auf diese Weise entstanden sind. GOEBEL (63) gibt geheimte Spaltöffnungen für einige Moose an, so Anthoceroten, für *Sphagnum* u. a. mehr. Grosse Spaltöffnungs-Anomalien, darunter auch Teilungen von Schliesszellen, kommen, wie GERTZ (64) zeigt, auf den verschiedensten Organen einer Pflanze vor, wie z. B. auf Blattscheiden, Kelch- und Perianthblättern, Spathablättern, Fruchtknoten, Samenschalen und auch bei panaschierten Blättern. Es war die Frage von Interesse, ob sich solche abnorme Formen auch experimentell erzielen lassen.

SPALTÖFFNUNGEN MIT ZUSAMMENGEDRÜCKTEN SCHLIESSZELLEN.

Bei unsern bisherigen Untersuchungen sind wir mehrmals auf Fälle gestossen, bei denen die Spaltöffnungen in der Weise reduziert waren, dass entweder eine oder auch beide Schliesszellen zusammengedrückt waren. Es war dies bei alten Kotyledonen und alten Folgeblättern der Fall. Solche rückgebildeten Formen gibt PORSCH (65) für *Ruscus Hypoglossum* und *Orobanche gracilis* an; ebenso bildet HABERLANDT (66) eine solche Spaltöffnung ab; er hat sie auf der Infloreszenzaxe v. *Pelargonium* experimentell erhalten, indem er die Axe mit den Fingern abgerieben und dadurch die Epidermis verletzt hat. GERTZ (67) zeichnet eine grössere Anzahl dieser abnormen Spaltöffnungen; er findet sie unter natürlichen Bedingungen bei panaschierten Blättern, ferner bei Kelchblättern und Fruchtknoten, auf Blattscheiden, Blattstiel. Erinnert sei hier auch an die umgebildeten Spaltöffnungen in d. Gleitzzone von *Nepenthes*-Kannen. KULBRODT (68) schliesslich zeigt, dass diese Fehlbildungen, wie er es nennt, beim Sporophyten der Moose im weitgehendsten Masse und in einer den Phanerogamen vollkommen ähnlichen Form vorkommen.

Ausser dem Versuch HABERLANDTs ist es, soweit ich sehen kann, experimentell bisher noch nicht erreicht worden, solche reduzierten Spaltöffnungen zu bekommen. Auch GERTZ (69) hat bei seinen feucht-warmen Kulturen von Keimlingen von *Secale cereale* und *Avena sativa* nur Schliesszellen erreicht, die abnorm gestreckt waren. Seine Fig. 3 und 4 zeigen, wie sie schwach zusammengedrückt werden.

Im folgenden sollen nun eine Reihe von Versuchen geschildert werden, die als Ergebnis eine solche Reduktion einer oder beider Schliesszellen aufweisen. Auf 3 Arten liessen sich diese anscheinend pathologischen Formen erreichen: Einmal wurden Wasserkulturen mit Lösungen verschiedener anorganischer und organischer Salze angesetzt. Dann wurden einige Pflanzen in geänderte Transpirationsverhältnisse gebracht, indem sie unter eine Glasglocke gesetzt wurden, die mit Äther etc. gefüllt war; endlich wurden die Blätter mit verschiedenen Lösungen bepinselt.

Das Ergebnis der Versuche ist im allgemeinen immer das gleiche. Es treten Sp.

auf, deren eine Schliesszelle vollkommen zusammengedrückt ist; dass die Schliesszellen tatsächlich komprimiert wurden, und nicht etwa unausgebildet blieben, geht daraus hervor, dass man bei Anwendung eines geeigneten Färbeverfahrens in der Regel sehr schön sieht, wie der Kern der zusammengedrückten Zellen in die Länge gequetscht wurde. Auch ist in diesem Falle stets der Spalt vorhanden. Wie die Schlz. allmählig zusammengedrückt werden, habe ich recht gut an der Blütenröhre von *Aristolochia gigas* Ldl. var. *Sturtevantii* hort. sehen können (Fig. 45): während die rechte Schliesszelle in ihrem oberen Teil noch vollkommen normal aussieht, ist das im unteren Teil nicht mehr der Fall: hier hat sich schon die angrenzende Epidermiszelle in sie vorgewölbt.

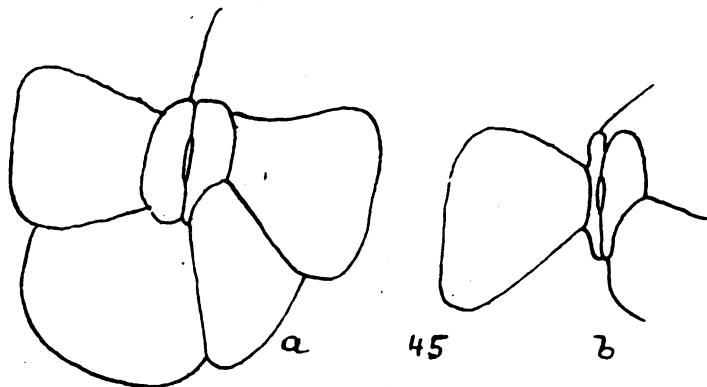


Fig. 45. *Aristolochia gigas*.

Diese Formen wechseln ab mit Spaltöffnungen, deren beide Schliesszellen zusammengedrückt sind. Es bleibt vom ganzen Apparat dann nur mehr die Spalte übrig. Für all diese Umformungen kann man auf einem Präparat alle Übergänge sehen, von der normalen Spaltöffnung bis zu der, bei welcher beide Schliesszellen fast bis zur Unkenntlichkeit verändert sind.

In einigen wenigen Fällen haben sich dann noch Spaltöffnungen gezeigt, die GERTZ als typisch halbe bezeichnet: es hat sich hier nur eine Schliesszelle entwickelt; die andere ist zu einer normalen Epidermiszelle geworden.

Auch die Zahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit ist aller Wahrscheinlichkeit nach beeinflusst worden, in einigen Fällen sogar in hohem Grade. Doch ist die Zahl der Messungen zu klein, als dass sie sichere Schlüsse zuliesse.

Wir wollen nun auf die einzelnen Versuche eingehen und auch die, welche ein negatives Ergebnis hatten, berücksichtigen; einen positiven Ausfall des Versuchs habe ich darin gesehen, wenn bei der Untersuchung der Flächenschnitte im Gesichtsfeld des Mikroskopes bei starker Vergrößerung ohne langes Suchen pathologische Formen zu sehen waren. Wenn sich aber auf den Flächenschnitten nur wenige solche Formen befanden, wurde das Ergebnis als negativ angesehen.

Im folgenden werden nachstehende Abkürzungen benützt: B bedeutet Bestreichen der Blätter mit der angegebenen Lösung; Lsg. = Wachsen der Pflanzen in der Lösung; VD = Versuchsdauer; K = Konzentration.

NiSO₄. - B. - Blätter von *Taraxacum officinale* wurden mit einer Lösung in der Konzentration A : 1 : 100; B: 1 : 200; C: 1 : 300 bestrichen. - Bei A gingen die alten Blätter ein, die jungen zeigten sich widerstandsfähiger und gaben ein positives Ergebnis, das gleiche war bei B und C der Fall. VD: A = 11 Tage, B und C = 13 Tage.

CuSO₄. - B. - K. 1 : 200; VD. 11 Tage; Ergebnis negativ.

NiSO₄. - Lsg. - *Taraxacum officinale*. - VD. 40 Tage. K. 1 : 10000. - Ergebnis Positiv.

Phaseolus multiflorus¹⁾ VD. 20 Tage, K. 1 : 10000. Die Pflanzen sind gehemmt, es kommen viele Spaltöffnungs-Mutterzellen vor. Ergebnis negativ.

MnSO₄. - Lsg. - K. 1 : 1000. - *Pisum sativum* VD. 12 Tage, Pflanze ziemlich normal, etwas chlorotisch. Ergebnis Positiv.

Phaseolus multiflorus. VD. 1. Versuch: 10 Tage, 2. Vers.: 12 Tage, beide male das gleiche positive Ergebnis. Pflanze in der Entwicklung gehemmt. Fig. 46 gibt diese Spaltöffnungsformen wieder. Fig. a normal; an Fig. b, c kann man erkennen, wie die Schliesszellen allmählig zusammengedrückt werden. Fig. d, e zeigen diese

1) Wenn weiter nichts bemerkt ist, wurden stets die Primärblätter untersucht.

reduzierten Schliesszellen im Querschnitt

Vicia Faba. VD. 25 Tage, Pflanze normal; die Mehrzahl der Spaltöffnungen ist abnorm, Ergebnis positiv

$MgSO_4$; Lsg. 1 : 1000. - *Pisum sativum* VD. 20 Tage; Ergebnis positiv.

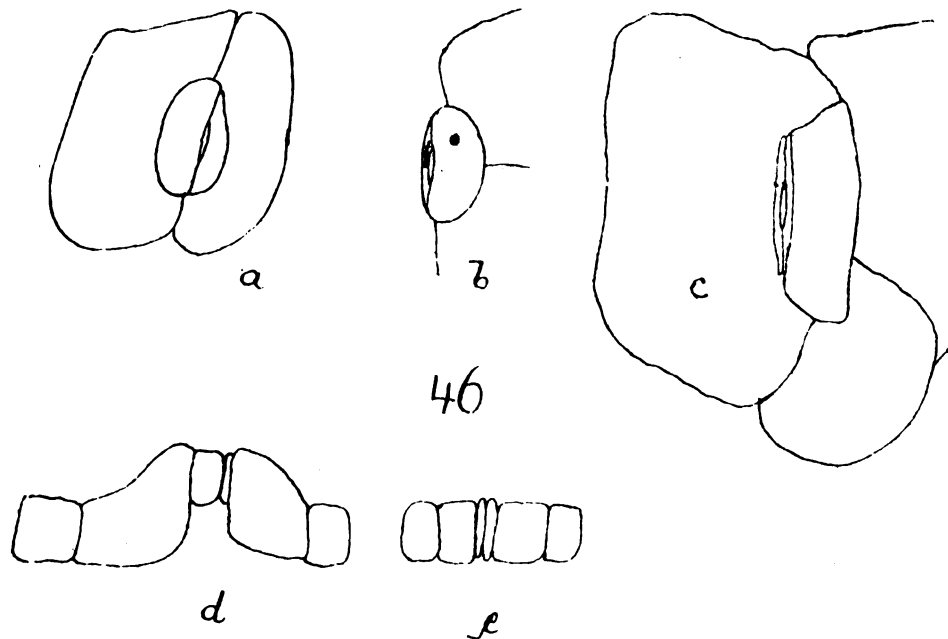


Fig. 46. *Phaseolus multiflorus*. ($MnSO_4$, Lsg. 1 : 1000)

47 b. - Dass es die Konzentration der Lösung ist, die auf die Blättgestaltung Einfluss hat, zeigt sich, wenn man eine schwache Lösung, 1 : 100, nimmt. Hier bleiben die Fiederblättchen gleich gross und auch die Spaltöffnungen sind wenig beeinflusst. Auf dem kleinen Blättchen Fig. 47 b treten nun auffallend viele Doppelt- und Dreifachbildungen in der verschiedensten Lage zu einander auf. (Fig. c - h). Auf dem gleichen Blatt kommen aber auch Spaltöffnungen vor, die 1 oder 2 Schliesszellen rückgebildet haben. Über die Entstehung der Zwillinge und Drillinge geben die Figuren i und k Aufschluss. Die Linie 1 1, 2 2 bedeutet die erste bzw. die zweite Teilungswand. Dabei ist zu bemerken, dass der Teilungsmodus hier bei diesen abnormen Formen sich nicht an das gewöhnliche Schema der Papilionaceen hält, welches zwei zum Spalt parallele Schliesszellen verlangt. Diese Mehrfachbildungen wurden an mehreren Pflanzen gefunden; je kleiner und missgestalteter das Blatt ist, umso häufiger treten sie auf.

Bei einer Wiederholung des Versuchs (Versuchsdauer 10 Tage) zeigt sich wieder die verschieden grosse Entwicklung der Fiederblättchen; auf der Spreite kommen diesmal nur Doppelbildungen vor, und zwar weniger zahlreich als beim ersten Versuch. Womit dieser Unterschied begründet ist, lässt sich schwer sagen. Vielleicht spielt bei den Versuchen das mit, dass der erste bei Beginn der Vegetationsperiode, Anfang April, gemacht wurde, der zweite dagegen im Herbst, Anfang Oktober, und hier die Pflanzen vielleicht nicht mehr so reaktionsfähig waren wie im Frühjahr.

Um zu sehen, ob nicht etwa bloss die mechanische Reizung des Gewebes durch das Bestreichen mit dem Pinsel die Mehrfachbildung hervorruft, wurden *Pisum*-Pflanzen nur mit destilliertem Wasser bestrichen. VD. 10 Tage. Es zeigte sich, dass vereinzelt Doppelbildungen auftraten, jedoch im Vergleich zu der obigen Zahl sehr wenige. Den Hauptreiz übt demnach die chemische Beschaffenheit der Flüssigkeit aus.

Vicia Faba. VD. 30 Tage. Ergebnis positiv. Spaltöffnungs-Schliesszellen reduziert.

Phaseolus multiflorus. VD. 15 Tage; Ergebnis positiv, aber sehr gering.

$MgSO_4$; sehr konzentrierte, fast gesättigte Lösung.

Taraxacum officin. VD. 8 Tage. Erg. positiv.

Pisum sativum. (Fig. 47). VD. 18 Tage.

Hier hat sich nun eine besondere Wirkung gezeigt. Durch die Behandlung wurde einmal die Blattform beeinflusst, indem sich die einzelnen Blättfiedern verschieden gross ausbildeten; es wurde das eine sehr klein, das andere sehr gross, Fig. 47 a (normal) u.

$\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$. - Lsg. 1 : 1000. - *Pisum sativum*. VD. 30 Tage, Kümmerpflanzen 5 - 7 cm hoch. - Schliesszellen meist nur schwach eingedrückt. Ergebnis negativ.

Phaseolus multiflorus. - VD. 11 Tage, Kümmerpflanzen. - Viele Spaltöffnungs-Mutterzellen. Ergebnis negativ.

Vicia Faba. - VD. 25 Tage, Kümmerpflanzen. - Ergebnis positiv. Die abnormen Spaltöffnungen waren bei einer Pflanze in Überzahl über die normalen.

$\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$. - B. - K. 1 : 400.

Taraxacum officinale. VD. 12 Tage. Ein Teil der Blätter starb ab, Ergebnis positiv.

KH_2PO_4 . - Lsg. K. 1 : 100. - *Taraxacum officinale*. Hier kam eine andere Versuchsanordnung in Anwendung. Die Wurzel wurde hoch oben abgeschnitten; ebenso wurden die Blätter bis auf d. jüngsten entfernt. Der Stumpf wurde in die Lösung gesteckt und in feuchter Kammer gehalten. Die Bl. wuchsen sehr gut; die Spaltöffnungen waren alle normal. Ergebnis negativ.

Pepton. - B. - K. 1 : 100. - *Taraxacum officinale*. VD. 9 Tage. Ergebnis positiv. Im Durchschnitt treffen auf 5,1 normale Spaltöffnungen 1,0 mit einer und 2,0 mit beiden zusammengedrückten Schliesszellen. Das sind fast 20% (19,6%) Spaltöffnungen mit einer und fast 40% (39,2%) mit beiden umgebildeten Schlz. Zusammen wurde also über die Hälfte

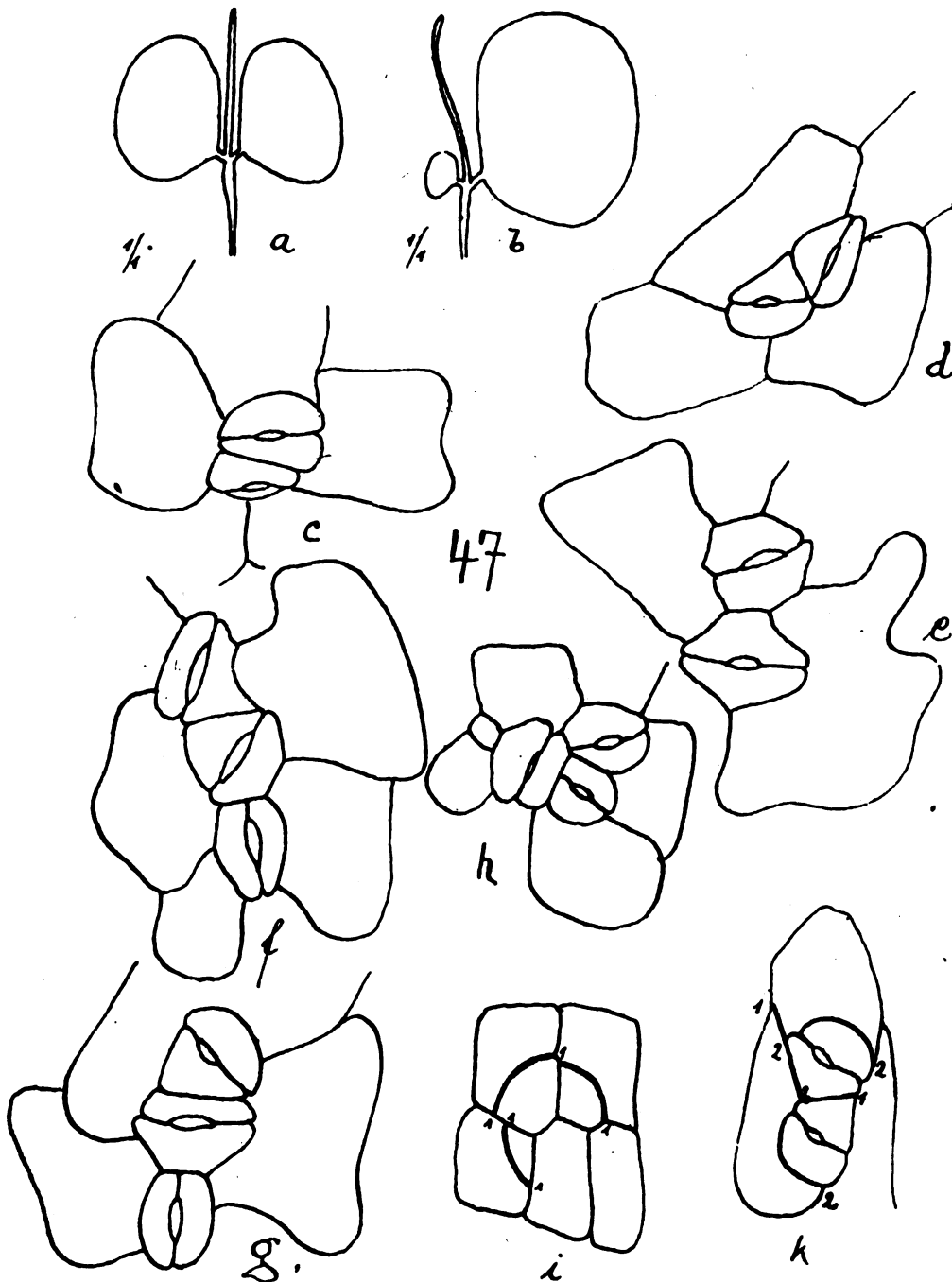


Fig. 47. *Pisum sativum*.

abnorm ausgebildet.

Glycerin. - B. - *Taraxacum officinale*. - VD. 8 Tage. Ergebnis negativ.

Traubenzucker. - B. - *Taraxacum officinale*. - VD. 8 Tage. Ergebnis negativ.

Traubenzucker. - Lsg. - (Die Einwirkung niederer Organismen wurde nicht ausgeschlossen.) - *Pisum sativum*. - VD. 11 Tage. Ergebnis negativ.

Phaseolus multiflor. Hier hat sich ein interessantes Ergebnis gezeigt: die Pflanzen wuchsen vom 14. IV. an in einer Traubenzuckerlösung unbekannter Konzentration. Sie hatten normales Aussehen. Eine Untersuchung jeweils der ersten Blätter ergab am 25. IV., also nach 11 Tagen, ein negatives Resultat: Spaltöffnungen alle normal, es kamen jedoch auffallend viele Spaltöffnungs-Mutterzellen vor.

Ein Teil dieser Versuchspflanzen wurde nun in gewöhnlichen Boden gepflanzt, während der andere in der Lösung blieb. Am 12. V. wurden sowohl die Pflanzen der Lösung wie auch die im Boden untersucht. Die ersten sind gut weiter gewachsen u. hatten eine Höhe von 29 cm erreicht (von der Ansatzstelle der Kotyledonen an gerechnet). Die Blätter sind doppelt so lang geworden (am 24. IV.: 3 cm und 2,8 cm lang, am 12. V.: 6,5 und 5,3 cm lang). Spaltöffnungs-Mutterzellen kommen keine mehr vor. Es traten zahlreiche abnorme Formen auf; auf den Folgeblättern dagegen waren die Spaltöffnungen alle normal.

Die andern Pflanzen, die am 25. IV. in den Boden versetzt wurden, hatten am 12. V. eine Höhe von 43,5 cm von den Kotyledonen an gerechnet erreicht. Das Primärblatt hat sich wenig mehr vergrößert, die Spaltöffnungen auf diesem Blatt sind alle normal; Mutterzellen kommen keine mehr vor.

Damit ist erwiesen, dass die abnormen Spaltöffnungen nur durch die veränderten Lebensverhältnisse bedingt werden, wie sie durch das Wachsen in einer, durch niedere Organismen veränderten Traubenzuckerlösung gegeben sind.

Beachtenswert sind vielleicht zwei Messungen, die an der Traubenzuckerpflanze und an der Bodenpflanze gemacht wurden. Beide male wurde die Zahl der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen gezählt, die sich auf der Unterseite der Primärblätter auf der gleichen Flächeneinheit befanden. Bei der Pflanze in der Lösung wurde eine Durchschnittszahl von 16,1 Epidermiszellen und 4,2 Spaltöffnungen auf die Einheit berechnet, es treffen also auf 10 Epidermiszellen 2,8 Spaltöffnungen. Bei der Pflanze im Boden treffen 9,5 Epidermiszellen und 2,8 Spaltöffnungen auf die Einheit, auf 10 Epidermiszellen demnach 2,9 Spaltöffnungen. Das Auffallende an der Sache ist nun, dass die Zahl der Spaltöffnungen für eine bestimmte Anzahl von Epidermiszellen anscheinend hier konstant ist.

Chloralhydrat. - B. - *Taraxacum officinale*. - K. 1 : 100. - VD. 9 Tage. - Wenige Formen abnorm, Ergebnis negativ.

Chloralhydrat. - Lsg. - K. 1 : 500. - *Vicia Faba*. - VD. 20 Tage. - Kümmerpflanzen. Ergebnis negativ.

Auch bei *Taraxacum* wurden, um nochmals die Frage zu prüfen, ob nicht doch der mechanische Reiz die Verkümmerung der Spaltöffnungen hervorruft, die Blätter mit destilliertem Wasser bestrichen. VD. 11 Tage. Die Spaltöffnungen sind alle normal, ganz vereinzelt erscheint eine Spaltöffnung, deren Schliesszellen zusammengedrückt sind, was man schliesslich den Spuren von Kupfer, die im destillierten Wasser enthalten sind, zuschreiben kann. Nach den obigen Resultaten würde dies Ergebnis als negativ betrachtet worden sein. - Es kommt also bei der Ausbildung abnormer Spaltöffnungen allein auf die Lösung an, mit der die Blätter bestrichen werden.

Weiterhin wurde untersucht, ob nicht schon durch das Wachsen als Wasserkultur die abnormen Spaltöffnungen auftreten können. Dies ist nicht der Fall. *Vicia Faba* wurde in gewöhnlichem Leitungswasser 20 Tage kultiviert. Die Pflanzen wuchsen gut und erreichten eine Höhe von 15 - 20 cm; das 4. und 5. Blattpaar wurde entwickelt. Weder auf Ober- noch auf Unterseite waren rückgebildete Formen zu sehen.

Endlich war noch zu entscheiden, ob etwa das Anion oder das Kation der Lösung die Wirkung auf die Spaltöffnungen ausübe; zu diesem Zwecke wurden *Phaseolus* und *Pisum* in einer sehr stark verdünnten Schwefelsäurelösung ca. 1 : 1000 kultiviert. VD. 14 Tage. Die Pflanzen blieben kümmerlich; die Spaltöffnungen sind alle normal. Bei *Phaseolus* kommen zahlreiche Spaltöffnungs-Mutterzellen vor, was bei *Pisum* nicht der Fall ist. Hier wurden auch keine abnormen Formen gesehen; einige wenige Schl. waren schwach eingedrückt. Bei *Phaseolus* zeigten sich ganz vereinzelt Spaltöffnungen, deren eine Schliesszelle zusammengedrückt ist. Ergebnisse in beiden Fällen

negativ.

Mir erscheint daher die Annahme berechtigt, dass es allein die Kationen, also Mg^{++} , Ni^{++} , Mn^{++} , etc. sind, welche die Wirkung auf die Spaltöffnungen ausüben, sowohl wenn die Pflanzen in Lösung wachsen, als auch wenn man sie damit bestreicht.

Wie diese Ionen nun wirken, ist unklar; sie könnten schädigend auf die Schlz. wirken, demgegenüber steht aber eine Angabe KINDERMANNs (70), die den Schliesszellen eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen die schädlichen Einflüsse von HCl , H_2SO_4 , HNO_3 , Acetaten, Oxalaten, Äther etc. zuspricht. Sie bleiben gegen diese Einwirkungen länger am Leben als die übrigen Epidermiszellen.

Es könnten durch die Ionen die osmotischen Verhältnisse, die zwischen Schlz. und Nebenzellen, bzw. Epidermiszellen bestehen, gestört werden und zwar in der Art, dass die an die Schliesszellen angrenzenden Zellen einen höheren osmotischen Druck bekommen; ob dies dadurch geschieht, dass der bestehende Druck der Epidermiszellen erhöht wird, oder der von den Schliesszellen erniedrigt, lässt sich nicht sagen. Jedenfalls kann aber die Epidermiszelle den angrenzenden Teil der Schliesszelle ± stark, selbst bis zur Unkenntlichkeit, zusammendrücken. KUHLEBRODT (71) ist der Auffassung, dass die Fehlbildungen der Spaltöffnungen, wie sie am Sporophyten der Moose und an Blattoorganen der Phanerogamen in vollkommen übereinstimmender Form auftreten, auf gleiche Ursachen zurückzuführen seien, nämlich auf die mit zunehmender Heterotrophie verbundene Reduktion des Assimilationssystems. Er kennt nur die abnormen Spaltöffnungen, wie sie GERTZ (72) für die Blattoorgane in der Blütenregion beschrieben hat und kann daher bis zu einem gewissen Grade berechtigt von Heterotrophie bei Phanerogamen reden. Von solcher Heterotrophie kann aber bei meinen Versuchspflanzen nicht die Rede sein. Da die experimentelle Untersuchung schon längst abgeschlossen war, als mir die Arbeit KUHLEBRODTs bekannt wurde, konnte daher auch folgender Satz nicht mehr nachgeprüft werden: "Bei beiden (gemeint: Phanerogamen und Moosen, Verf.) besteht zwischen der Ausbildung des Assimilationssystems und in dem Masse, in dem die Spaltöffnungen fehlgebildet sind, eine deutliche Beziehung. Die Fehlbildung tritt um so zahlreicher auf, je spärlicher das Assimilationsparenchym entwickelt ist" (73). Eine gewisse Stütze findet dieser Satz darin, dass solche abnormen Spaltöffnungen auch an alten Blättern und an alten Kötyledonen gefunden wurden. Bei beiden ist es möglich, dass das Assimilationsgewebe nicht mehr vollkommen funktionsfähig war.

Doch möchte ich vorerst eine Erklärung oben beschriebener abnormer Spaltöffnungs-Formen in der Richtung suchen, dass durch die Wirkung der verschiedenen Kationen die osmotischen Beziehungen, die zwischen den Schliesszellen und Epidermiszellen in irgend welcher Weise bestehen, gestört werden. Ein sicherer Nachweis solcher Störungen mag späterer Untersuchung vorbehalten sein.

Die gleichen oben beschriebenen Spaltöffnungs-Abnormitäten wurden auch bei der dritten Versuchsreihe erzielt. Es wurden Pflanzen kürzere oder längere Zeit ätherisiert oder chloroformiert.

1. Versuch. *Taraxacum officinale*. - VD. 6 Tage. - (Fig. 48, a normal, b - d anomal). - Die Pflanzen wurden in der Zeit vom 14. VII. bis 20. VII. mit Unter-

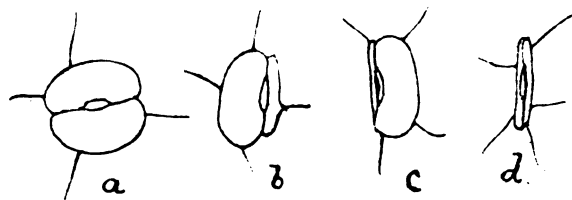


Fig. 48. *Taraxacum officinale*.

brechungen 48 Stunden ätherisiert; dies wurde in der Art gemacht, dass unter einer luftdicht schliessenden Glasglocke zu dem Topf ein Wattebausch gelegt wurde, der mit einigen Tropfen Äthyläther getränkt war. Man darf nur ganz wenig Äther nehmen, da eine grössere Menge auch bei ganz kurzer Einwirkung tödlich wirkt; schwache Konzentrationen werden länger ausgehalten. Ergebnis

positiv; zahlreiche Spaltöffnungs-Formen, bei denen die Schliesszellen zusammengedrückt waren.

2. Versuch. *Taraxacum officinale*. - VD. 7 Tage. Dauer des Ätherisierens 5 St.

Ergebnis positiv. Wie gross der Einfluss auf die Spaltöffnungen war, ergibt sich aus folgenden Zahlen: Es kommen durchschnittlich 23% Spaltöffnungen vor, deren eine Schliesszelle zusammengedrückt ist und 36% mit beiden zusammengedrückten Schlz. Auch die Zahl scheint sich bedeutend vermehrt zu haben: auf 10 Epidermiszellen treffen normalerweise 2,3 Spaltöffnungen, bei den Ätherisierten jedoch 4,2.

3. Versuch. - Das gleiche positive Ergebnis zeigt sich auch, wenn man statt Äther Chloroform anwendet. - *Taraxacum officinale*. - Versuchsdauer 6 Tage in der Zeit vom 14. VII. bis 20. VII. mit Unterbrechung 48 Stunden lang einer sehr schwachen Chloroformlösung ausgesetzt. Zahlreiche abnorme Formen.

Negative Resultate ergaben sich bei Ätherisierung von *Phaseolus multiflorus*.
Einwirkung 2 Stunden

Bei Chloroformierung bei:

Taraxacum officinale VD. 5 Tage; 45 Minuten in Chloroform; die alten Blätter sterben ab.

Sempervivum tector. " 4 Tage; 48 Stunden in Chloroform (schwach!); die alten Blätter sterben ab, die jungen bleiben jedoch frisch.

Crassula portulacaoides. VD. 4 Tage; 24 Stunden in Chloroform (schwach).

Eine 30 Minuten lange Einwirkung von sehr verdünnten NH_4 -Dämpfen hatte die Folge, dass die alten Blätter von *Taraxacum officinale* abstarben; die während der Versuchszeit sich entwickelnden jungen Blätter zeigten keine Reaktion. Versuchsdauer: 7 Tage.

Es ist wohl anzunehmen, dass es auch hier Änderungen in den osmotischen Verhältnissen sind, welche die rückgebildeten Spaltöffnungen bedingen.

EINWIRKUNG VON DUNKELHEIT UND FEUCHTIGKEIT AUF DIE AUSBILDUNG DER SPALTÖFFNUNGEN.

a. Dunkelheit.

Über die Wirkung, welche die Dunkelheit und die Transpirationserniedrigung auf die Spaltöffnungen ausübt, haben wir jetzt schon mehrfach Gelegenheit gehabt zu sprechen. Ich erinnere an die etioliierten Blätter von *Aloe arborescens*, *Picea excelsa* und *P. alpestris*, an die etioliierten Sprosse von *Clematis afoliata* und *Opuntia spec.* Überall haben wir gesehen, dass die Spaltöffnungen bedeutend weniger verdickt waren als die normalen; das gleiche war bei der Epidermis-Aussenseite der Fall. Auch die Lage der Spaltöffnungen inbezug auf die Epidermis konnte geändert sein. Was die Einzelheiten betrifft, verweise ich auf die oben gegebenen Abbildungen und deren genaue Beschreibung.

b. Feuchtigkeit.

Versuche mit Feuchtkultur und maximaler Temperatur hat GERTZ (74) mit Keimlingen von *Secale cereale*, *Avena sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*, *Cucurbita Pepo* und *Luffa cylindrica* gemacht. Seine Ergebnisse fasst er in den Sätzen zusammen: Die Feuchtwarmkultur bewirkt, was die Spaltöffnungen anbetrifft, Anomalien verschiedener Art: 1. Abnorme Streckung der Schliesszellen, die zur Reduktion oder zum Verschwinden der Spalte führen (*Secale cereale*, *Avena sativa*).

2. Abnorme Entwicklung der Stomaspalte in d. Quere (*Phaseolus multiflorus*).

3. Umbildung der Stomaspalte zu zwei voneinander abgegrenzten Interzellularräumen infolge des vermehrten Turgordruckes der Schliesszellen, welche sich abnorm krümmen und an den untern Enden einander berühren (*Phaseolus multiflorus*).

4. Asymmetrie infolge seitlicher Verschiebung der Schliesszellen (*Secale cereale*, *Avena sativa*, *Cucurbita Pepo*).

5. Verschwinden der Stomaspalte (*Avena sativa*, *Cucurbita Pepo*).

6. Septierung der einen oder beider Schliesszellen durch Bildung von Querwänden (*Cucurbita Pepo*, *Luffa cylindrica*).

7. Abnorme Vergrösserung der Atemhöhle, welche die Form eines Drüsenkanals

annimmt (*Phaseolus multiflorus*).

Als Ursache dieser Anomalien nimmt GERTZ einen Reiz durch Narkotica an. Dem gegenüber wäre anzuführen, dass bei den Versuchen mit Äther und Chloroform keine solchen Formen entstanden.

Auch uns hat die Frage beschäftigt, wie sich Spaltöffnungen verhalten, wenn

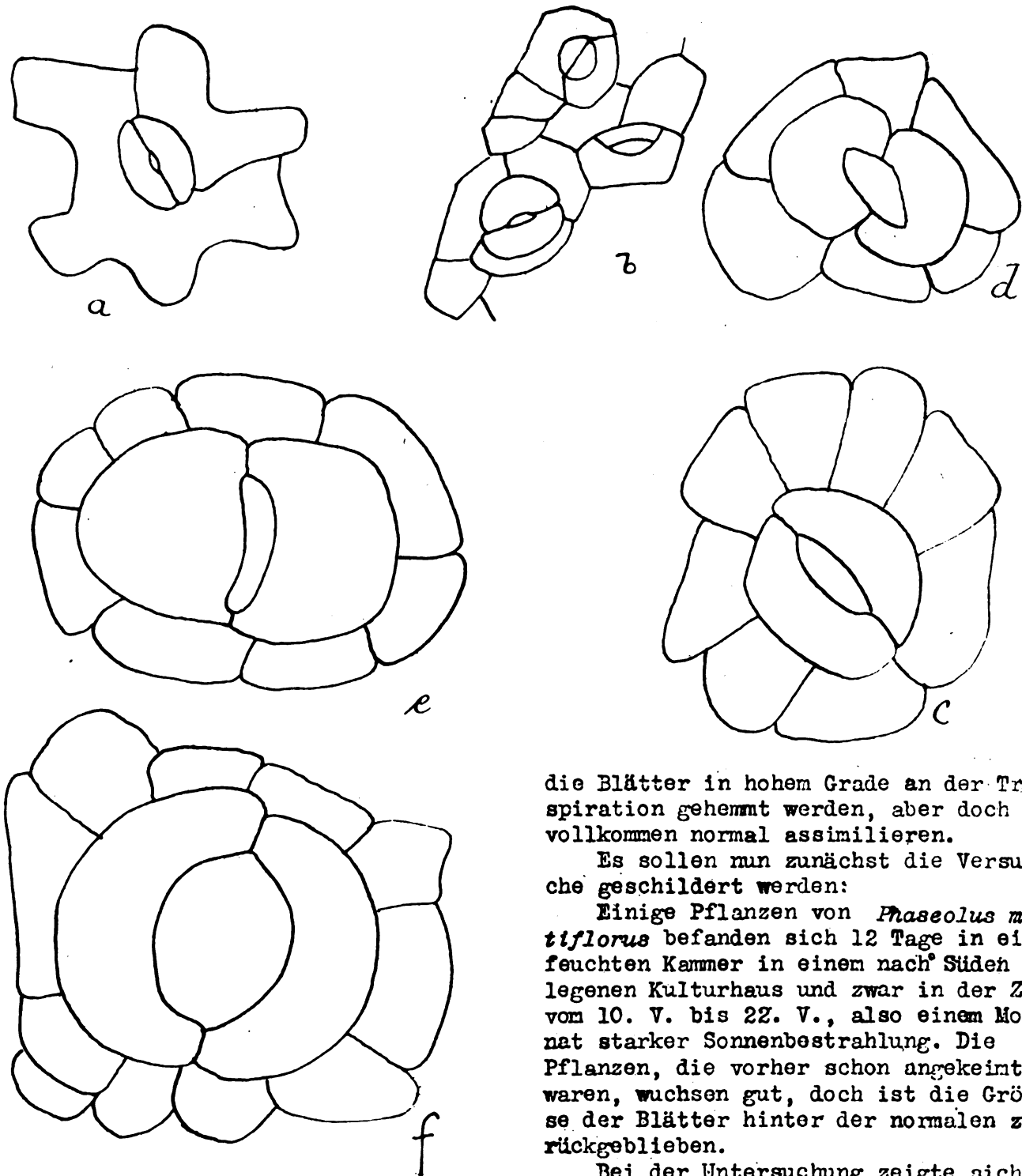


Fig. 49. *Phaseolus multiflorus*. a, normale, b. etiolierte, c. Feucht-Kult. d - f etiolierte und feuchte Kultur.

solche, die man als Riesen bezeichnen könnte (Fig. 49; c). Alle Spalten sind weit geöffnet, oft zeigen sie eine fast kreisrunde "Spalte". Trotzdem sind sie

die Blätter in hohem Grade an der Transpiration gehemmt werden, aber doch vollkommen normal assimilieren.

Es sollen nun zunächst die Versuche geschildert werden:

Einige Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* befanden sich 12 Tage in einer feuchten Kammer in einem nach Süden gelegenen Kulturhaus und zwar in der Zeit vom 10. V. bis 22. V., also einem Monat starker Sonnenbestrahlung. Die Pflanzen, die vorher schon angekeimt waren, wuchsen gut, doch ist die Grösse der Blätter hinter der normalen zurückgeblieben.

Bei der Untersuchung zeigte sich, dass die Grösse der Spaltöffnungen im Flächenbild innerhalb weiter Grenzen schwankte; es kommen vollkommen normale Spaltöffnungen vor, dann aber auch

alle Luftspalten, wenn auch ihre Verschlussfähigkeit weit variiert. So können die Riesenspalten bei Plasmolyse mit KNO_3 ihre Öffnungen nurmehr zum teil schliessen. Tropfenausscheidung habe ich nicht bemerken können. Es kommen auch häufig Zwillinge vor.

Auf dem Querschnitt (Fig. 50 a) kann man die Grösse der Spaltöffnungen an dem weiten Abstand der Schliesszellen erkennen; meist liegen sie in der Ebene der Epidermiszellen, doch kommen auch Formen vor, und das scheinen gerade die grossen Spalten zu sein, bei denen die Epidermiszellen aufgebogen sind.

Ebenfalls 12 Tage waren *Viola Faba*-Exemplare den gleichen Bedingungen ausgesetzt. Die Spaltöffnungen waren fast alle grösser als normal. Der Grössenunterschied ist nicht so beträchtlich wie bei *Phaseolus multiflorus*, doch betrifft er hier sämtliche Spaltöffnungen, während es bei *Phaseolus* nur einzelne abnorm grosse Formen gegeben hat.

Auch bei *Pisum sativum* hat die Feuchtkultur die Spaltöffnungen in der überwiegenden Mehrzahl beträchtlich vergrössert. Sie sind alle funktionsfähig, wie die Plasmolyse mit KNO_3 zeigte.

Taraxacum officinale wurde ebenfalls 12 Tage lang in feuchter Kammer gehalten. Die Spaltöffnungen der Blätter, die in der feuchten Luft gebildet wurden, sind alle grösser als normal, und zwar, wie eine Messung ergab, durchschnittlich um ein Drittel ihrer normalen Länge. Wie Messungen der Epidermiszellen zeigten, sind aber diese bei Feuchtkultur auch um ungefähr $\frac{1}{3}$ ihrer normalen Länge grösser geworden. Hier hängt also die Grösse der Epidermiszellen und die der Spaltöffnungen eng miteinander zusammen. Bei *Phaseolus* kann dies nicht der Fall sein, da sowohl kleine wie grosse Spaltöffnungen zu gleicher Zeit vorkommen (75).

Ein Versuch, der zeigen sollte, wie sich die Spaltöffnungen von *Taraxacum* gegen extrem trockene Luft verhalten (Glasglocke mit Calciumchlorid trocken gehalten) hatte kein Ergebnis, da die

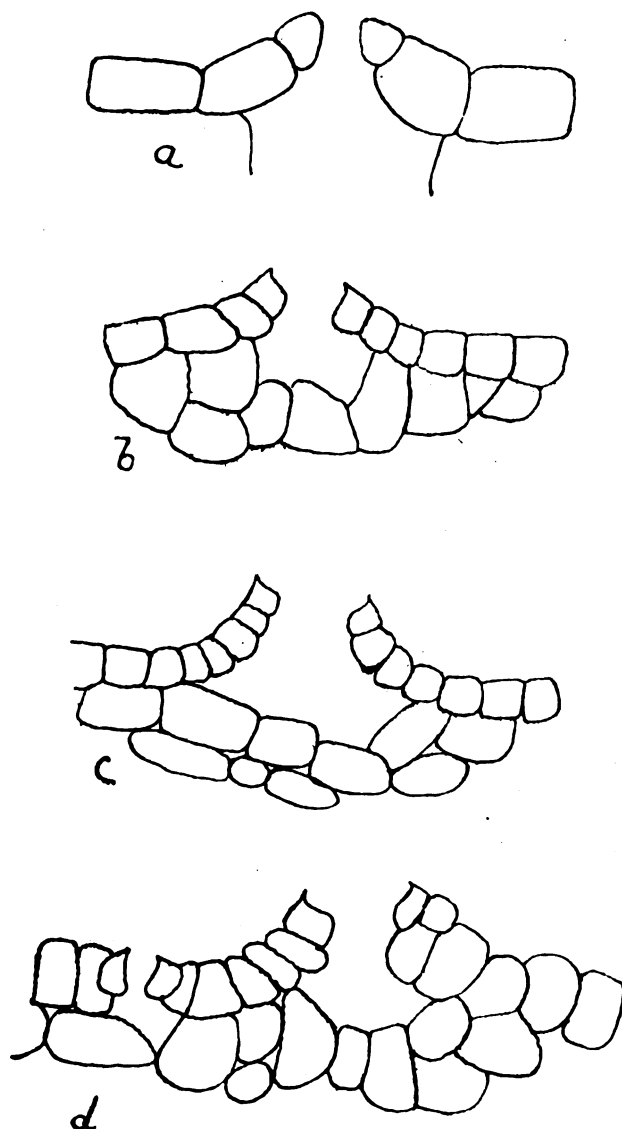


Fig. 50. *Phaseolus multiflorus*.
a. Feuchte, b. etiolierte Kultur. c
- d. etiolierte und feuchte Kultur.
360 : 1.

Versuchspflanzen die Trockenheit, auch wenn man den Versuch unterbrach, nicht aushielten.

Sithapis alba. - Die Pflanzen wurden vom Samen aus in einer feuchten Kammer gezogen. Die Versuchsdauer war bis zur ersten Untersuchung 15 Tage, bis zur zweiten 26 Tage. Es wurden nur die Kotyledonen eingehender untersucht. - Die Spaltöffnungen sind ihrer Grösse und Zahl nach beeinflusst worden; es treffen auf je 10 Epidermiszellen des Kotyledo im Durchschnitt bei normalen Pflanzen 4,1 Spaltöffnungen, bei den in feuchter Kammer wachsenden 6,5. Auch die Länge ist verschieden. Die normalen sind durchschnittlich 26,46 μ lang, bei Beeinflussung 33,2 μ .

Bei der zweiten Untersuchung nach 26 Tagen Versuchsdauer war die Zahl und die

Länge der Spaltöffnungen im wesentlichen die gleiche geblieben; es hat sich aber gezeigt, dass die kleinen Spaltöffnungen, die nach 15 Tagen Versuchsdauer noch zahlreich zu sehen waren, alle zu grossen herangewachsen waren. Wie auf Querschnitten zu sehen ist, macht sich eine Verringerung der Verdickung sowohl der Epidermis-Zellwände wie auch die der Schliesszellen bemerkbar. Das gilt für Kotyledo und Primärblatt, nicht aber für die Sprossaxe. Hier ist die Verdickung im grossen und ganzen die gleiche geblieben.

Bei *Sempervivum rubicundum* trat in der Zahl der Spaltöffnungen bei Feuchtkultur eine bedeutende Vermehrung ein. Normal treffen auf 10 Epidermiszellen durchschnittlich 0,75, bei Feuchtkultur dagegen 2,04 Spaltöffnungen. Die Grösse der Spaltöffnungen ist nicht sehr verändert worden, sie sind normal 19,16 μ , bei Feuchtkultur 20,42 μ lang. Dagegen ist die Grösse der Epidermiszellen sehr verändert: normal 31,08 μ , Feuchtkultur 55,65 μ .

Es wurde schliesslich noch eine *Tradescantia*-Art in die feuchte Kammer gebracht, eine Pflanze, die an und für sich schon in feuchter Atmosphäre wächst; wie zu erwarten war, hat sich hier nach einer Versuchsdauer von 12 Tagen keine Einwirkung der Luftfeuchtigkeit gezeigt.

Ebenso ergab die Feuchtkultur von *Zea Mays* ein negatives Resultat.

c. Feuchtigkeit verbunden mit Dunkelheit.

In einer weiteren Versuchsreihe wurde Feuchtigkeit mit Etiollement verbunden.

Samen von *Phaseolus multiflorus* wurden in feuchter Kammer und im Dunkeln keimen gelassen. Versuchsdauer bei 2 Versuchen je 35 Tage. — Die Pflanzen wuchsen gut, zeigten aber natürlich die bekannten Etiolierungserscheinungen. Das Ergebnis war in beiden Fällen das nämliche. Die Spaltöffnungen sind auf der Unterseite des Primärblattes z.T. riesengross (Fig. 49, d, e, f). Doch kommen neben diesen extrem grossen Formen oft in demselben Gesichtsfeld noch Spaltöffnungen vor, die in der Entwicklung begriffen sind. Trotz der Grösse der Spaltöffnungen sind die Epidermiszellen klein geblieben. Obwohl diese Riesen-Spaltöffnungen sehr an Wasserspalten erinnern, dienen sie doch dem Luft-Austausch; in gewissen Grenzen sind sie sogar noch beweglich, doch nimmt diese Beweglichkeit mit zunehmender Grösse ab. Auf der Sprossaxe sind die Spaltöffnungen spärlich; sie sind mehr oder weniger normal, oft etwas grösser, aber Riesenformen kommen nicht vor.

Auf dem Blatt-Querschnitt ergeben sich recht eigenartige Bilder (Fig. 50 c, d). Die Emporhebung der Spaltöffnungen, die, wie wir gesehen haben, bei der Feuchtkultur im Licht schon angedeutet war (Fig. 50 a) und die, wie weiter unten noch gezeigt werden soll, bei einer Kultur im Dunkeln ohne Feuchtigkeit noch verstärkt wird (Fig. 50 b), wird jetzt in ganz erheblichem Masse gesteigert. Neben Spaltöffnungen, die normal in der Ebene der Epidermis liegen, kommen solche vor, die sich hoch über diese emporheben (Fig. 50 c, d); die anschliessenden Zellen machen dieses Vorwölben mit. Zwischen den beiden extremen Fällen kann man alle Übergänge finden. Dieses gleichsam gewaltsame Hinausrücken aus der Epidermis-Ebene kommt nur auf der Unterseite vor; oberseits wurde nichts bemerkt. Auffallend ist, dass es Spaltöffnungen gibt, die hoch über der Epidermis-Ebene liegen und gleich daneben solche, die sich in der Ebene der Epidermis befinden (Fig. 50 d). Man kann diese Erscheinung so erklären, dass erstere zu einer Zeit angelegt werden, in der die Epidermiszellen noch wachstumsfähig sind. Auch durch die Bedingungen, die im Blatt herrschen, hoher Druck, werden die Epidermiszellen zu erhöhtem Wachstum angeregt; warum dieses Wachstum aber gerade an der Stelle der Spaltöffnungen besonders stark ist, wäre noch zu untersuchen.

Dass auf der Oberseite keine Aufwölbungen vorkommen, kann man sich in gleicher Weise dadurch erklären, dass die Spaltöffnungen hier später angelegt werden, zu einer Zeit, in der die Epidermiszellen nicht mehr wachstumsfähig sind (76).

Zum Vergleich mit diesen beiden Feuchtkulturen, eine im Licht, eine im Dunkeln, wurden *Phaseolus*-Pflanzen nur im Dunkeln wachsen gelassen. Versuchsdauer 35 Tage. Die Spaltöffnungen waren auf der Unterseite der Primärblätter ziemlich normal, zum Teil etwas grösser (Fig. 49 b). Spaltöffnungs-Mutterzellen kommen vor.

Die Spaltöffnungen sind zum teil über die Ebene der Epidermis emporgehoben (Fig. 50 b). - In allen diesen Fällen kamen nur die Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* zur Untersuchung.

Um zu sehen, wie eine vollständige Hemmung jeder Transpiration wirkt, wurde eine Topfpflanze von *Saxifraga aizoon* unter Wasser gesetzt. Die alten Blätter faulten bald. Die jungen dagegen hielten die Behandlung besser aus. Versuchsdauer 30 Tage. Die Spaltöffnungen (Fig. 51) haben nun bei diesen jungen Blättern ihre ursprüngliche Gestalt vollkommen geändert. Sowohl bei Epidermis-Wänden als auch bei den Schlz. ist die Verdickung verschwunden. Die Schliesszellen sind stark gegen die Aussenseite verlagert (Fig. 51 b). Und diese Verschiebung kann soweit gehen, dass die Schliesszellen letzten Endes auf die Epidermis-Oberseite zu liegen kommen. Wenn dieser Fall eingetreten ist, schliessen sich die beiden angrenzenden Nebenzellen unter ihnen fest zusammen, sodass man jetzt von einer Spaltöffnung überhaupt nicht mehr reden kann (Fig. 51 c). Es kommen alle Übergänge vor von der normalen Spaltöffnung bis zur letzt beschriebenen. Auch hier kommt diese Verlagerung nach der Oberseite hin dadurch zustande, dass die Epidermiszellen an der Unterseite stärker wachsen als an der Oberseite (77).

Bei einer Kultur, die im Dunkeln wuchs, war von einer solchen Verlagerung nichts zu bemerken. Die Spaltöffnungen hatten normales Aussehen, wenn ihre Gestalt auch bedeutend beeinflusst war. Die Epidermiswände u. Schliesszellen wiesen keine Verdickungen mehr auf. Die Vorderhörnchen sind viel kleiner als normal.

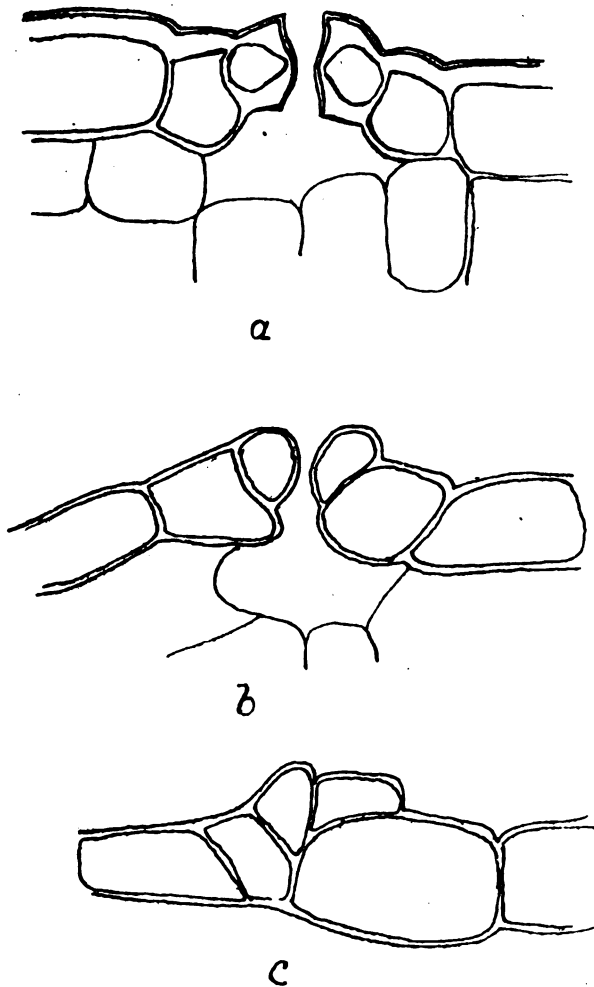


Fig. 51. *Saxifraga aizoon*. 700 : 1.
a normal, b, c Wasserkultur.

Zea Mays wurde bei maximaler Temperatur (40°) in feuchter Kammer gezogen. Diesen Versuch hat auch GERTZ gemacht. Seine Ergebnisse sind zu bestätigen. Die Spaltöffnungen (es wurden nur die der Coleoptile untersucht) können bis auf das Doppelte der normalen Grösse heranwachsen. Auch ist die Spalte stets abnorm geweitet, ebenso können die Nebenzellen veränderte Gestalt annehmen.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Es können pathologische Spaltöffnungs-Formen experimentell gezüchtet werden: a. "halbe" Spaltöffnungen; b. Zwillinge und Drillinge.
2. Dunkelheit beeinflusst die Grösse der Spaltöffnungen nicht oder nur wenig; dagegen wird die Verdickung gemindert und der Grad der Einsenkung geändert; auch können die Schliesszellen über die Epidermis-Ebene emporgehoben werden.
3. Feuchtkultur im Licht bewirkt eine Vergrösserung der Spaltöffnungen und ein Emporheben aus der Epidermis-Ebene.
4. Feuchtkultur im Dunkeln lässt Riesenspaltöffnungen entstehen, die hoch über die Epidermis emporgehoben werden können.

5. Kultur unter Wasser kann die Spaltöffnungen vollständig ausser Funktion setzen.

Bei Punkt 3, 4, 5 wird es der durch die gehemmte Transpiration gesteigerte Turgor der Schliesszellen und vielleicht auch der Nebenzellen sein, der das abnorme Wachstum bedingt.

EIN-BLATTKULTUREN.

Wenn wir von der gärtnerischen Vermehrung durch Stecklinge absehen, so wurden Versuche, isolierte Pflanzenteile zu kultivieren, schon mehrmals gemacht. HABERLANDT (78) hatte vor 20 Jahren isolierte Assimilationszellen verschiedener Pflanzen sowie die Schliesszellen der Spaltöffnungen einiger Pflanzen kultiviert. Die Zellen blieben lange am Leben und zeigten auch Wachstum; Niemals kam es zu Zellteilungen. RIEM (79) konnte isolierte Blätter zu einem Wachstum veranlassen und zwar bis zu 80% ihrer ursprünglichen Länge. Das Wachstum hörte jedoch nach einigen Tagen auf, ehe die Blätter die Grösse erreicht haben, die sie an der Mutterpflanze erreichen können. Solche Blätter können aber durch verschiedene Mittel wieder zu geringem Wachstum angeregt werden. LAMPRECHT (80) prüfte isolierte Gewebestücke auf ihre Fähigkeit, von neuem in Zellteilung einzutreten und kam zu dem Ergebnis, dass nur in dem Blatteil Zellteilung und Wundheilung eintritt, der ein Leitbündel besitzt. Sehr schöne Untersuchungen hat KOTTE (81) mit isoliertem Wurzel-Meristem ausgeführt; er kultivierte Wurzelstückchen mehrer Wochen lang auf künstlichen Nährböden und konnte sie zu normalem Wachstum bringen. Unabhängig von ihm stellte ROBBINS (82) die nämlichen Versuche an.

Meine Versuche verfolgten in erster Linie den Zweck, die Spaltöffnungs-Apparate zu beeinflussen; da sie noch weiter geführt werden, soll die folgende Mitteilung nur eine vorläufige sein.

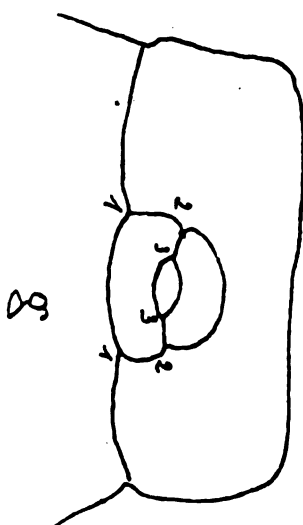
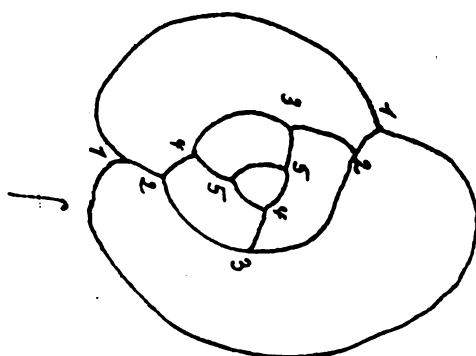
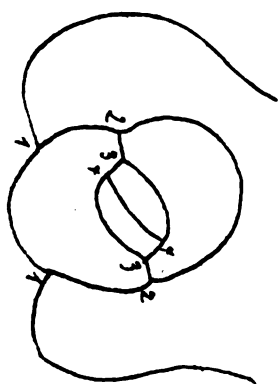
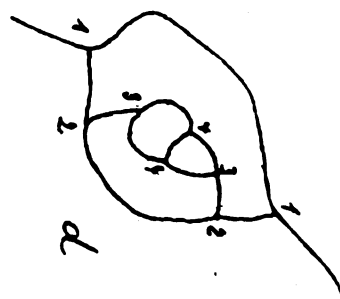
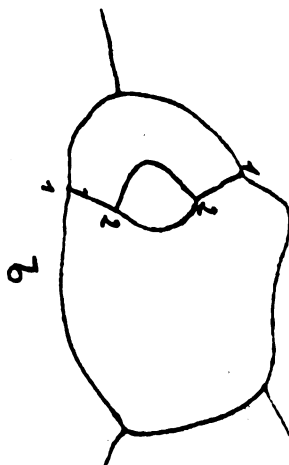
Es wurden Epidermisstücke, Gewebestücke und ganze Blätter in verschiedener Grösse isoliert zu kultivieren versucht und zwar einmal in feuchtem Sand, dann auf feuchtem Filtrierpapier, endlich auf künstlichen Nährböden. Letztere hatten verschiedene Zusammensetzung, ebenso wie auch Sand und Papier mit den verschiedensten Lösungen feucht gehalten wurden.

Als Versuchspflanzen diente in allen Fällen *Sempervivum hybridum*.

Epidermis- und Gewebestücke gingen bei Isolierung auf Sand und Fliesspapier bald ein; das gleiche taten auch die Blätter, wenn als Nahrungsmittel Glukose 5% und 2%, KNOP 0,2% verwendet wurden. Länger am Leben geblieben und anscheinend sogar gewachsen sind ganze Blätter, die auf Fliesspapier und Sand kultiviert wurden, die mit Leitungswasser ohne irgend welchen Zusatz befeuchtet waren. Es traten hier an den Wundstellen deutliche Zellteilungen auf. Für uns ist jedoch wichtig, dass die Spaltöffnungen unregelmässige Gestaltungsverhältnisse aufweisen. Nach SOLEREDER (83) ist für die Crassulaceen der Teilungsmodus der Spaltöffnungen charakteristisch: die Schliesszell-Paare werden von einem einfachen oder mehrfachen Gürtel aus 3 Nebenzellen umschlossen (Fig. 52 a). - Auch die Keimpflanzen von *Sempervivum tectorum* zeigen schon auf Ober- und Unterseite diesen ausgesprochenen Typus. Die Teilungen treten auch hier schon in ähnlicher Anzahl auf wie beim Folgeblatt, nämlich 4 - 5 bis es zur Bildung der Spalte kommt. - Dieser Teilungsmodus wurde nun mehrmals geändert.

Bei einer Kultur (Fliesspapier mit Wasser feucht gehalten) die 15 Tage alt war, und deren Blätter vollkommen normales Aussehen hatten, wurden des öfteren Spaltöffnungen angetroffen, deren Teilungen nicht nach 3 Seiten hingegangen waren, sondern nur nach 2; oder auch, wie es beim gleichen Blatt vorkam, erst nach 3, dann nach 2 Seiten (Fig. 52, b, c, f). Bei Fig. f sind die ersten 2 Teilungswände nach 2 Seiten gebildet, bei der dritten dagegen setzt die Spirale wieder ein. Bei Fig. d und e tritt die Spirale erst bei der 4. Wand auf.

Es ist zu bemerken, dass solche abnorme Teilungsformen nicht häufig sind; auf jeden Flächenschnitt treffen vielleicht 2 - 4. An normalen Blättern habe ich sie nie bemerken können, was aber die Möglichkeit ihres Vorkommens nicht ausschliesst, wenn man eine grössere Anzahl von Flächenschnitten untersucht.

Sempervivum hybridum.

52



Die aufeinander folgenden Teilungswände
sind in der entsprechenden Reihenfolge
mit 1 1, 2 2, etc. Kennzeichn. gem. sch.

In einer weiteren Versuchsanordnung kultivierte ich Gewebestücke und Blätter von *Sempervivum hybridum* auf Agar-Platten, denen organische und anorganische Nährstoffe in verschiedener Konzentration beigegeben waren. Als Nährsubstanzen wurden folgende verwendet: KNOPSche Nährlösung in Konzentration von 0,17% und 0,08%; PFEFFERSche Nährlösung in Konzentration 0,2%, Glukose, Pepton, Asparagin, Presssäfte von *Sempervivum hybridum* in verschiedenster Konzentration. Auch hier gingen die Gewebestücke bald ein, während die Blätter oft recht lange am Leben blieben, wenn die Kulturen von Bakterien und Pilzen freigehalten werden konnten. So ist eine Kultur vom 24. XI. 22. bis 22. I. 23. ohne jede Infektion geblieben und die Blätter haben normales Aussehen.

Bis jetzt konnte ich noch nicht feststellen, in welcher Weise die einzelnen Nährböden wirken. Fast auf jedem Blatt, das zur Untersuchung kam, konnte ich Spaltöffnungen sehen, die sich nach zwei Seiten geteilt haben. Immer aber, das möchte ich nochmals betonen, waren es auf einem Flächenschnitt nur wenige abnorme Formen. Einmal wurde eine Spaltöffnung gesehen, die sich ganz normal entwickelt hatte, doch sind die einzelnen Nebenzellen unregelmässig gewachsen.

Zu den Zeichnungen der Fig. 52 ist weiter nichts zu bemerken. Fig. a ist die normale Entstehungsweise, b - h sind solche Spaltöffnungen, wie sie sich auf den Blättern bei den Versuchen gefunden haben und zwar war es ganz gleich, ob diese auf Fliesspapier oder auf Agar gezogen wurden.

Durch das unregelmässige Wachstum der Nebenzellen, wie es Fig. h zeigt, sind wir auf eine Erscheinung gekommen, wie sie in etwas anderer Form auf den isolierten Gewebestücken, die auf Agar kultiviert wurden, häufig zu sehen ist. Die Nebenzellen zeigen hier nämlich Wachstumserscheinungen, die unter normalen Bedingungen meist nicht eintreten; sie werden allseits grösser und wölben sich manchmal in die angrenzenden Epidermiszellen vor.

Diese Untersuchungen sind noch zu wenig weit gediehen und die Ergebnisse noch zu wenig zahlreich, um allgemeine Schlüsse zu erlauben. Soviel glaube ich aber doch sagen zu dürfen:

1. Es ist sehr wahrscheinlich, einzelne Blätter getrennt von der Mutterpflanze längere Zeit am Leben zu erhalten.

2. Durch diese Isolierung scheinen im Blatt Unregelmässigkeiten ausgelöst zu werden, die auch darin ihren Ausdruck finden können, dass die Spaltöffnungen nach einer vom gewöhnlichen Teilungsmodus abweichenden Art gebildet werden.

Die letzte Ursache dieser abweichenden Entwicklung der Spaltöffnungen wird man aber erst dann nennen können, wenn man einmal zur Kenntnis gekommen ist, was es denn für ein Agens ist, das die Pflanze veranlasst, die Spaltöffnungen überhaupt anzulegen und dann in der für die Gattungen und Familien eigenen Art auszubilden. Ob man sich darunter etwa ein "Hormon" vorstellen mag oder nicht, ist gleichgültig. Jedenfalls ist es etwas für die einzelne Pflanze ganz spezifisches, das sie unter normalen Bedingungen veranlasst, die Teilungswände der Spaltöffnungen so und nur so aufeinander folgen zu lassen, wie es der Typus verlangt. Erst wenn diese normalen Bedingungen gestört werden, scheint auch das die Spaltöffnungen bedingende Agens seinen unbeschränkten Einfluss zu verlieren.

ALLGEMEINE ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen ist auf Kotyledo, Primärblatt und Folgeblatt die gleiche.
2. Die Verdickung der Schliesszellen nimmt vom Kotyledo über das Primärblatt zum Folgeblatt zu.
3. Ranken, Blattspindeln, Blattstiele und Sprossachsen haben xerophilere Spaltöffnungen als die Blätter.
4. Hochblätter und Fruchtblätter haben Spaltöffnungen, die denen der Jugendformen gleichen.
5. Die Spaltöffnungen lassen sich experimentell beeinflussen, und zwar:
 - a. kann die einfache Spaltöffnung der Jugendform an dem Folgeblatt wieder erhalten werden;

- b. ist die Grösse der Spaltöffnungen weitgehend zu ändern;
 - c. können pathologische Formen erzielt werden;
 - d. es ist ferner wahrscheinlich, dass die Zahl geändert werden kann;
 - e. es ist wahrscheinlich, dass der Teilungsmodus beeinflusst werden kann;
 - f. dagegen ist es, mit Ausnahme des Versuchs von GERTZ bei *Cucurbita* und *Luffa* bis jetzt nicht gelungen, geteilte Schliesszellen zu erhalten.
6. Es ist meiner Ansicht nach nicht berechtigt, den Spaltöffnungs-Apparat in phylogenetischer Beziehung weitgehend zu verwerten, da er zu sehr von äusseren Einflüssen abhängig ist.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Pflanzenphysiologischen Institut zu München ausgeführt. Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. GOEBEL meinen ehrerbietigen Dank auszusprechen für das warme Interesse, das er der Arbeit entgegenbrachte und für die zahlreichen Ratschläge, die er mir zuteil werden liess.

LITERATUR-VERWEISE UND ANMERKUNGEN.

- (1) KUMM, Zur Anatomie einiger Keimblätter. Diss. Breslau 1889. - (2) KLOTZ, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Keimblätter. Diss. Halle 1892. - (3) KAUFHOLZ, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Diss. Rostock 1888. - (4) PEE-LABY, Recherches sur l'anatomie comparée des Cotylédons et des feuilles des Dicotylédones. Toulouse 1892. - (5) RAMALEY, Anatomie of Cotyledons, Bot. Gaz. 1904, p. 388. - (6) ESPE, Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite. Diss. Göttingen 1914. - (7) DOSE, Beiträge zur Anatomie der Kottyledonen und Primärblätter. Diss. Göttingen 1911. - (8) PORSCHE, Der Spaltöffnungs-Apparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. - (9) HRYNIEWIECKI, Anatomische Studien über die Spaltöffnungen der Dikotylen, Cracovie, I. 1912, II. 1914. - (10) WARNCKE, Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. I (1912) - (11) SCHRAMM, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912. - (12) VOSS, Über die Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. Beih. Bot. Zentralbl. XXXIII (1917) p. 71. - (13) GERTZ, Studier öfver Klyföppninggarnas morfologi, in Act. Univers. Lund. XV (1919). - (14) GERTZ, Über septierte Stomazellen, in Ber. D. bot. Ges. 1919, p. 329, eine kurze Mitteilung, deren Inhalt in der Grossen Abhandlung (13) ebenfalls zu finden ist. - (15) MÜLLER, Beitr. z. vergl. Anatomie der Gattung Agave etc. in Bot. Ztg. 1909, p. 128. - (16) MENZ, Über die Spaltöffnungen einiger Xerophyten, in Sitzungsber. Akad. Wien 1910. - (17) GOEBEL, Organographie I, p. 398. - (18) GOEBEL, l.c. III.1., p. 1400 ff. - (19) GOEBEL, l.c. p. 1399. - (20) GOEBEL, l.c. p. 1401. - (21) Wenn KIRCHNER, Blütenpfl. p. 133, angibt, dass die Membran der Schliesszellen bis auf einen schmalen Streifen verkorkt ist, so ist dies ein Irrtum. - (22) KAUFHOLZ, Beitr. z. Morphologie der Keimpflanzen, Rostock 1888. - (23) PORSCHE, l.c. p. 166. - (24) PORSCHE, l.c. p. 169 - 170. - (25) PORSCHE, Der Spaltöffnungs-Apparat von Casuarina und seine phylogenetische Bedeutung, in Österr. bot. Ztschr. 1904, p. 43. - (26) Auch die Verholzung der Schliesszellen ist bei den Gnetaceen nicht einheitlich. Bei *Ephedra fragilis* ist sie stark, bei *Ephedra distachya* dagegen schwach, in manchen Fällen sogar kaum mehr wahrnehmbar. Bei *Gnetum Gneumon* ist nur in der Rückenwand Lignin eingelagert, aber in keiner Weise so regelmässig wie PORSCHE es Tafel I, fig. 11 zeichnet. - (27) SOLEREDER, Vergl. Anatomie der Dikotylen, p. 7. - (28) PORSCHE, l.c. p. 170. - (29) PORSCHE, l.c. p. 21. - (30) SOLEREDER, l.c. I, p. 123. - (31) STRASBURGER, Beitr. z. Entwicklungsgesch. der Spaltöffnungen, in Pringsh. Jahrb. V (1867) p. 308, Tafel XXXVII. - (32) SOLEREDER, l.c. I, p. 123. - (33) Vergl. SOLEREDER, l.c. I, p. 16 "Die Seitenwände der Epidermiszellen der Blattoberseite sind meist nicht gebuchtet". - (34) SOLEREDER l.c. I, p. 16. - (35) STRASBURGER, Lehrbuch ed. 1919, p. 52. - (36) Vergl. GOEBEL, Organogr. I, p. 320, Abbild. 326. - (37) Vergl. GOEBEL, l.c. p. 484 und Fig.

452. - (38) SOLEREDER, l.c. I, p. 67. - (39) STRASBURGER in Pringsh. Jahrb. V, p. 323. - (40) VOSS, Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen etc. in Beitr. bot. Zentralbl. XXXIII (1917) p. 81. - (41) KLOTZ, l.c. p. 15. - (42) PFUHL, Über die Anatomie der Gattung Brassica etc. Diss. Posen 1878. - (43) Wilder, Beitr. z. Anatomie der Linaceen. Diss. Heidelberg 1902, p. 20. - (44) SOLEREDER, l.c. p. 118. - (45) SOLEREDER, l.c. p. 181. - (46) SOLEREDER, l.c. p. 198. - (47) STRASBURGER, l.c. p. 304. - (48) PORSCH, der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, p. 110. - (49) PORSCH l.c. p. 110 gibt an, dass die Spaltöffnungen der einzelnen Fiederblättchen immer die gleichen sind (bei *Acacia heterophylla*). - (50) PORSCH, l.c. p. 44. - (51) PORSCH, l.c. Tafel III, fig. 13. - (52) Vergl. SOLEREDER, I, p. 329. - (53) PORSCH, l.c. p. 118, Tafel IV, Fig. 8, 9. - (54) SOLEREDER, l.c. I, p. 193. - (55) WARNCKE, l.c. p. 24. - (56) WARNCKE, l.c. p. 64. - (57) PORSCH, l.c. p. 114 ff. - (58) STRASBURGER, l.c. p. 308. - (59) Vergl. auch SOLEREDER, l.c. p. 421. - (60) HRYNIEWIECKI, l.c. p. 560 ff. - (61) SOLEREDER, l.c. I, p. 515. - (62) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanat. 1916, p. 176. - (63) GOEBEL, Organogr. II.1. p. 733 ff, 880 ff. - (64) GERTZ in Act. Univers. Lund. 1919. - (65) PORSCH, l.c. Tafel I, fig. 1, 2, 5, 6 und Text. - (66) HABERLANDT, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen, in Beitr. z. Allgem. Botanik 1921, p. 30. - (67) GERTZ, l.c. Fig. 20 - 25, 59, 60, 62, 92 - 94, 153, 154. - (68) KUHLEBRODT, Phylogenet. Entwicklung d. Spaltöffn.-Apparates an Sporophyten der Moose, Beitr. z. Allgem. Bot. 1922. - (69) GERTZ, l.c. p. 8. - (70) KINDERMANN, Über die auffallende Widerstandskraft der Schliesszellen gegen schädliche Einflüsse, in Sitzungsber. Akad. Wien 1902, p. 490. - (71) KUHLEBRODT, l.c. p. 395. - (72) GERTZ, Über septierte Stomazellen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1919. - (73) KUHLEBRODT, l.c. p. 401. - (74) GERTZ, Studier, l.c. p. 10, 63. - (75) WIESNER, Biologie d. Pflanzen, Wien 1889, p. 51, hat ebenfalls mit *Taraxacum* Feuchtigkeitskulturen gemacht; er beschreibt eine ausserordentliche Vergrösserung der Blattfläche um das 3 - 4-fache des normalen Typus. - (76) Es mag von Interesse sein, dass WARNCKE, in Pringsh. Jahrb. l.c., Spaltöffnungen an Rhizomen zeichnet und beschreibt, die ebenfalls über die Ebene der Epidermiszellen emporgehoben sind, während sie beim Blatt der gleichen Pflanze sich in normaler Lage befinden; WARNCKE nimmt als Erklärung die höhere Feuchtigkeit des Bodens an. - (77) HRYNIEWIECKI, l.c. II, p. 565, findet bei *Tussilago Farfara* an Blättern, die in einem Strassengraben vollkommen im Wasser wuchsen, dass die Schliesszellen ihre äussern Kutikularhöcker sehr breit entwickelt haben; auch tritt zuweilen eine vollkommene Verwachsung der Schliesszellen ein. - (78) HABERLANDT, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen, in Sitzungsber. Akad. Wien 1902. - (79) RIEHM, Beobachtungen an isolierten Blättern. Diss. Halle 1904. - (80) LAMPRECHT, Über Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen, in Beitr. z. Allgem. Botanik 1918, p. 353. - (81) KOTTE, Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen, in Beitr. z. Allgem. Botanik 1922, p. 413. - (82) ROBBINS, Cultivation of excised root tips on stem tips under sterile conditions, in Bot. Gaz. 1922. - (83) SOLEREDER, l.c. p. 362.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen 26-69](#)