Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen.

Von

Friedrich Warncke.

Mit 15 Textfiguren.

Wie zahlreiche Untersuchungen ergeben haben, weisen mit Ausnahme der Wurzeln wohl alle Organe der höheren Pflanzen Spaltöffnungen auf, so neben den grünen assimilierenden Teilen auch farblose Organe von Parasiten, ferner Blumenblätter und sogar unterirdische Rhizome und untergetauchte Pflanzenteile. Während man jedoch zunächst der Ansicht war, daß sich die Spaltöffnungen ein und derselben Pflanze im Bau gleichen, begnügte man sich im allgemeinen mit Angaben über das Vorkommen derselben auf den einzelnen Organen oder stellte höchstens Vergleiche über deren Zahl und Größenverhältnisse an. Dann erst, als man die Spaltöffnungen der einzelnen Organe genauer untersuchte und miteinander verglich, zeigte sich, daß durchaus nicht immer eine Übereinstimmung vorliegt. Jedoch sind die Angaben über die Unterschiede an den verschiedensten Teilen der Pflanzen bisher nur vereinzelter Art. So beschrieb 1877 D'Arbonmont in seiner Arbeit: „Observations sur les stomates et les lenticelles du *Cissus quadrifolia*" drei Arten, die er nebeneinander fand. In der Abhandlung: „Über die Spaltöffnungen der Gattung *Euphorbia*" von H. C. Dommel aus dem Jahre 1910 werden die beiden Arten, die sich auf den Stengeln und Blättern dieser Pflanzen finden, genauer behandelt. Zusammenhängend untersucht dann P. D. Buck in seiner Arbeit: „Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems" vom Jahre 1902 die Unterschiede zwischen den Spaltöffnungen der beiden Blattseiten, zwischen denen der Blätter und Stengel und beschreibt sodann in einem anderen Kapitel die Spaltöffnungen des Rhizoms von *Convallaria maialis* und *Polygonatum multiflorum*, die wiederum von den übrigen der gleichen Pflanzen abweichen. Bedeutendere

Unterschiede zeigt ferner O. Porsch in seinem Werke: „Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie“ vom Jahre 1905 zwischen den Spaltöffnungen der Keimblätter, Primärblätter, Phyllodien und anderer Organe einiger Pflanzen. Auf derartige Unterschiede wird sodann auch von G. Haberlandt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie hingewiesen.

Anschließend an die Untersuchungen von P. D. Buck über die Spaltöffnungen des Rhizoms von *Convallaria maialis* und *Polygonatum multiflorum*, die zeigten, daß sich hier an diesen Teilen der Pflanzen, die in mancher Beziehung anderen Verhältnissen ausgesetzt sind als die anderen Organe, auch die Spaltöffnungen von den übrigen unterscheiden, suchte ich zunächst durch die Untersuchung einer größeren Anzahl von Rhizomen zu ermitteln, nach welchen Richtungen hin sich die Unterschiede der Spaltöffnungen zwischen dem Rhizom und den übrigen Organen auszubilden pflegen. Weiterhin sah ich mich veranlaßt, meine Untersuchungen auf andere Teile der Pflanzen auszudehnen, die insofern mit den Rhizomen eine gewisse Ähnlichkeit zeigen, als sie ebenfalls der unmittelbaren Berührung mit der Luft entzogen sind und in bezug auf Feuchtigkeit, Transpiration und Gasaustausch anderen Verhältnissen unterliegen als jene Organe, die dem Luftstrom völlig ausgesetzt sind. Als derartig verdeckte Teile kamen vor allen Dingen die Innenseiten der Blattscheiden in Betracht. Ein Vergleich zwischen den Spaltöffnungen dieser Teile mit jenen der übrigen Organe sollte mir nach Möglichkeit Aufschluß über einige biologisch-anatomische Fragen geben, ob etwa hier in der Scheide oder am Rhizom Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration, die wir an den frei der Luft ausgesetzten Organen finden, eine Herabsetzung erfahren haben oder gar verstärkt sind, ob hier Anpassungsmerkmale in erster Linie die Form und Lage der Spaltöffnungen bestimmt haben und dadurch etwa neue Typen zur Ausbildung gelangt sind, oder andere Faktoren formbestimmend wirkten.

Da sich nun aber selbst die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane voneinander unterscheiden, so mußte noch die Frage eingehender berücksichtigt werden, mit welchen Spaltöffnungen man diejenigen des Rhizoms und der Scheideninnenseite in Parallele setzen darf. So habe ich denn zunächst im speziellen Teil meine Untersuchungen in gleicher Weise noch auf beide Blattseiten, Stengel, Scheidenaußenseiten und Niederblätter ausgedehnt, um mir so zunächst ein Bild von der Vielgestaltigkeit der Spaltöffnungen

zu verschaffen und daraus durch Vergleiche die allgemeinen Resultate für die Beantwortung der Hauptfragen zu gewinnen.

A. Spezieller Teil.

Für die anatomischen Untersuchungen kamen neben den Flächenbildern in erster Linie Querschnitte in Betracht. In einigen Fällen, wo mir die Funktionsfähigkeit von Spaltöffnungen fraglich erschien, prüfte ich sie durch abwechselnde Behandlung mit Glyzerin und Wasser. Auf diesen Punkt war nämlich besonders Rücksicht zu nehmen, da P. D. Buck bereits gefunden hatte, daß die Spaltöffnungen auf dem Rhizom bisweilen bewegungsunfähig oder durch Verstopfung gar völlig funktionslos sein können.

In der Bezeichnung der einzelnen Teile des Spaltöffnungsapparates habe ich mich im allgemeinen nach G. Haberlandt gerichtet. So werden diejenigen Wände der Schließzellen, die der Spalte zugekehrt sind, Bauchwände und die gegenüber liegenden Rückenwände genannt. Die Außenwände liegen nach außen, die Innenwände der Atemhöhle zu. Äußere und innere Leisten, die im Querschnitt als Hörnchen erscheinen, schließen den Vor- und Hinterhof, welche durch die Zentralspalte voneinander getrennt sind. Äußere und innere Gelenke erhöhen bisweilen die Bewegungsfähigkeit der Schließzellen.

Für die Reihenfolge der Pflanzen waren nicht systematische, sondern allein Zweckmäßigkeitsgründe maßgebend, um durch Zusammenstellung von Pflanzen mit ähnlichen Befunden die Darstellung zu vereinfachen.

1. *Oxalis tetraphylla.*

Betrachten wir zunächst die Spaltöffnungen der Laubblätter (Fig. 1 A), die wir nur auf deren Unterseite antreffen, so finden wir sie in den äußerst dünnwandigen und großen Zellen der Epidermis tief eingesenkt, etwa um das Ein- bis Zweifache der Höhe der mittelgroßen Schließzellen. Diese sind mit den Nachbarzellen, die nicht den Charakter besonderer Nebenzellen tragen, nicht durch Gelenke verbunden, sondern erscheinen diesen etwa in der Ausdehnung ihrer halben Höhe angewachsen. Im Querschnitt haben sie mit Unterbrechung durch die spitzen, kleinen äußeren Hörnchen, durch die ein Vorhof gebildet wird, die Gestalt eines Kreises. Ihre Wände sind überall gleich stark, etwa doppelt so dick als die

der übrigen Epidermiszellen; nur an der Zentralspalte sind sie sehr dünn. Der ganze Typus erinnert an die Form der Spaltöffnungen auf Mooskapseln, wie sie G. Haberlandt z. B. für *Mnium cuspidatum* abbildet.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des Blattstiels (Fig. 1 B), so bietet sich uns ein ganz anderes Bild. Hier sind die Schließzellen fast doppelt so groß wie am Laubblatt und liegen in der Höhe der Epidermis. Auch sind sie mit den charakteristisch ausgebildeten Nebenzellen durch typische äußere und innere Gelenke verbunden, so daß hier also ein ganz anderer Funktionstypus vorliegen muß. Die Form ist nicht die eines Kreises, sondern die eines Rechtecks, dessen Höhe stärker entwickelt ist als die Breite; die Vorwölbung der Bauchwand an der Zentralspalte ist minimal. Die ziemlich

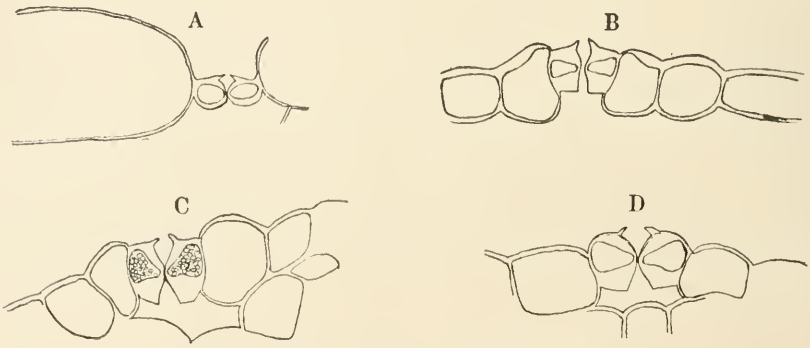

Fig. 1. Spaltöffnungen von *Oxalis tetraphylla*.
A Auf der Unterseite der Laubblätter. B Auf dem Blattstiel. C Auf dem Rhizom. D Auf der Innenseite der Zwiebelschuppen.

gut entwickelten äußeren Hörnchen sind in einem Winkel von etwa 45° aufgerichtet. Die Außen- und Innenwände der Schließzellen sind außerordentlich stark verdickt. Dünn bleibt somit nur eine kleine Stelle der Bauchwand an der Zentralspalte und der gegenüberliegende Teil der Rückenwand in einer etwa doppelt so großen Ausdehnung. — Auch die Außenwand der übrigen Epidermis ist bedeutend stärker als die des Laubblattes.

Mit den Spaltöffnungen des Blattstiels haben diejenigen des Rhizoms (Fig. 1 C), die in verhältnismäßig großer Zahl vorhanden sind, eine gewisse Ähnlichkeit. Wir haben es hier im Prinzip mit demselben Typus zu tun. Auch hier liegen sie in gleicher Höhe mit der Epidermis; nur ist ihre Größe noch beträchtlicher als am

Stiel. Ferner sind wie die Außenwände der Epidermis schlechthin auch die der Schließzellen zarter. Dagegen sind die Innenwände relativ dicker und springen keilförmig in die Atemhöhle vor. Vor- und Hinterhof sind etwas breiter.

Auch auf den Schuppen der Zwiebeln, die sich am Ende der Rhizome finden, sind Spaltöffnungen vorhanden und zwar auf beiden Seiten. Auf der Außenseite ist die Anzahl derselben auf allen Zwiebelschuppen etwa gleich. Anders verhält sich die Innenseite; gehen wir von den dünnen äußeren Niederblättern zu den inneren, stark mit Reservestärke gefüllten Schuppen über, so zeigt sich deutlich eine Abnahme der Zahl, so daß sie bei den innersten nur ganz vereinzelt vorkommen. Betrachten wir nun die Spaltöffnungen der beiden Seiten im Querschnitt, so zeigt sich, daß sie nicht denen der Laubblattspreite, sondern vielmehr denen des anderen Typus ähnlich sind. Die Form der Spaltöffnungen der Außenseite entspricht der des Rhizoms, während bei denen der Innenseite (Fig. 1 D) das Verhältnis von Höhe zur Breite derartig verschoben ist, daß sie hier etwa so breit wie hoch sind. Was die Stärke der Wände betrifft, so halten sie auf beiden Seiten etwa die Mitte ein zwischen denen des Stiels und denen des Rhizoms. Sie sind stark cutinisiert, wie es besonders die Hörnchen zeigen. Während aber am Stiel und Rhizom die Außenwand der Schließzellen gerade ist, so erweist sie sich hier vorgewölbt, so daß die Schließzellen nicht in gleicher Ebene mit der Epidermis liegen, sondern etwas emporgehoben erscheinen. Während nun auf der Innenseite nur die Schließzellen selbst etwas hervortreten, so zeigen auf der Außenseite neben diesen auch die angrenzenden Zellen noch die Tendenz, sich vorzuwölben. Dennoch liegen sie dort, im Gegensatz zur Innenseite, nicht höher als die Gesamtepidermis, da sie alle in Längsfurchen angeordnet sind und so der Unterschied wieder ausgeglichen wird. — Während die äußeren häutigen Schuppen, die auf beiden Seiten reichlich Spaltöffnungen aufweisen, nur solche besitzen, die funktionstüchtig sind, tritt bei den weiter nach innen gelegenen Zwiebelschuppen mit der Abnahme der Zahl der Spaltöffnungen auf der Innenseite teilweise auch eine Beschränkung der Funktionsfähigkeit auf beiden Seiten ein. Neben Spaltöffnungen, welche den Vorhof mit wachsartigen Einlagerungen verstopft zeigen, wie es für andere Fälle bereits bekannt ist, treten selbst solche auf, welche ihre ganze Atemhöhle, die ziemlich reduziert ist, mit dieser Substanz angefüllt haben.

2. *Tussilago Farfara.*

Vergleichen wir die Spaltöffnungen der Unter- und Oberseite der Laubblätter miteinander, so finden wir der Form nach eine große Ähnlichkeit. Die äußeren Hörnchen der Schließzellen sind ziemlich stark entwickelt und bilden einen typischen Vorhof; zur Zentralspalte hin wölbt sich dann die Bauchwand ein wenig vor, um dann zur Innenwand hin wieder entsprechend abzufallen, ohne hier innere Hörnchen auszubilden. Die Wände der Schließzellen sind verhältnismäßig fein, wenn auch stärker als die der übrigen Epidermis, die äußerst zart sind. Dies gilt besonders für die Außen- und Innenwände. Die Atemhöhle ist stets gut ausgebildet, be-

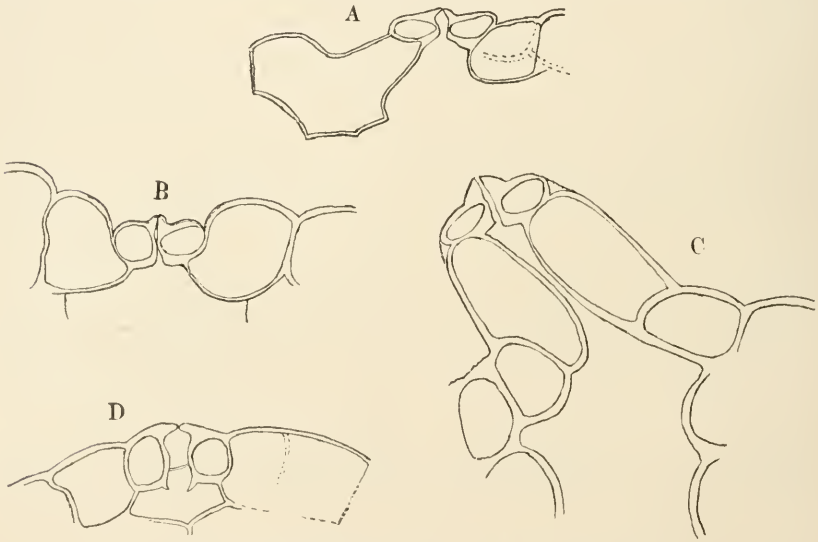

Fig. 2. Spaltöffnungen von *Tussilago Farfara.*
A Auf der Unterseite, B auf der Oberseite der Blätter. C Auf dem Blattstiel. D Auf dem Rhizom.

sonders an der Unterseite, wo das Gewebe äußerst locker ist. In der Lage der Spaltöffnungen besteht jedoch ein Unterschied zwischen Unter- und Oberseite. Denn diejenigen der stärker behaarten Unterseite (Fig. 2 A) sind etwas hervorgewölbt, während die der Oberseite (Fig. 2 B) etwa um ihre halbe Höhe eingesenkt liegen.

Auf dem Blattstiele liegen die Spaltöffnungen in einzelnen Reihen und zwar auf der abgeflachten Oberseite und den benachbarten Flankenteilen. Schon im Flächenbilde kann man verschiedene Arten erkennen, kleinere, die tiefer, und größere, die höher zu

liegen pflegen. Im Querschnitt zeigt sich im allgemeinen der Typus, den wir auf der Spreite kennen gelernt haben. Nur sind hier die Spaltöffnungen größer. Und wie die Wände der ganzen Epidermis schlechthin, so sind auch die der Schließzellen, besonders die Innen- und Außenwände und mit diesen die äußeren Hörnchen stärker entwickelt. Wie man schon im Flächenbilde sehen kann, liegen die Spaltöffnungen teilweise in gleicher Höhe mit der Epidermis. Häufiger finden wir sie jedoch sehr stark, etwa um das Zwei- bis Dreifache der Epidermishöhe emporgehoben, indem die langgestreckten Nebenzellen sich in Gestalt einer zylindrischen Papille senkrecht zur Oberfläche aufgerichtet haben (Fig. 2 C). Die Atemhöhle ist gut ausgebildet.

Vergleichen wir nun mit diesen Spaltöffnungen die des Rhizoms (Fig. 2 D), so finden wir hier ein ganz anderes Bild. Hier sind beide Hörnchen derartig stark entwickelt und so gestellt, daß sie häufig selbst bei noch weit geöffneter Zentralspalte schon einen Verschluß bewirken. Die Dicke der Schließzellwände ist durchschnittlich die gleiche wie am Blattstiel. Die Spaltöffnungen liegen mit der Epidermis in gleicher Höhe oder überragen sie um eine Spur. Ein weiterer großer Unterschied besteht ferner noch darin, daß die Atemhöhle hier außerordentlich klein ist; gleichzeitig finden wir bisweilen braune Einlagerungen zwischen den Schließzellen, die deren normale Funktionsweise unmöglich machen.

3. *Petasites niveus.*

Die Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Laubblätter zeigen große Ähnlichkeit miteinander. Der Vorhof, dessen Hörnchen gut ausgebildet sind, ist ziemlich geräumig. Die Zentralspalte liegt ziemlich tief, und unter ihr wird noch ein sehr kleiner Hinterhof ausgebildet. Innen- und Außenwände der Schließzellen sind gerade und laufen parallel zueinander. Die Atemhöhle ist stark entwickelt. Die einzigen Unterschiede, die zwischen der stark behaarten Unterseite und der wenig behaarten Oberseite festzustellen sind, bestehen darin, daß die Schließzellen auf der letzteren gewöhnlich etwas größer und tiefer eingesenkt sind.

Am Stiel finden wir nebeneinander zwei Typen. Der eine, allgemeinere (Fig. 3 A) entspricht in Form und Lage völlig dem der Blattoberseite. Beim anderen sind die Hörnchen des Vorhofes viel größer. Dagegen fehlen Innenhof und innere Hörnchen völlig. Auch die Atemhöhle ist nur klein. Die Schließzellen liegen nicht

wie beim ersten Typus eingesenkt, sondern in der Höhe der Epidermis, ragen sogar mit den Hörnchen des Vorhofes eventuell ein wenig hervor.

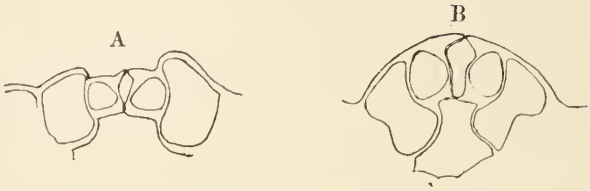

Fig. 3. Spaltöffnungen von *Petasites niveus*.
A Auf dem Blattstiel. B Auf dem Rhizom.

Betrachten wir nun die Spaltöffnungen des Rhizoms (Fig. 3 B), so finden wir das gleiche Bild wie an jenem von *Tussilago Farfara*; von diesem sowie von den bisher von *Petasites niveus* beschriebenen unterscheidet es sich dadurch, daß sich der ganze Spaltöffnungsapparat fast halbkugelförmig hervorwölbt.

4. *Petasites officinalis* [1]).

Die Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Laubblätter stimmen im wesentlichen miteinander überein. Alle Wände der Schließzellen sind sehr zart, kaum stärker als die der übrigen Epidermiszellen. Die allein vorhandenen gut entwickelten äußeren Hörnchen sind stark aufgerichtet. Sie allein bewirken den Verschluß der Spalte, indem sie sich mit ihren Innenflächen in beträchtlicher Ausdehnung aneinanderlegen. Die Schließzellen ragen etwas hervor; im Zusammenhang damit steht es auch, daß die Rückenwände zur Atemhöhle zu stark konvergieren.

Am Blattstiel finden wir eine eigenartige Mannigfaltigkeit in der Anordnung und Lage der Spaltöffnungen. Oben liegen sie vereinzelt, meist sehr stark hervorgehoben auf der Spitze hoher zylindrischer Papillen, wie wir es schon am Stiel von *Tussilago Farfara* sahen. Weiter nach unten finden wir sie dagegen in Gruppen zu mehreren in die Epidermis halbkugelförmiger Auswüchse eingelagert, die aus außergewöhnlich lockerem Gewebe bestehen und schon mit bloßem Auge als rote Punkte zu erkennen sind.

Interessant ist nun das weitere Schicksal dieser Warzen. Ihre ganze Epidermis mit den Schließzellen wird abgeworfen und es

1) Die Pflanzen standen sehr feucht am Rande eines Teiches, so daß sie teilweise vom Wasser umspült wurden.

tritt nunmehr ein Durchlüftungsorgan zutage, das von den typischen Lenticellen nur dadurch abweicht, daß die meristematische Verjüngungsschicht, die seitlich ringsum im Phellogen ihre Fortsetzung findet, hier fehlt (Fig. 4 A). Das Gewebe selbst besteht aus stark abgerundeten lockeren Zellen, die sich nach außen hin loslösen, und erhält so eine große Ähnlichkeit mit den von G. Haberlandt erwähnten Pneumathoden der Luftwurzeln gewisser Palmen, mit

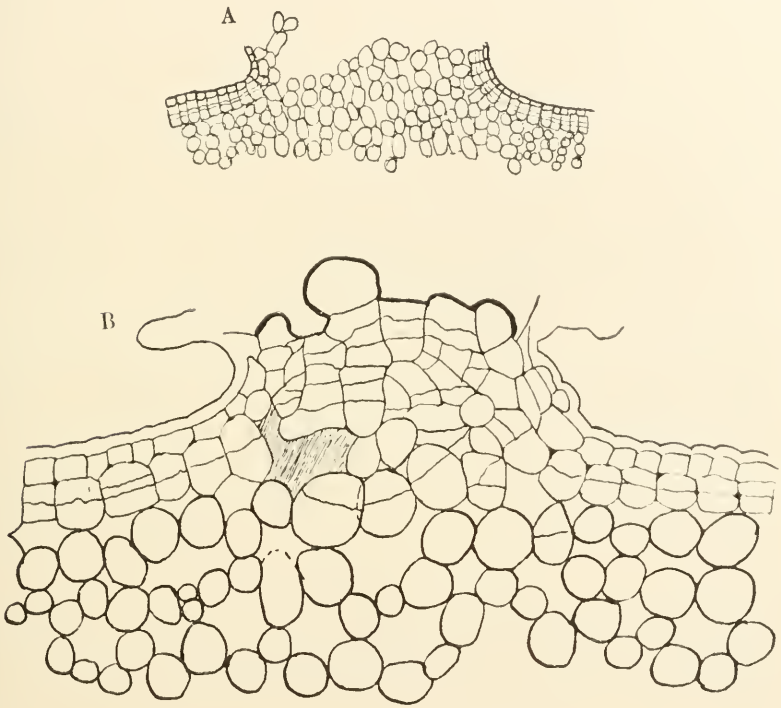

Fig. 4. Veränderungen der Gewebeschichten unterhalb der bereits abgeworfenen Spaltöffnungen bei *Petasites officinalis*. A Am Blattstiel. B Am Rhizom.

denen sie ja auch in ihrer biologischer Bedeutung übereinstimmen. Wie jene sind auch sie, besonders bei Exemplaren, die oft vom Wasser umspült sind, als große schneeweiße, lockere Massen schon mit bloßem Auge zu erkennen.

Abgesehen von der Wandstärke der Schließzellen, die überall minimal ist, weisen die Spaltöffnungen des Stiels doch auch im Bau Verschiedenheiten auf. Die vereinzelt liegenden bilden starke äußere

Hörnchen, die im stumpfen Winkel gegeneinander gerichtet sind. Die Bauchwände, die an der Zentralspalte kaum eine Wölbung zeigen, sind fast gerade und verlaufen in ihrer Hauptrichtung parallel zueinander. Innen schließen sich dann mit Ausbildung kleiner innerer Hörnchen die Innenwände im rechten Winkel an. — Eine andere Form zeigen die Spaltöffnungen, welche gemeinsam auf den großen Warzen liegen. Sie kommen, wie schon gesagt wurde, am unteren Teil des Stiels vor, der stets von sehr feuchter Luft umgeben ist. Hier sind die Hörnchen des Vorhofes spitz, fein und im gestreckten Winkel gegeneinander gerichtet, stehen aber dennoch weit voneinander ab. Die Bauchwände weichen dann noch viel weiter auseinander, so daß ein Verschluß der Zentralspalte und der Spaltöffnung überhaupt ausgeschlossen erscheint. Die inneren Hörnchen sind nur ganz winzig als kleine Spitzen angedeutet.

Während alle Spaltöffnungen des Stiels, wie wir soeben gesehen haben, weit emporgehoben sind, liegen die der Innenseite der kurzen Scheide ungefähr in gleicher Höhe mit der Epidermis. In ihrer Form stimmen sie mit denen des oberen Blattstiels überein; nur ihre Anheftungsweise an die Nebenzellen gleicht wegen der andersartigen Lage derjenigen der Blattspreite. Die Atemhöhle ist hier wie in allen bisher besprochenen Fällen gut ausgebildet.

Am Rhizom finden wir Spaltöffnungen nur an den allerjüngsten Teilen, doch selbst hier nur in den seltensten Fällen normal gebaut. Viel häufiger, ja fast stets findet man solche, die mehr oder weniger funktionslos sind. Sie liegen auf der Spitze von Warzen, welche die Epidermis überragen. Doch ist der Porus gewöhnlich dadurch verschlossen, daß keine Atemhöhle vorhanden ist und an ihrer Stelle eine Zelle unmittelbar an die Schließzellen grenzt und dadurch den Spalt verstopft, in den sie in manchen Fällen sogar hineinwächst. — Ein ähnliches Verhalten finden wir nach G. Haberlandt für krankhafte Zustände auch an anderen Pflanzenteilen. — Die Schließzellen weisen kleine, spitze äußere Hörnchen auf, sind im übrigen aber durch die hineinwachsende Verschlußzelle sehr verschieden deformiert. Auch habe ich einen Fall ganz unregelmäßig gebildeter, scheinbar mit ihren Vorhofsleisten verwachsener Schließzellen beobachtet.

An älteren Rhizomen sind die Schließzellen gewöhnlich abgeworfen. Zurück bleibt nur der aus den benachbarten Epidermiszellen gebildete Kegel, dessen kraterförmige Öffnung nicht selten durch eine Verschlußzelle in derselben Weise wie die jüngeren

Stadien verschlossen erscheint. — Übrigens finden wir an diesen Teilen des Rhizoms bisweilen auch andere Epidermiszellen abgestorben. Dieses hat insofern einen eigenartigen Regenerationsvorgang zufolge, als hier kein Wundgewebe gebildet wird, sondern alle der Wunde zugekehrten Wände in gleicher Weise wie die äußeren Epidermiswände stark verdickt werden. Bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure tritt Rotfärbung ein. — An noch älteren Teilen des Rhizoms nehmen die Kegel, welche die Spaltöffnungen abgeworfen haben, einen immer größeren Umfang an, bis sie endlich einen größeren Teil der Epidermis absprengen und dann äußerlich den vorhin erwähnten pneumathodenähnlichen Gebilden des Blattstiels gleichen. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß wir es hier mit einem ganz anderen Gewebe zu tun haben. Denn hier finden wir kein lockeres Füllgewebe von abgerundeten Zellen, sondern eine mehrschichtige Lage von Kork, die nur in den seltensten Fällen einmal einen Luftkanal aufweist (Fig. 4 B). Da ferner die äußerste Zellschicht des Gewebes eine stark verdickte Außenwand bildet, wie wir es es auch bei anderen Verwundungen der Epidermis fanden, so unterliegt es keinem Zweifel, daß wir es hier an Stelle der früheren Spaltöffnung nicht mit einem lenticellenartigen Gebilde zu tun haben, sondern ein luftdichter Verschluß gegen die Außenwelt zustande gekommen ist, wie es G. Haberlandt in ähnlicher Weise für die Blattstiele verschiedener Laubbäume erwähnt.

5. *Petasites albus.*

Gegenüber der reichen Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Spaltöffnungen von *Petasites officinalis* finden wir hier eine strengere Einheitlichkeit. Deshalb will ich mich bei der Beschreibung möglichst kurz fassen.

Die glatte Oberseite des Laubblattes trägt überhaupt keine Spaltöffnungen. Auf der behaarten Unterseite gleichen sie in Lage und Form denen der Scheideninnenseite von *P. officinalis*; nur sind hier die äußeren Hörnchen viel unbedeutender.

Ihnen gleichen im allgemeinen auch die des Blattstiels, die allerdings viel größer und damit auch stärker gebaut sind. Da ferner die Schließzellen hier häufig ein wenig aufgerichtet auf der Spitze kleiner Kuppen liegen, bilden die äußeren Hörnchen hier einen spitzeren Winkel miteinander. In einigen Fällen habe ich die Spaltöffnungen auch auf der Spitze hoher Papillen gefunden,

wie es bei *Tussilago Farfara* der Fall war. — Die Blattscheide ist völlig frei von Spaltöffnungen.

Auch die Spaltöffnungen des Rhizoms stimmen mit den bisher beschriebenen, besonders mit denen des Stiels überein. Die einzigen Unterschiede bestehen darin, daß die großen äußeren Hörnchen hier einen gestreckten Winkel miteinander bilden und sich deshalb nur mit den Spitzen berühren, und daß ferner die Kuppen, auf deren Höhe die Schließzellen zu liegen pflegen, gewöhnlich etwas größer sind. — In älteren Stadien finden wir die Spaltöffnungen nicht selten etwas abgeplattet und weit offenstehend.

6. *Circaea lutetiana.*

Von dieser Pflanze habe ich genauer nur die Spaltöffnungen des Rhizoms untersucht, um zu studieren, wie noch nachträglich durch Wundkorkbildung eine Ausschaltung derselben erreicht wird. Die normalen Spaltöffnungen, welche mit denen des Stengels völlig übereinstimmen, gleichen im allgemeinen denen des Blattstiels von *Oxalis tetraphylla.* Nun konnte ich beobachten, daß später bisweilen unterhalb des Porus in den Nachbarzellen der äußerst kleinen Atemhöhle Korkbildung eintritt, die einen derartig großen Umfang einnimmt, daß das Gewebe über die Epidermis emporgehoben und diese selbst gesprengt wird. Zweiffellos wird nun diese Korkbildung durch einen Wundreiz ausgelöst, den die abgestorbene und kollabierte Schließzelle auf ihre Umgebung ausübt. Wie nämlich die Untersuchungen ergaben, tritt diese Bildung sehr oft auch durch die Verletzung einer gewöhnlichen Epidermiszelle ein.

7. *Lysimachia vulgaris.*

Betrachten wir zunächst das Laubblatt, so finden wir hier die Spaltöffnungen, die nur auf der Unterseite vorkommen, in der Höhe der Epidermis (Fig. 5 A). Der Vorhof ist infolge der ziemlich stark entwickelten äußeren Hörnchen recht gut ausgebildet. Die Bauchwände sind leicht gewölbt; innere Hörnchen fehlen. Die Schließzellen sind besonders dadurch ausgezeichnet, daß sie nur ein minimales streitaxtförmiges, im extremen Fall nur sternförmiges Lumen besitzen. Die Wände, selbst die Bauchwände sind also außerordentlich dick; nur die Rückenwände bleiben in größerer Ausdehnung dünn.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des Stengels, so zeigen sich hier zwei voneinander abweichende Arten. Diejenigen

des unteren Teils (Fig. 5 B) gleichen in ihrer Lage zur Epidermis denen des Blattes. Auch die äußere Form dieser Spaltöffnungen, die allerdings etwa doppelt so groß sind, zeigt einige Ähnlichkeit mit der eben beschriebenen. Nur sind die äußeren Hörnchen hier stärker und mehr abgerundet, während sie am Blatt spitz sind. Auch ist das Lumen bedeutend größer, so daß hier nur Innen- und Außenwände verdickt sind, die Bauchwände dagegen an der Zentralspalte und die Rückenwände in ihrer ganzen Ausdehnung dünn bleiben. Eigenartig gestaltet sind die Nebenzellen, die durch typische Gelenke mit den Schließzellen verbunden sind. Sie greifen außen und vor allem innen um diese herum, wodurch speziell die inneren Gelenke mehr oder weniger an den Porus heranrücken. —

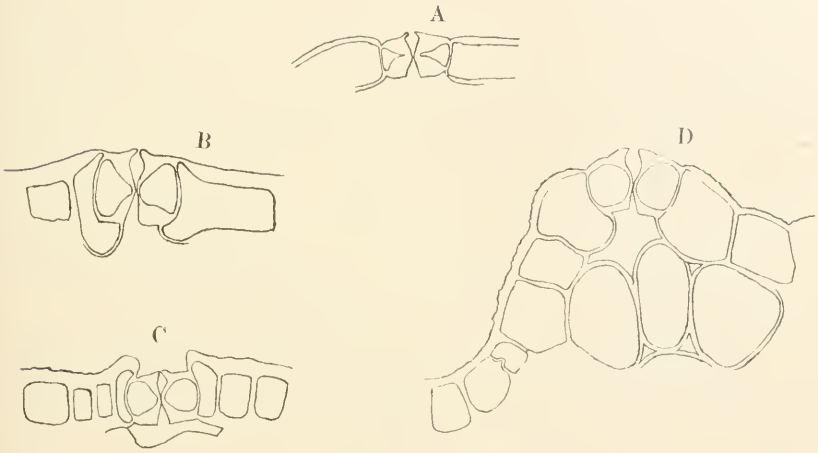

Fig. 5. Spaltöffnungen von *Lysimachia vulgaris*.
A Auf der Blattunterseite. B Auf dem unteren Teile, C in der Blütenregion des Stengels. D Auf dem Rhizom.

Neben diesen großen Spaltöffnungen finden sich in der Blütenregion noch solche eines anderen Typus (Fig. 5 C). Sie gleichen der Form nach den eben beschriebenen der unteren Stengelteile, sind aber bedeutend kleiner und weisen ein etwas mehr abgerundetes Lumen auf. Der Hauptunterschied besteht aber darin, daß diese Spaltöffnungen ein wenig eingesenkt liegen und dieser Eindruck noch dadurch verstärkt wird, daß die Nebenzellen in Form eines Ringwalles nach außen vorspringen.

Untersuchen wir nun die Spaltöffnungen des Rhizoms, so tritt uns sofort in ihrer Lage ein großer Unterschied entgegen (Fig. 5 D).

Schon auf dem Flächenbilde kann man sehen, daß sie der Epidermis beträchtlicher Warzen eingelagert sind, die bisweilen, besonders an den gestreckten Teilen des Rhizoms, an denen sie seltener vorkommen, in der Längsrichtung gestreckt erscheinen. Die Form der Schließzellen schwankt etwas. Teilweise gleicht sie der zuletzt beschriebenen aus der Blütenregion, teilweise ist sie noch dünnwandiger, weist dann aber sehr starke äußere Hörnchen auf. Die Atemhöhle ist zunächst verhältnismäßig gut ausgebildet. Oft zeigen die Spaltöffnungen starke wachsartige Einlagerungen, die den Vorhof dicht anfüllen. An etwas älteren Stellen finden wir dann die Schließzellen abgestorben und kollabiert, so daß hierdurch meist ein Verschluß der Spaltöffnung zustande kommt. In manchen Fällen begnügt sich die Pflanze hiermit; häufiger aber treten noch weitere Veränderungen ein. Die Zellen unter der verletzten Spaltöffnung beginnen von neuem sich zu teilen und füllen zunächst die Atemhöhle und reichen Intercellularen, in die sie hineinwachsen. Dieser Wachstumsprozeß greift dann auf die ganzen unter der Spaltöffnung liegenden Zellen über, so daß zum Schluß ein völlig interstitienfreies Wundgewebe den inzwischen vergrößerten Höcker anfüllt. Die Spaltöffnungen und ein Teil der Epidermis sind dann gewöhnlich inzwischen abgeworfen. Wir haben es hier also mit einem besonderen nachträglichen Verschluß zu tun, der für die Spaltöffnungen dieser Pflanze durchaus typisch ist.

Die Spaltöffnungen der Niederblätter zeigen auf beiden Seiten die Form derjenigen der Laubblätter mit den spitzen äußeren Hörnchen; jedoch haben sie ein größeres Lumen und damit zartere Wände. In der Lage besteht insofern ein Unterschied, als die der Oberseite in gleicher Höhe mit der Epidermis, die der Unterseite dagegen auf sanften Warzen liegen. In diesen Verhältnissen tritt auch in keiner Weise eine Veränderung ein, wenn die Niederblätter ans Licht dringen und infolgedessen ergrünen.

8. *Polygonatum officinale.*

Bei der Untersuchung der Spaltöffnungen des Laubblattes (Fig. 6 A), die sich nur auf dessen Unterseite finden, zeigt sich besonders in der Art der Lagerung eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden von *Polygonatum multiflorum*, die P. D. Buck untersucht. Sie sind ziemlich klein und liegen tief eingesenkt in den hohen Epidermiszellen. Die Nebenzellen wölben sich sogar über die Spaltöffnungen vor, so daß eine ziemlich enge äußere

Atemhöhle entsteht. Die äußeren Hörnchen sind kräftig ausgebildet. Die Bauchwände sind ziemlich stark gewölbt und gehen innen mit einem stumpfen Winkel in die Innenwände über. Alle Wände sind ziemlich zart, nur wenig dicker als die der übrigen Epidermiszellen. Von den Spaltöffnungen auf den Blättern von *P. multiflorum* unterscheiden sich diese also nur durch die Ausbildung der äußeren Hörnchen, die dort nach P. D. Buck ganz fehlen.

Ein anderes Bild finden wir auf dem Stengel (Fig. 6 B), wo sie der Form nach wiederum denen von *P. multiflorum* gleichen; doch sind sie hier viel dünnwandiger. Sie liegen ganz wenig eingesenkt, sind reichlich um die Hälfte größer als die des Blattes und weisen oft im äußeren Vorhof wachsartige Einlagerungen auf.

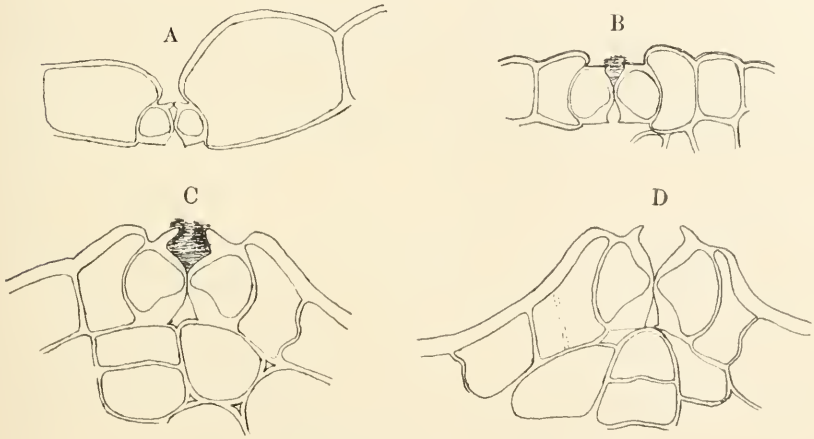

Fig. 6. Spaltöffnungen von *Polygonatum officinale*.
A Auf der Blattunterseite. B Auf dem Stengel. C u. D Auf dem Rhizom.

Die äußeren Hörnchen sind sehr klein und spitz und stehen ziemlich weit auseinander. Ihnen bis ins einzelne entsprechend, finden wir hier auch innere Hörnchen, die einen dem Vorhof völlig gleichen Hinterhof bilden. Die Atemhöhle ist gewöhnlich gut entwickelt. — Dieselbe Art der Spaltöffnungen zeigt sich dann auch auf der Außenseite der unterirdischen Niederblätter. Nur sind die Wände der Schließzellen vielleicht noch zarter. Außerdem ist die Atemhöhle gewöhnlich sehr klein.

Untersuchen wir nun die Spaltöffnungen eines Rhizoms zunächst im Flächenbilde, so zeigt sich an jungen Teilen, daß bei sonst normalem Aussehen einige bei Behandlung mit Glyzerin und

Wasser funktionieren, andere dagegen keine Veränderungen aufweisen. Unabhängig hiervon ist der Porus oft durch wachsartige Einlagerungen verstopft. Die Spaltöffnungen liegen hier etwa in der Höhe der Epidermis, an etwas älteren Teilen dagegen auf der Spitze gelber, warzenartiger Gewebekuppen, die mit dem Alter des Rhizoms an Zahl und Größe zunehmen und endlich die Epidermis mit den inzwischen abgestorbenen Schließzellen abwerfen. In Übereinstimmung hiermit zeigen die Querschnitte folgende Verhältnisse. Im jugendlichen Stadium tragen die Rhizome Spaltöffnungen, die denen des Stengels in der Form entsprechen. Doch sind sie doppelt so groß und nicht eingesenkt, eher etwas hervorragend. Auch sind die äußeren Hörnchen bedeutend stärker, die inneren dagegen ganz winzig. Außen- und Innenwände sind ziemlich stark. Die vorhin erwähnte Tatsache, daß nur einige funktionieren, findet in der Ausbildung der Gelenke ihre Erklärung. Einige Schließzellen zeigen nämlich außen und innen typische Gelenke, die ihre Beweglichkeit sichern. Bei den anderen ist es dagegen von vornherein gar nicht zur Ausbildung innerer Gelenke gekommen. Die Innenwände sind vielmehr schon von der ersten Anlage an den Schließzellen und den darunter liegenden Zellen gemeinsam, so daß die Atemhöhle also sehr reduziert ist oder ganz fehlt (Fig. 6 C). In diesem Falle ist also eine Funktion ausgeschlossen. Außerdem verlieren nun aber auch die normal gebauten Spaltöffnungen in etwas älteren Stadien zum größten Teil wenigstens ihre Funktionsfähigkeit, indem ihre Atemhöhle noch nachträglich durch das Wachstum und die Teilung der unter der Spaltöffnung liegenden Zellen zuwächst (Fig. 6 D). Diese Ausdehnung des Gewebes, die zunächst den Porus verschließt, setzt sich dann weiter fort, wie Schnitte durch ältere Teile des Rhizoms zeigen. Hierdurch wird die Spaltöffnung und die angrenzende Partie der Epidermis emporgehoben, und so entstehen die warzenartigen Kuppen, die schon im Flächenbilde zu erkennen waren. Nun gehen die Schließzellen zugrunde; sie werden zusammengedrückt, verklebt und verlieren ihre Gestalt, so daß man sie als solche gar nicht erkennen würde, wenn sich nicht alle Zwischenstadien finden ließen. Die Kuppen zersprengen endlich, allerdings erst ziemlich spät, die Epidermis und zeigen dann bei oberflächlicher Betrachtung das Bild einer Lenticelle. Die genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß es sich um eine starke linsenförmige Lage interstitienloser Korkreihen handelt. Es liegt hier also in ähnlicher Weise ein nachträglicher luftdichter Verschluß

gegen die Außenwelt vor, wie wir es auch schon bei *Petasites officinalis* und *Lysimachia vulgaris* fanden. Nur ist der Verschluß hier insofern noch charakteristischer und vollkommener, als er völlig lokal auftritt, ohne daß irgendwo sonst unterhalb der Epidermis Peridermbildung eintritt, wie es bei den beiden anderen Pflanzen der Fall war. — Daß es sich hier keinesfalls um lenticellenartige Gebilde handelt, zeigte auch das negative Ergebnis des Versuchs, unter Wasser Luft hindurchzupressen, was mir bei den typischen Lenticellen von *Sambucus nigra*, mit denen Parallelversuche angestellt wurden, ohne Schwierigkeiten gelang.

9. *Arum maculatum.*

Von dieser Pflanze habe ich nur den Stengel und die Niederblätter untersucht, da mir infolge besonderer Umstände Blätter und geeignete Rhizomknollen nicht zur Verfügung standen. Vor allem handelt es sich hier um den Vergleich der Spaltöffnungen des oberirdischen Stengelteils mit denen des unterirdischen, der hier oft recht lang ist.

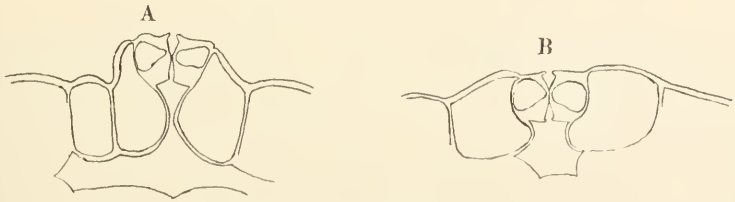

Fig. 7. Spaltöffnungen von *Arum maculatum*.
A Auf dem oberirdischen, B dem unterirdischen Stengelteil.

Am oberirdischen Stengel (Fig. 7 A) sind die Schließzellen, die in der Form denen des Stiels von *Oxalis tetraphylla* gleichen, durch die eigenartige Form der Nebenzellen fast um ihre ganze Höhe über die Epidermis emporgehoben. Die Innenwände dieser Nebenzellen, die als Gelenke für die Schließzellen dienen, sind äußerst fein und wölben sich in die Atemhöhle gegeneinander vor, so daß sie unterhalb des Porus gewissermaßen einen zweiten Verschluß bilden und dadurch die Atemhöhle in einen engeren äußeren und einen weiten inneren Raum trennen. Fast könnte es so scheinen, als ob hier die Fähigkeit vorhanden wäre, auch diese zweite Öffnung in ähnlicher Weise wie bei einer eigentlichen Spaltöffnung nach Bedarf zu erweitern oder zu verschließen.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des unterirdischen Stengels (Fig. 7 B), so fällt uns sofort auf, daß sie hier kaum vorgewölbt sind. Hiermit fällt auch der eigentümliche Bau der inneren Gelenke fort. Die Schließzellen selbst stimmen im allgemeinen mit denen des oberirdischen Teiles überein. Die Innenwände sind hier allerdings nicht so dick. Außerdem sind hier auch winzige innere Hörnchen vorhanden. Die Atemhöhle ist nur klein.

Die Spaltöffnungen, die sich auf beiden Seiten der unterirdischen Niederblätter finden, zeigen etwa den letzten Typus. Sie liegen hier in der Epidermishöhe, vielleicht sogar noch ein minimales Stückchen tiefer. Die Innenwände sind noch dünner, so daß sie den Außenwänden gleichen. Dagegen finden wir die inneren Hörnchen etwas stärker als bisher und den äußeren nunmehr fast gleich. — In einem Falle fand ich auf der Außenseite auch eine Spaltöffnung, wie sie für den oberirdischen Stengelteil typisch ist; nur war sie hier bei weitem nicht so stark emporgehoben wie dort. Auch in diesem Falle schienen mir Andeutungen von inneren Hörnchen vorhanden zu sein.

10. *Convallaria maialis.*

Diese Pflanze wurde, wie schon erwähnt, von P. D. Buck genauer untersucht. Seine Untersuchungen, die sich auf Blattspreite, Stengel und Rhizomachse erstrecken, kann auch ich bestätigen. An diesen Teilen finden wir im allgemeinen denselben Typus. Nur sind die Schließzellen am Stengel etwas höher und schmaler als auf der Blattspreite. Am Rhizom finden sich funktionstüchtige Spaltöffnungen, die denen des Stengels gleichen, und funktionslose, die mehr oder weniger verstopft und verwachsen sind, wie es von P. D. Buck beschrieben und auch von mir gefunden wurde. Die Schließzellen bleiben am Rhizom sehr lange erhalten und gehen erst in dem Augenblick verloren, wo das ganze Rhizom zugrunde geht.

Nun habe ich meine vergleichenden Untersuchungen zunächst noch auf beide Seiten der Blattscheide ausgedehnt. Auf der Außenseite (Fig. 8 A) ist deutlich die Form ausgeprägt, die wir am Stengel finden. Wie dort, so liegen sie auch hier ziemlich stark eingesenkt und zeigen starke, abgerundete äußere und innere Hörnchen und ziemlich dicke Außen-, Innen- und Bauchwände. Ihre Höhe ist etwa halb so groß wie die der übrigen recht hohen Epidermiszellen. — Im Gegensatze hierzu finden wir auf der Innen-

seite der Scheide (Fig. 8 B) die Form der Spaltöffnungen der Blattspreite. Bei gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen liegen die Schließzellen hier jedoch nicht wie sonst überall eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis.

Fernerhin habe ich noch die zarten Niederblätter des unterirdischen „Keims" untersucht. Der Querschnitt zeigt, daß die äußeren Spaltöffnungen tragen, die in Form, Wandstärke und Lagerung denen des Stengels völlig entsprechen. Auf den weiter nach innen gelegenen Blättern finden wir jedoch oft solche, die flacher, ja sogar in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen und auch in ihrem Bau größere Ähnlichkeit mit denen der Innenseite der Blattscheiden zeigen. Etwas anders liegen dann noch die Verhältnisse auf den jüngsten Niederblättern, die beim Austreiben als rot gefärbte Scheiden über den Erdboden treten und in diesem Zustand unter-

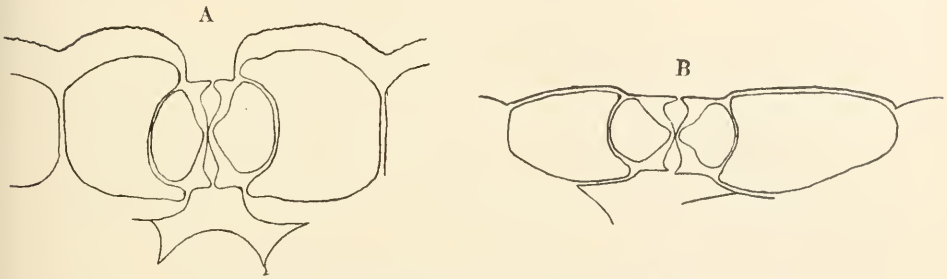

Fig. 8. Spaltöffnungen von *Convallaria maialis*.
A Auf der Außenseite, B der Innenseite der Blattscheiden.

sucht wurden. Hier fand ich neben normal gebauten Spaltöffnungen viele funktionslose, die sich schon im Flächenbilde durch ihre Braunfärbung und unregelmäßige Gestalt erkennen lassen. Die Schließzellen sind, wie der Querschnitt lehrt, völlig zusammengedrückt, teilweise miteinander verwachsen und zeigen an den anderen Stellen dichte Einlagerungen zwischen sich. Ihre Lumina sind infolgedessen unregelmäßig gestaltet. Auch liegen die Spaltöffnungen hier nicht ganz so eingesenkt wie die des Stengels, deren Form sie sich sonst nähern[1]).

1) In einigen Fällen beobachtete ich bei den Spaltöffnungen der Niederblätter insofern Anomalien, als die Rückenwände der Schließzellen mit den gegenüberliegenden Querwänden der Nebenzellen durch einen schmalen Zellulosebalken verbunden waren. Offenbar handelt es sich hier um eine Parallelerscheinung zu den Sanio'schen Balken.

11. *Eryngium maritimum.*

Die Blattspreite zeigt auf beiden Seiten denselben Typus der Spaltöffnung. Die äußeren Hörnchen sind spitz und gut ausgebildet. Die Bauchwände zeigen an der Zentralspalte eine starke Krümmung. Die Außen- und besonders die Innenwände sind sehr dick, so daß ein etwa keilförmiges Lumen entsteht, da nur die Bauchwände an der Zentralspalte und die Rückenwände in größerer Ausdehnung zarter sind. Die Spaltöffnungen, die etwa so breit wie hoch sind, liegen auf beiden Seiten der Blätter etwas eingesenkt.

Betrachten wir nun die Blattscheide, so finden wir zunächst auf der Außenseite (Fig. 9 A) eine Form, wie sie sich auch am Stengel und Blattstiel zeigt. Sie weicht nicht sehr ab von der auf der Spreite. Nur sind die Außen- und Innenwände der Schließzellen nicht so sehr verdickt, und die Wölbung der Bauchwand

Fig. 9. Spaltöffnungen von *Eryngium maritimum.*
A Auf der Außenseite, B der Innenseite der Blattscheiden.

nicht so stark. Somit wird das Lumen eiförmig, da die Zellen etwas höher und schmaler sind als auf der Spreite. Die Einsenkung in die Epidermis, die außerordentlich dicke Außenwände aufweist, ist hier noch bedeutender und auch enger. — Ganz anders verhält es sich aber mit den Spaltöffnungen auf der Innenseite (Fig. 9 B) der Scheide. Hier sind sie viel größer als an den anderen Teilen der Pflanze und ihre Höhe ist gleich derjenigeu der übrigen Epidermiszellen, was sonst nicht der Fall ist. Infolgedessen zeigen sie auch keine Einsenkung. Außerdem aber sind hier die Wände der Schließzellen, die im übrigen die Form derjenigen auf der Außenseite haben, sehr dünn und nur wenig stärker als die der übrigen relativ recht dünnwandigen Epidermiszellen.

Vergleichen wir mit den besprochenen die Spaltöffnungen des Rhizoms, so finden wir kaum einen merklichen Unterschied von denen des Stengels. Nur sind hier die Bauchwände der Schließ-

zellen besonders dick. Auch ist die Einsenkung hier flacher als am Stengel und zwar ebensoviel, als die Epidermisaußenwand an Dicke verloren hat. Die Atemhöhle, die in den anderen Fällen sehr gut ausgebildet war, ist hier oft nur klein. Einmal ist mir sogar der Fall begegnet, daß der Porus durch eine einwachsende Zelle verschlossen war, wie wir es bei *Petasites officinalis* und anderen sehr häufig trafen. Doch haben meine Versuche ergeben, daß die Spaltöffnungen des Rhizoms im allgemeinen funktionstüchtig sind. — In älteren Stadien tritt eine starke Korkbildung ein, durch die die ganze Epidermis und somit auch die Spaltöffnungen abgesprengt werden.

Auch an den außergewöhnlich zarten, hautartigen Niederblättern habe ich auf der Außenseite vereinzelt Spaltöffnungen gefunden, die ich jedoch nicht genauer untersuchen konnte.

12. *Polygonum Bistorta.*

Bei dieser Pflanze finden wir in mancher Beziehung Übereinstimmung mit dem soeben beschriebenen Befunde von *Eryngium maritimum.* — Betrachten wir zunächst die Blattscheide und zwar deren Innenseite, bei der wir am meisten Ähnlichkeit mit der vorigen Pflanze finden. Die Epidermiszellen sind recht groß und ihnen entsprechend auch die Spaltöffnungen, die in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen. Die Schließzellen zeichnen sich durch zarte Ausbildung der Wände aus und gleichen im allgemeinen den entsprechenden von *E. maritimum.* Jedoch ist hier häufig ein frühes Absterben und Kollabieren derselben zu bemerken. — Die Spaltöffnungen der Außenseite liegen ebenfalls etwa in gleicher Höhe der Epidermis Sie sind aber kleiner und entsprechen der soeben beim Blatte von *E. maritimum* beschriebenen Form. Die Innen- und Außenwände der Schließzellen sind also viel stärker als auf der Innenseite, so daß das Lumen hier keilförmig ist.

Auf der Blattspreite sind die Spaltöffnungen bedeutend tiefer eingesenkt und noch kleiner. Sie gleichen in ihrer Form den eben beschriebenen der Scheidenaußenseite.

13. *Archangelica officinalis.*

Die Hauptuntersuchungen beziehen sich auf die Spaltöffnungen der beiden Scheidenseiten. Betrachten wir zunächst die der Außenseite, die denen des Blattstiels gleichen. Die äußeren Hörnchen sind sehr gut entwickelt. Die mäßig gewölbten Bauch-

wände bleiben nur an der Zentralspalte etwas dünner und gehen innen in die sehr dicken Innenwände über. Die Rückenwände sind stark in die Nebenzellen hineingewölbt. Die Schließzellen, welche die anderen Epidermiszellen minimal überragen, sind außen durch zarte Gelenke an die äußerst starken Epidermisaußenwände der Nebenzellen befestigt. Außen- und Bauchwände zeigen starke Cuticularisierung. Wenn diese Spaltöffnungen auch bisweilen gelbe Einlagerungen zeigen, so sind sie doch im allgemeinen funktionstüchtig, wie die Behandlung mit Wasser und Glyzerin zeigt. — Anders steht es dagegen mit denen der Innenseite der Scheide. Hier finden sich nur selten funktionstüchtige Spaltöffnungen, die ihrer Form nach im allgemeinen denen der Außenseite gleichen. Nur sind die Hörnchen und auch besonders die Bauchwände der Schließzellen nicht so stark. Somit ist das Lumen hier mehr kreisförmig, während es sich auf der Außenseite der Keilform näherte. Im übrigen ist auch die ganze Epidermis sehr zartwandig. Der normale Zustand der Spaltöffnungen, die in der Höhe der Epidermis liegen, ist jedoch verhältnismäßig selten. Gewöhnlich kann man schon im Flächenbilde erkennen, daß sie nicht mehr funktionieren. Ihre Form ist recht unregelmäßig und vor allem sehr lang und schmal. Oft sind sie gelb oder bräunlich gefärbt. Die Querschnittsbilder bestätigen das Gesagte. Ein sehr häufiger Fall ist es, daß die Schließzellen zusammengedrückt werden und so den Porus ständig verschlossen halten. Im extremen Fall läßt sich die ursprüngliche Form gar nicht mehr erkennen. Die ganze Spaltöffnung ist gelblich braun gefärbt und mit Substanzeinlagerungen, die bis in die Atemhöhle dringen, fest verklebt. — Ferner fällt es auf, daß oft zwei Spaltöffnungen nebeneinander oder hintereinander liegen, ohne durch eine andere Zelle getrennt zu sein. Auch diese zeigen dieselben Deformationen.

Die Blattspreite trägt nur auf der Unterseite Spaltöffnungen. Sie gleichen den normalen der Scheideninnenseite. Nur sind die Hörnchen verhältnismäßig unscheinbar und die Schließzellen im ganzen viel kleiner. Auch hier liegen sie in gleicher Höhe mit der Epidermis.

14. *Thapsia villosa.*

Die Form der sehr kleinen Spaltöffnungen des Laubblattes ist etwa die eines Kreises, der nur durch die kleinen und spitzen äußeren Hörnchen unterbrochen ist. Die Wände sind ziemlich

zart, nicht viel stärker als die der übrigen Epidermiszellen. Den verhältnismäßig großen Nebenzellen sind die Schließzellen in der Weise angeheftet, daß die Außenwände etwas über die Oberfläche hervorragen, so als wäre die ganze Spaltöffnung nach außen gedrängt.

Ganz abweichend hiervon finden wir sie auf der Außenseite der Blattscheiden. Die Schließzellen, deren äußere Konturen viereckig sind, liegen etwa in der Höhe der übrigen Epidermis. Durch eine papillenartige Vorwölbung der äußeren Gelenke erscheinen sie jedoch etwas eingesenkt. Außen sind Hörnchen nur sehr wenig ausgebildet, innen fehlen sie ganz. Das Lumen der Schließzellen ist sehr eng und streitaxtförmig, was durch die außerordentlich starke Verdickung der Außen- und Innenwände zustande kommt. Zart bleiben nur die Rückenwände in größerer Ausdehnung. — Die Form der normalen Spaltöffnungen, die wir auf der Innenseite der Scheide finden, stimmen im allgemeinen mit der eben beschriebenen überein. Das Lumen ist hier jedoch bedeutend größer, da die Wände bei weitem nicht so stark sind. Auch hier liegen die Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Neben diesen normalen, funktionierenden finden wir aber auch viele funktionslose. Häufig ist der Fall, daß dichte Verstopfung durch Einlagerungen eintritt. Oft wird der Verschluß jedoch dadurch erzielt, daß die Zellen, welche an die Atemhöhle grenzen, sich nachträglich in diese vorwölben und die Spalte so verstopfen. In einigen Fällen wachsen die Zellen sogar in den Porus hinein bis zu den äußeren Hörnchen hinauf. Bei einer Spaltöffnung ragte die Verschlußzelle sogar aus dem Porus über die Epidermis hervor.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite. Nur liegen sie hier völlig in der Höhe der Epidermis, da die Hervorwölbung der äußeren Gelenke über die Epidermis hier fehlt.

15. *Festuca arundinacea.*

Die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter (Fig. 10 A) liegen leicht eingesenkt. Im Flächenbilde zeigen sie wie auch an allen anderen Teilen der Pflanze den Gramineentypus. Der Querschnitt zeigt uns, daß die Schließzellen eine hohe, schmale Form besitzen. Außen sind minimale Hörnchen vorhanden, so daß ein Vorhof entsteht; innen fehlen sie. Die kaum gewölbten Bauchwände gehen hier vielmehr mit einer gleichmäßigen Rundung in die Innenwände über. Es ist nur ein ganz enges, quergestelltes Lumen in der Mitte der Schließzellen vorhanden.

Einen ganz anderen Eindruck rufen die Spaltöffnungen der Blattoberseite hervor (Fig. 10 B), die hier in den Längsrinnen des Blattes liegen. Im einzelnen sind die Schließzellen und auch die verhältnismäßig kleinen Nebenzellen noch 4–5 mal so tief eingesenkt wie auf der Unterseite, so daß eine bedeutende äußere Atemhöhle entsteht. Auch die Form ist eine andere. Während die Schließzellen auf der Unterseite etwa doppelt so hoch wie breit sind, ist hier die Höhe und Breite etwa gleich und zwar der Breite der vorigen entsprechend. So nähert sich der Umriß der Schließzellen einem Kreise, der nur durch kleine äußere Hörnchen unterbrochen ist. Das enge Lumen ist so ausgebildet, wie es für die Unterseite beschrieben wurde.

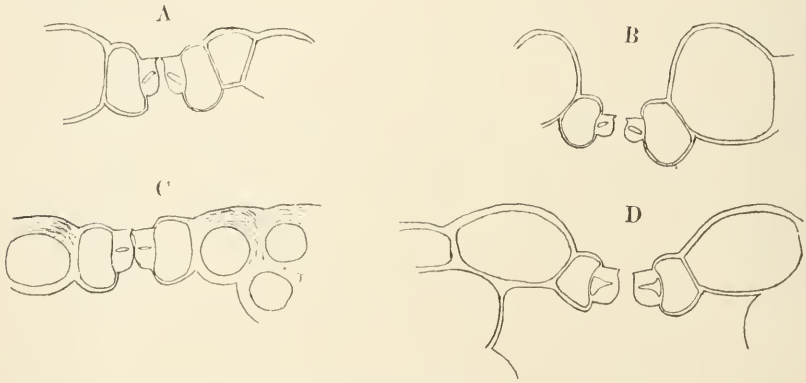

Fig. 10. Spaltöffnungen von *Festuca arundinacea*.
A Auf der Unterseite, B der Oberseite der Blätter. C Auf der Außenseite, D der Innenseite der Blattscheiden.

Ähnliche Unterschiede wie auf der Unter- und Oberseite der Blattspreite finden wir auch auf beiden Seiten der Blattscheiden. Die Spaltöffnungen der Außenseite (Fig. 10 C), denen auch die des Stengels in allen Stücken gleichen, unterscheiden sich von den eben beschriebenen der Blattunterseite nur dadurch, daß sie in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, die sich mit Ausnahme der Nebenzellen durch außerordentlich dicke, deutlich geschichtete Wände auszeichnet.

Ganz andere Spaltöffnungen finden wir dann aber auf der Innenseite der Scheide (Fig. 10 D). Hier liegen die Schließ- und Nebenzellen wiederum stark eingesenkt und bilden eine trichterförmige äußere Atemhöhle. Die Form entspricht im allgemeinen der auf der Blattoberseite, da Höhe und Breite der Schließzellen

sich gleichen; nur sind diese hier bedeutend größer. Auch ist das Lumen hier etwas größer und anders gestaltet, streitaxtförmig. An der Zentralspalte ist es sehr schmal, verbreitert sich dann aber zur Rückenwand hin, so daß diese in größerer Ausdehnung recht dünn ist.

Im allgemeinen stimmen mit den Spaltöffnungen des Stengels und der Scheidenaußenseite auch die des Rhizoms überein, wenn man so den von mir untersuchten unterirdischen Teil des Stengels bezeichnen kann, der auch in seinen anatomischen Merkmalen ganz dem oberirdischen gleicht. Indessen ist hier der ganze Spaltöffnungsapparat nicht unbedeutend größer.

16. *Psamma baltica.*

In mancher Beziehung finden wir bei dieser Pflanze Übereinstimmungen mit der eben besprochenen. Die Blattspreite trägt auf der Unterseite keine Spaltöffnungen. Auf der Oberseite gleichen die Schließzellen im allgemeinen denen von *Festuca arundinacea.* Sie sind nur viel kleiner als jene und auch die äußeren Hörnchen sind noch weniger ausgebildet. Die Lage zur Epidermis zeigt interessante Verhältnisse (Fig. 11). Im inneren Winkel der auch hier vorkommenden Längsrinnen der Blattoberseite bildet die Epidermis die hohen großlumigen Gelenkzellen, die im Zusammenhang mit dem Einrollungsmechanismus des Blattes stehen. Liegen die Spaltöffnungen nun in deren Bereich — es handelt sich nur um die Übergangszone — so erscheinen sie tief eingesenkt, liegen sie aber weiter von ihnen entfernt, also der Oberfläche zu, so finden wir sie in gleicher Höhe mit der hier gewöhnlich ausgebildeten Epidermis.

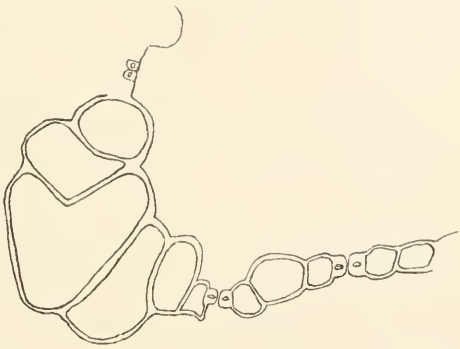

Fig. 11. Lage der Spaltöffnungen in den Längsrinnen der Blattoberseite von *Psamma baltica.*

Die Spaltöffnungen auf der Außenseite der Blattscheiden zeigen wiederum dieselbe Form wie bei *Festuca arundinacea.* Nur liegen sie hier etwas eingesenkt. Ebenso finden wir auch auf der Innenseite ähnliche Spaltöffnungen wie bei jener Pflanze. Doch

sind sie hier bedeutend kleiner und zeigen ein engeres Lumen, das mehr dem der Scheidenaußenseite entspricht. Auch ist die Einsenkung hier nicht ganz so stark, so daß die Lage zur Epidermis auf Außen- und Innenseite gleich ist.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite. Doch ist ihre Verteilung eine ungleiche. Am zahlreichsten finden sie sich unterhalb der Knoten, sie fehlen dagegen in den unteren Teilen des Internodiums, wo ausschließlich Festigkeitsgewebe der Epidermis angelagert ist.

Das typisch ausgebildete Rhizom trägt viele Spaltöffnungen. Im Flächenbilde sieht man, daß sie ganz lokal gelb gefärbt sind. Ein Querschnitt zeigt dann auch, daß diese Spaltöffnungen, die übrigens in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, funktionsuntüchtig sind. Sie weisen die verschiedensten zusammengedrückten Formen auf und sind überall, auch in der inneren Atemhöhle, durch gelbe Einlagerungen verklebt, und zwar schon zu einer Zeit, wo die übrige Epidermis noch vollkommen intakt ist.

17. *Psamma arenaria.*

Vergleichen wir die Spaltöffnungen dieser Pflanze mit denen von *Psamma baltica*, so finden wir große Ähnlichkeiten. So stimmen sie am Stengel an Verteilung, Form und Lage zur Epidermis völlig überein. Ihnen gleichen auch die der Außenseite der Blattscheide, die allerdings mittelmäßig eingesenkt liegen. Im Gegensatz hierzu und zu den entsprechenden der letzten beiden Pflanzen liegen die Spaltöffnungen auf der Innenseite flacher als auf der Außenseite, fast in gleicher Höhe mit der Epidermis. Ihre Form stimmt mit jener von *Ps. baltica* überein. Doch sind die Schließzellen hier größer und bedeutend weitlumiger, so daß die Spaltöffnungen im Flächenbilde bisweilen kaum noch den Eindruck von Gramineenspaltöffnungen machen. Da wir später ähnliche Fälle in ausgeprägterer Form bei *Zea Mays* wiederfinden, sollen dort diese Verhältnisse genauer erörtert werden.

Eine weitere Übereinstimmung in der Form finden wir bei den Spaltöffnungen der Blattspreite, die nur auf der Oberseite in Rinnen vorkommen. Sie sind ebenfalls etwas eingesenkt; zwar variiert ihre Tiefenlage etwas, jedoch völlig unabhängig von der Lage der Gelenkzellen.

Die Form der Spaltöffnungen auf dem typisch ausgebildeten Rhizom stimmt mit der des Stengels überein; doch liegen sie hier

nicht eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis. In den jüngsten Stadien finden sich normal gebaute, funktionstüchtige Spaltöffnungen. In etwas älteren Stadien sterben sie zunächst ab, kollabieren und zeigen starke Einlagerungen. Dann gehen aber auch bald die ganzen äußeren Zellagen zugrunde.

18. *Calamagrostis Epigeios.*

Auch bei dieser Pflanze finden wir manche Übereinstimmung mit den bisher beschriebenen Gramineen. Die Blattspreite zeigt hier wieder auf beiden Seiten Spaltöffnungen, die sich in Form und Lage gleichen. Ihre Form stimmt mit jener von *Psamma baltica* und *Ps. arenaria* überein. Sie liegen etwa in gleicher Höhe mit der Epidermis und zeigen kaum eine Einsenkung.

Die Spaltöffnungen der Blattscheide sind auf deren Außenseite etwas eingesenkt und zeigen wieder die hohe und schmale Form der Schließzellen und das enge, quergestellte Lumen. Dennoch ist die Breite der Höhe gegenüber etwas bedeutender als bei den anderen Pflanzen. — Auf der Innenseite sind die Spaltöffnungen außerordentlich tief eingesenkt, so daß eine große äußere Atemhöhle entsteht. Ihre Form entspricht am meisten der von *Psamma baltica;* doch hat hier in bezug auf das Verhältnis von Höhe zur Breite schon eine große Annäherung an die der Scheidenaußenseite stattgefunden.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite; nur sind sie hier nicht eingesenkt, sondern liegen mit der Epidermis in gleicher Höhe. — Ihnen gleichen auch die des Rhizoms, die allerdings etwas größer sind.

19. *Zea Mays.*

Die Spaltöffnungen der Blattspreite, des Stengels und der Scheidenaußenseite sind überall von gleichem Typus. Nur liegen sie im ersten Fall etwas eingesenkt, in den beiden anderen dagegen in der Höhe der Epidermis. Überall zeigt sich der Gramineentypus. Die Hantelform der Schließzellumina ist schon im Flächenbilde (Fig. 12 A) sofort zu erkennen, und der mittlere Teil zeigt im Querschnitt (Fig. 12 B) das typische enge Lumen und die starke Verdickung der Wände.

Betrachten wir nun aber die Spaltöffnungen der Innenseite der Scheide, so fällt uns sofort auf, daß an Stelle des erwarteten Gramineentypus ein ganz anderer getreten ist, der mit dem der

Liliaceen übereinstimmt. Im Flächenbilde (Fig. 12 C) ist von der Hantelform der Lumina nichts zu merken, vielmehr haben wir hier zwei schlauchförmige Schließzellen vor uns, deren Wände überall annähernd gleich stark erscheinen. Ein Querschnitt (Fig. 12 D) durch den mittleren Teil bestätigt uns dieses. Die Gestalt der Schließzellen, die in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, ist etwa kreisrund; nur winzige äußere und innere Hörnchen ragen hervor. Alle Wände sind nur von mäßiger Dicke, etwa von jener der übrigen Epidermiszellen. Die Funktion eines starren Verbindungsstückes, die dieser mittlere Teil bei einer typischen Gramineenspaltöffnung übernehmen würde, kann hier also auf keinen

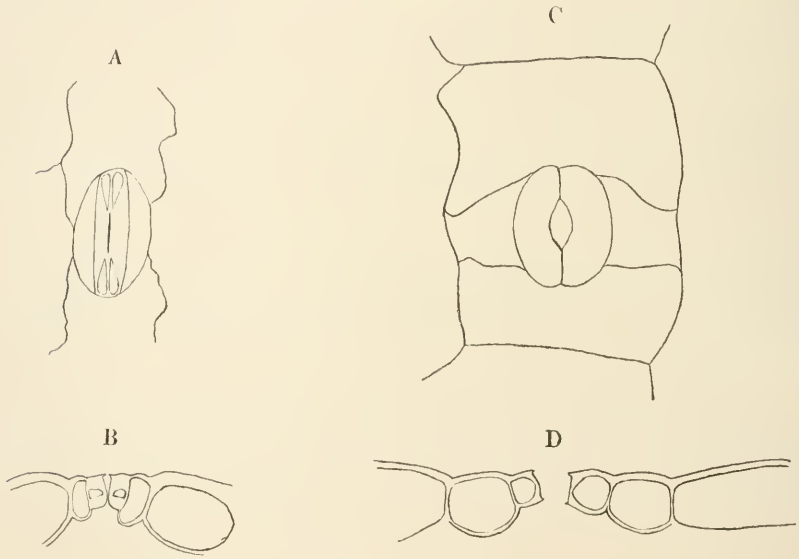

Fig. 12. Spaltöffnungen von *Zea Mays*.
A Flächenansicht, B Querschnitt auf der Außenseite der Blattscheiden. C Flächenansicht, D Querschnitt auf der Innenseite der Blattscheiden.

Fall erfüllt werden. Die Mechanik des Apparates muß also auch eine andere sein. Dieses können wir auch schon im Flächenbilde daran erkennen, daß die Spalte im geöffneten Zustande eine weite elliptische Form einnimmt, wie es beim Liliaceentypus der Fall ist, während bei einer typischen Gramineenspaltöffnung die mittleren Teile annähernd parallel auseinandertreten würden. Auch erinnert die ganze Anordnung und Form der Nebenzellen im Gegensatz zur Scheidenaußenseite, wo typische Gramineenspaltöffnungen vorhanden sind, sofort an die Bilder von Liliaceenspaltöffnungen, wie wir sie

so oft für *Tradescantia* z. B. in den Lehrbüchern abgebildet finden. Die Schließzellen liegen in der Mitte der gewaltigen Epidermiszellen, von zwei etwa quadratischen Nebenzellen seitlich begrenzt. Allerdings ist zu bemerken, daß dieser reine Liliaceentypus sich immerhin selten findet. Häufiger noch zeigen sich Anklänge resp. Übergänge zum Gramineentypus. Dieses kann man am besten auf Längsschnitten und solchen Querschnitten erkennen, welche die Enden der Spaltöffnungen getroffen haben. Da zeigt sich dann nicht selten, daß hier bei größerer Zartheit der Wände das Lumen gegenüber den mittleren Partien anschwillt und so mehr oder weniger deutlich Anklänge an die Hantelform hervorruft. Eine weitere Annäherung an den Gramineentypus kommt dann bei einigen Spaltöffnungen dadurch zustande, daß die Schließzellen in ihrer Mitte doch noch etwas dickwandiger sind und sich dadurch auch schon im Flächenbilde die Hantelform des Lumens erkennen läßt. Dann haben wir es im Prinzip mit ähnlichen Stadien zu tun, wie wir sie auf der Scheideninnenseite von *Psamma arenaria* fanden, wo die Lumina verhältnismäßig groß sind, sonst aber gewöhnlich das Charakteristische einer Gramineenspaltöffnung gewahrt bleibt und nur in seltenen Fällen auch dort im Flächenbilde annähernd der Liliaceentypus erscheint.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Blattscheiden finden sich auch an der Keimblattscheide (vgl. O. Porsch).

20. *Pinus montana.*

Von dieser Pflanze habe ich nur die Nadeln untersucht, die ja paarweise am Ende von Kurztrieben stehen. Ein Scheidenteil fehlt zwar; unten liegen die Nadeln jedoch so dicht aneinander, daß zwischen ihnen die Bedingungen für die Ausbildung der Spaltöffnungen ähnliche sind wie sonst in der Scheide. Tatsächlich zeigen hier auch die Spaltöffnungen, die überall den Gymnospermentypus aufweisen, hinsichtlich der Art ihrer Einsenkung einen Unterschied gegenüber denen der anderen Teile. Machen wir hier einen Querschnitt, so sehen wir, daß die Spaltöffnungen auf der Peripherie des halbkreisförmigen Schnittes (Fig. 13 A) außerordentlich tief eingesenkt sind. Die äußere Atemhöhle ist außergewöhnlich hoch und schmal, verengt sich der Öffnung zu gar noch etwas. An den Berührungsstellen der Nadeln, wo auch die übrigen Epidermiszellen nicht so verdickt sind wie auf der Peripherie, beträgt die Höhe

der Atemhöhle nur etwa $^2/_3$ von derjenigen der soeben beschriebenen (Fig. 13 B). Der Hauptunterschied liegt jedoch darin, daß sich hier die Atemhöhle nach außen zu nicht verengt, sondern sogar trichterförmig erweitert.

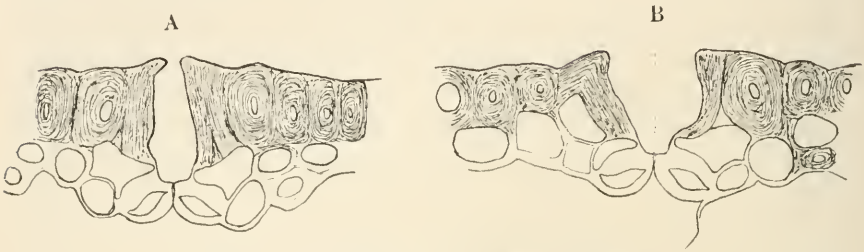

Fig. 13. Spaltöffnungen von *Pinus montana*.
A Auf der freiliegenden Peripherie der Nadeln, B auf der Berührungsfläche der Nadelpaare.

Untersuchen wir Teile der Nadeln, die sich nicht mehr berühren, also weiter der Spitze zu liegen, so verwischt sich dieser Unterschied mehr und mehr. Weiter nach der Basis zu verschwinden die Spaltöffnungen endlich zunächst an den Berührungsstellen, dann auch auf der Peripherie.

Einige weitere Untersuchungen, die ich an anderen Pflanzen anstellte, haben den beschriebenen Ergebnissen gegenüber nichts Neues geliefert. Doch können sie dazu dienen, einige im allgemeinen Teile zu besprechende Resultate zu bestätigen. Untersucht wurden einzelne Teile von: *Honckenya peploides*, *Gratiola officinalis*, *Saponaria officinalis*, *Physalis Alkekengi*, *Aegopodium Podagraria*, *Carex virens* und *C. arenaria*, *Mischanthus sinensis*, *Cyperus alternifolius*, *Musa Ensete*, *Chamaedorea concolor* und *Ch. Karvinskiana*.

B. Allgemeiner Teil.

Die speziellen Untersuchungen, von denen besonders die von *Oxalis* (Fig. 1), *Tussilago* (Fig. 2), *Petasites officinalis*, *Lysimachia* (Fig. 5) und *Festuca* (Fig. 10) hervorzuheben sind, haben gezeigt, daß noch eine viel größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates einer einzelnen Pflanze herrscht, als man

nach den bisherigen, in der Einleitung erwähnten Angaben anzunehmen geneigt war. Berücksichtigt man noch, daß auch die Blütenteile, die in dieser Arbeit nicht behandelt werden, eigenartige Spaltöffnungsformen aufweisen, so kann man fast sagen, daß jedes einzelne Organ selbst bei großer Übereinstimmung mit den übrigen in bezug auf äußere Verhältnisse dennoch seinen eigenen Spaltöffnungsapparat besitzt. Dieser kann sich im extremen Fall von dem der übrigen Organe nicht allein durch anatomische Merkmale unterscheiden, sondern bisweilen sogar einen völlig abweichenden Funktionstypus aufweisen, wie wir es z. B. neben dem bei *Zea Mays* (Fig. 12) ausführlich behandelten Fall auch noch bei *Oxalis* (Fig. 1) zwischen Blattspreite und Stiel fanden. Schließlich können ja, wie die Untersuchungen lehren, selbst an demselben Organ mehrere Arten auftreten.

Es wird nunmehr zunächst unsere Aufgabe sein, nach etwaigen Gesetzmäßigkeiten zu suchen, nach denen sich die Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite, denen wir ja wegen ihrer besonderen äußeren Verhältnisse in erster Linie unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollten, von denen der anderen Organe unterscheiden oder ihnen gleichen. Sodann wird uns aber noch die Frage zu beschäftigen haben, welche ökologischen oder sonstigen Faktoren die allgemeinen Merkmale und Abweichungen hervorgerufen haben können.

Die Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite im Vergleich mit denen des Stengels und der Scheidenaußenseite.

Bevor wir uns nun der ersten Hauptaufgabe unserer Arbeit zuwenden, müssen wir uns zunächst fragen, mit welchen Spaltöffnungen wir denn diejenigen des Rhizoms und der Scheideninnenseite in Parallele setzen dürfen. Da ist es wohl für das Rhizom, den unterirdischen Stengelteil, nicht zweifelhaft, daß hierfür zum Vergleich der morphologisch gleichwertige oberirdische Stengel heranzuziehen ist. Und auch für die Scheideninnenseite erledigt sich die Frage sehr leicht, weil wir in der Außenseite des gleichen Organs die gewünschte Parallele zum Vergleich der Spaltöffnungen besitzen. Dennoch durfte diese Feststellung auf keinen Fall unterbleiben, da wir in einem späteren Kapitel noch sehen werden, daß die Vernachlässigung dieses Punktes bisweilen zu recht fragwürdigen Resultaten führen kann.

Bei dem nunmehr genauer durchzuführenden Vergleich der Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite mit denen der entsprechenden frei liegenden Teile wollen wir zunächst ihre Lage zur Epidermis untersuchen, da diese es gerade ist, welche die Spaltöffnung in hohem Maße charakterisiert. Sodann aber wird es uns auch nicht weniger interessieren, inwieweit sich Abweichungen oder Übereinstimmungen in der Ausbildung der Schließzellen selbst finden.

Die Lage des Spaltöffnungsapparates zur Epidermis.

Für die Spaltöffnungen des Rhizoms können wir unsere Erfahrungen dahin zusammenfassen, daß sie das Bestreben zeigen, die gleiche Höhe der Epidermisaußenwand zu erlangen oder diese um ein minimales Stück zu überragen. Im letzten Falle liegen sie dann gewöhnlich auf der Höhe sanfter Gewebekuppen, die von den Schließzellen selbst und den Nachbarzellen gebildet werden.

Zeigen nämlich die Spaltöffnungen des Stengels oder Blattstiels, die ja zum Vergleich herangezogen werden müssen, eine Einsenkung, so finden wir sie am Rhizom gewöhnlich in gleicher Höhe mit der Epidermis oder diese minimal überragend. So ist es bei *Petasites niveus* (Fig. 3), *Polygonatum* (Fig. 6), *Psamma arenaria* und *Ps. baltica*. Nur bei *Eryngium* und *Convallaria* wird die Höhe der Epidermis am Rhizom nicht ganz erreicht, und die Spaltöffnungen erscheinen somit noch eingesenkt, übrigens bei *Eryngium* bei weitem nicht so stark wie am Stengel. Eine tiefere Einsenkung wie am Stengel kam nie zur Beobachtung. — Liegen die Spaltöffnungen des Stengels dagegen in gleicher Höhe mit der Epidermis, so tritt am Rhizom der Lage nach gewöhnlich kaum eine Veränderung ein. Als Beispiel hierfür mögen folgende Pflanzen dienen: *Oxalis* (Fig. 1), *Circaea*, *Petasites albus*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Saponaria*, *Physalis Alkekengi*. Nur bei *Lysimachia* (Fig. 5), bei der die Spaltöffnungen des unteren Stengelteils in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, sind sie am Rhizom bedeutend emporgehoben. — Finden wir endlich die Spaltöffnungen des Stengels auf der Spitze weit hervorragender Papillen wie bei *Tussilago* (Fig. 2), *Petasites officinalis* oder *Arum* (Fig. 7), so ist diese lokale Erhebung am Rhizom entweder viel unbedeutender, wie es bei *Petasites* der Fall ist, oder es liegen die Spaltöffnungen sogar in gleicher Höhe mit der Epidermis, wie es die beiden anderen Pflanzen zeigen.

Ähnliche Verhältnisse wie an den Rhizomen finden wir auch, wenigstens in den wenigen von mir untersuchten Fällen, bei den Niederblättern. Ihre Spaltöffnungen gleichen der Form nach bald denen des Stengels, bald nehmen sie eine Mittelform zwischen denen der Stengel und der Blätter ein[1]). Nur bei *Polygonatum* und *Convallaria* finden wir sie in einer geringen Einsenkung, die wenigstens bei der letzten Pflanze hinter derjenigen am Laubblatt oder gar am Stengel weit zurückbleibt. In gleicher Höhe mit der Epidermis liegen die Spaltöffnungen bei *Arum*, *Gratiola* und teilweise auch bei *Oxalis* und *Lysimachia;* bei diesen beiden letzten Pflanzen können sie aber auch, je nachdem sie der Innen- oder Außenseite angehören, die Epidermis um ein minimales Stück überragen, wie wir es auch am Rhizom nicht selten finden.

Untersuchen wir jetzt die Innenseite der Blattscheiden, so finden wir hier ziemlich ähnliche Verhältnisse. Auch hier herrscht im allgemeinen die Neigung, die Höhe der Epidermis zu erlangen. Ein Überragen derselben habe ich nie beobachtet.

Liegen die Spaltöffnungen auf der Außenseite der Scheide eingesenkt, so liegen sie auf der Innenseite im allgemeinen der Epidermisoberfläche näher. Diese wird vollkommen erreicht bei *Mischanthus sinensis*, *Chamaedorea concolor*, *Eryngium* (Fig. 9) und *Convallaria* (Fig. 8), jedoch nur fast bei *Psamma arenaria*. Die gleiche Lage auf Außen- und Innenseite zeigt sich bei *Psama baltica* und *Thapsia*, wo die Spaltöffnungen also beiderseits etwas eingesenkt liegen. Die entgegengesetzte Tatsache, daß die Einsenkung auf der Innenseite stärker ist, finden wir nur bei *Calamagrostis*. — Liegen die Spaltöffnungen der Außenseite in gleicher Höhe mit der Epidermis, so ist es im allgemeinen ebenso auf der Innenseite. Als Beispiel hierfür diene: *Polygonum*, *Zea Mays* (Fig. 12), *Chamaedorea Karvinskiana* und *Cyperus alternifolius*. Die einzige Ausnahme hiervon bildet *Festuca* (Fig. 10), bei der die Spaltöffnungen der Innenseite eine Einsenkung erfahren. — Finden wir endlich die Spaltöffnungen der Außenseite emporgehoben, sei es nur minimal wie bei *Archangelica* oder gar auf der Spitze hoher Papillen wie bei *Petasites officinalis*, so liegen sie auf der Innenseite in der Höhe der Epidermisaußenwand.

---

1) Da ich im einzelnen nicht verfolgt habe, ob die Niederblätter der untersuchten Pflanzen aus der ganzen Blattanlage oder nur aus dem Blattgrunde hervorgehen, so war ein Vergleich mit den entsprechenden entwickelten Organen nicht durchführbar.

Dem Rhizom gegenüber besteht hier auf der Scheideninnenseite der einzige Unterschied also nur darin, daß die Epidermis wenigstens bei allen hier untersuchten Fällen niemals von der Spaltöffnung überragt wird. Sonst zeigt sich auch hier das Bestreben, einen Ausgleich nach der Epidermisaußenfläche hin zu erzielen.

Die Ausbildung der Schließzellen.

Untersuchen wir nunmehr auch, welche gemeinsamen Unterschiede sich, abgesehen von ihrer Lage zur Epidermis, in dem Bau der Spaltöffnungen selbst zeigen und zwar zunächst die primären, schon bei ihrer Anlage ausgebildeten. Später erst sollen im Zusammenhang jene sekundären Veränderungen besprochen werden, die erst nachträglich hervorgerufen sind. Daß sich allerdings nicht in allen Fällen eine scharfe Trennung durchführen läßt, braucht wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden.

Primäre Unterschiede.

Da für diese Frage die Blattscheiden klarere Verhältnisse aufweisen, wollen wir uns ihnen zunächst zuwenden. Da läßt sich zuerst als fast allgemein feststehende Tatsache beweisen, daß die Spaltöffnungen der Innenseite einen viel feineren Bau besitzen als die der Außenseite. Die Bauchwände, besonders aber die Außen- und Innenwände der Schließzellen sind viel zarter. Dieses tritt natürlich dann besonders in die Erscheinung, wenn die Spaltöffnungen der Scheidenaußenseite recht starke Wände besitzen; es tritt zurück, wenn sie schon dort recht zart sind. Als besonders geeignete Beispiele, die zartere Konstruktion der Schließzellen auf der Scheideninnenseite zu zeigen, mögen folgende Pflanzen dienen: *Polygonum*, *Eryngium* (Fig. 9), *Chamaedorea Karvinskiana*, *Archangelica*, *Cyperus alternifolius*, *Thapsia*, sodann einige Gräser wie *Psamma arenaria*, *Ps. baltica*, *Festuca* (Fig. 10) und *Zea Mays* (Fig. 12). Während nun aber bei den erstgenannten Pflanzen die äußeren Konturen der Spaltöffnungen der Innenseite im allgemeinen denen an der Außenseite gleichen und der zartere Bau der Schließzellen allein durch Vergrößerung der Lumina erreicht wird, ist es bei den letztgenannten Gräsern anders. Hier zeigt uns das Querschnittsbild auch eine andere Form, so daß wir es hier scheinbar mit ganz anderen Spaltöffnungen zu tun haben als auf der Außen-

seite. Dort sind die Schließzellen sehr hoch und schmal und besitzen in ihrer Mitte ein äußerst enges, quergestelltes Lumen; auf der Scheideninnenseite sind sie dagegen ungefähr so breit wie hoch und zeigen ein bedeutenderes Lumen. Während dieses jedoch bei *Calamagrostis* fast noch so eng ist wie auf der Außenseite, so daß der Bau der Schließzellen nur deshalb zarter erscheint, weil diese hier bei weitem nicht so hoch sind, so nimmt das Lumen bei *Psamma baltica* und *Festuca* aber bedeutend an Größe zu und erreicht dann bei *Ps. arenaria* und *Zea Mays* seine größte Ausdehnung. Bei dieser letzten Pflanze finden wir ja auch insofern den extremsten Fall der Abweichungen zwischen den Spaltöffnungen der beiden Scheidenseiten, als sich hier, wie schon früher genau ausgeführt wurde, völlig verschiedene Funktionsweisen herausgebildet haben.

Zum Schluß verdient vielleicht noch eine andere Tatsache, die mir verschiedentlich aufgestoßen ist, erwähnt zu werden, weil sich eine Parallele hierzu bei den Rhizomen wiederfindet. In verschiedenen Fällen, wie bei *Eryngium*, *Polygonum*, *Cyperus alternifolius*, *Psamma arenaria* und *Zea Mays*, also zum großen Teil bei jenen Pflanzen, die auch den zarten Bau der Schließzellen auf der Scheideninnenseite aufweisen, sind die Spaltöffnungen hier teilweise sogar bedeutend größer als auf der Außenseite.

Wenden wir uns nun, an diese Tatsache anknüpfend, der Betrachtung der Rhizome zu, so finden wir auch hier, daß die Spaltöffnungen auf dem Rhizom oft größer sind als am Stengel, so z. B. bei *Oxalis*, *Petasites niveus*, *Polygonatum*, *Physalis Alkekengi*, *Festuca* und *Calamagrostis*.

Die für die Scheideninnenseite festgestellte Tatsache, daß dort die Schließzellwände zarter sind als auf der Außenseite, findet hier am Rhizom dem oberirdischen Stengel gegenüber keine Parallele. Im allgemeinen herrscht vielmehr in der Stärke der Schließzellwände an den beiden Teilen eine große Übereinstimmung, und nur äußerst selten finden wir einmal eine Ausnahme hiervon. — Im übrigen sind die primären Unterschiede zwischen den Spaltöffnungen des Rhizoms und Stengels, die im speziellen Teil genauer besprochen worden sind, sehr verschiedener Art, so daß es nicht möglich ist, sie allgemeinen Gesichtspunkten unterzuordnen. Immerhin sei jedoch darauf hingewiesen, daß am Rhizom die Tendenz zu herrschen scheint, auch die inneren Hörnchen der Schließzellen etwas stärker herauszudifferenzieren, wie es die Rizome von *Tussilago* (Fig. 2 D)

und *Petasites niveus* (Fig. 3 B) und in geringerem Maße auch das von *Arum maculatum* zeigen.

Sekundäre Unterschiede.

Untersuchen wir nunmehr, inwiefern sich die Spaltöffnungen noch nachträglich verändern, so ist ganz allgemein zu sagen, daß sich in vielen Fällen das Bestreben der Pflanze zeigt, die Spaltöffnungen an diesen Stellen noch nachträglich in ihrer Funktion zu beschränken oder sie ganz auszuschalten. Diese Tendenz findet in anderer Weise ihren Ausdruck auch darin, daß die Spaltöffnungen hier oft von vornherein ganz fehlen. So habe ich sie nie gefunden an den Rhizomen von *Carex arenaria*, *Asarum Europaeum*, *Lysimachia verticillata*, *Euphorbia Cyparissias* u. a., sowie auch niemals auf der Scheideninnenseite von *Tradescantia discolor* und *Tr. cebrina*, *Luzula vernalis* und *L. albida*, *Allium carinatum* und *A. Victorialis*, *Gentiana cruciata*, *Aechmea Weilbachii* und vielen anderen. — Die angewandten Mittel, die Ausschaltung noch nachträglich zu erreichen, sind verschieden. Da sie aber am Rhizom, an den Niederblättern und auf der Scheideninnenseite im allgemeinen derselben Natur sind, so mögen sie für diese verschiedenen Organe doch zu gleicher Zeit nebeneinander besprochen werden.

In einer großen Reihe von Fällen finden wir Einlagerungen von wachs- oder harzartigen Substanzen, welche den Porus verstopfen, indem sie bald Vor- oder Hinterhof, bald aber auch außerdem noch die ganze innere Atemhöhle anfüllen. Während sich nun mitunter wie etwa bei *Tussilago* und den jungen Stadien von *Polygonatum* die Pflanze hiermit begnügt, so gehen aber oft nebenher noch bedeutende Veränderungen vor sich. Es sterben die Schließzellen frühzeitig ab; sie verlieren ihren Inhalt, werden kollabiert, um nun verklebt mit den wachsartigen Einlagerungen einen festen Verschluß nach außen hin zu bilden. Solche Fälle zeigen sich am Rhizom von *Psamma arenaria* und *Ps. baltica*, am Niederblatt von *Convallaria* und auf der Scheideninnenseite von *Archangelica*. Besonders hervorgehoben sei noch, daß das Absterben der Schließzellen durchaus lokal vor sich geht, daß die Zellen der übrigen Epidermis zu jener Zeit also noch vollkommen unversehrt sind.

Ein anderes Mittel, die Spaltöffnungen noch nachträglich zu verschließen, nimmt wohl seinen Ausgang von der Tatsache, die

schon im vorigen Kapitel hätte erwähnt werden können, daß die Atemhöhle an diesen Teilen der Pflanzen oft außerordentlich stark reduziert ist. Beispiele hierfür liefern die Rhizome von *Tussilago*, *Petasites niveus* und *P. officinalis*, *Eryngium*, *Polygonum* und *Arum*, ferner die Niederblätter von *Oxalis* und *Polygonatum* und endlich die Scheideninnenseiten von *Archangelica* und *Thapsia*. In vielen Fällen tritt nun ein fester Verschluß der Spaltöffnungen dadurch ein, daß die Zellen, welche die Atemhöhe begrenzen, in diese hineinwachsen und eine Zelle sogar zwischen die Schließzellen dringt und so den Porus fest verschließt. Dieses habe ich in einem Falle am Rhizom von *Eryngium* beobachtet, viel häufiger aber dann am Rhizom von *Petasites officinalis*, *Circaea*, *Lysimachia* und *Polygonatum* (Fig. 6 D) und ferner auf der Scheideninnenseite von *Thapsia*.

Nun bleibt jedoch häufig am Rhizom das Wachstum der unter den Spaltöffnungen liegenden Zellen nicht dabei stehen, daß sie durch ihr Hineinwachsen in die Atemhöhle den Porus verschlossen haben. Vielmehr treten nun in diesen Zellen von neuem Teilungen auf; die Epidermis wird durch die Gewebezunahme lokal emporgehoben und zerreißt, so daß endlich Gebilde entstehen, die dem äußeren Aussehen nach den Lenticellen gleichen, sich von ihnen aber, wie ich nachweisen konnte, meistens grundsätzlich dadurch unterscheiden, daß keine Luftlücken vorhanden sind. In diesen Fällen handelt es sich also scheinbar um eine Art Wundkorkbildung. Während sich nun bei *Petasites officinalis* zuweilen solche Gebilde fanden, die noch Luftkanäle zeigten, und neben diesen jene Korkgewebe bestanden, die keine Luftlücken aufweisen (Fig. 4 B), so habe ich bei *Circaea*, *Lysimachia* und *Polygonatum* nie Intercellulargänge gefunden. Diese drei Pflanzen bilden in der Folge, wie sie genannt sind, eine Reihe, in der sich die Steigerung des lokalen Verschlusses durch diese Wundkorkbildung bis zum extremsten Fall verfolgen läßt. Während nämlich bei *Circaea* diese Bildungen nicht allein an die Spaltöffnungen gebunden sind, sondern die Pflanze auch auf geringfügige Verwundungen gewöhnlicher Epidermiszellen hin mit einer gleichen Wundkorkbildung reagiert, so zeigt die Untersuchung von *Lysimachia*, daß hier diese Bildung ganz spezifisch nur unter den Spaltöffnungen auftritt. Während jedoch bei dieser Pflanze hierdurch gewissermaßen die allgemeine Bildung des Periderms eingeleitet wird, in das sich die Kuppen des Wundkorkes dann seitlich fortsetzen, so bleibt bei *Polygonatum*

die Korkbildung auch weiterhin noch vollkommen lokal auf die Spaltöffnungen beschränkt. Die ganze übrige Epidermis bleibt noch unversehrt, da Peridermbildung erst sehr spät eintritt. So werden dann unterhalb der Spaltöffnungen ganz lokal charakteristisch linsenförmige Partien lückenloser Korkreihen gebildet, die sich bis in die Epidermis hinein fortsetzen, indem deren Zellen fast radiär geteilt werden.

Anhang. Einige Vergleichsmomente für die Spaltöffnungen der oberirdischen Teile. Im Anschluß an die Befunde über die Unterschiede der Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite denen der entsprechenden freiliegenden Teile gegenüber möchte ich nun, wenn es auch nicht zu meiner engeren Aufgabe gehört, noch kurz einige Punkte erwähnen, die sich beim Vergleich der oberirdischen Teile ergeben haben.

Die Spaltöffnungen des Stengels und Blattstiels gleichen sich fast ohne Ausnahme. Stellen wir ihnen die der Blätter gegenüber, so werden wir auch bei großer Verschiedenheit in der Form doch im allgemeinen finden, daß diejenigen des Stengels die bedeutendere Größe besitzen und ferner die Wände der Schließzellen stärker entwickelt haben. Nur sehr selten finden wir einmal eine Ausnahme hiervon. In der Form und Funktionsweise stimmen beide Arten bisweilen völlig überein, bisweilen zeigen sie aber auch nicht die geringste Ähnlichkeit miteinander.

Vergleichen wir ferner die Spaltöffnungen der Scheidenaußenseite mit denen der übrigen Teile der Pflanze, so zeigt sich, daß sie der Form nach ohne Ausnahme denen des Stiels oder Stengels gleichen, was sich nach der Ausbildung der Scheiden auch erwarten ließ, da diese in ihrem ganzen morphologischen und sonstigen anatomischen Bau besonders gerade an der Außenseite große Ähnlichkeit mit dem Stengel aufweisen.

Ökologische Bedeutung der Spaltöffnungsunterschiede und ihre etwaigen Ursachen.

Nunmehr wird es noch unsere Aufgabe sein zu untersuchen, welche Bedeutung und Ursachen den gefundenen Unterschieden zugrunde liegen. Um die etwaige ökologische Bedeutung einer Spaltöffnungsform verstehen zu können, müssen wir uns zunächst einmal klar zu machen suchen, in welcher Weise Klima und Lebens-

bedingungen zu wirken pflegen. Da zeigt sich nun, daß sich die Spaltöffnungen xerophiler Pflanzen neben dem starken Bau der Schließzellen besonders durch ihre oft recht tiefe Einsenkung unter die Epidermis auszeichnen. Daß hierdurch ein Schutz der ganzen Pflanze gegen zu starke Transpiration und zugleich ein Schutz für die nunmehr in feuchter Umgebung befindlichen Schließzellen erreicht wird, ist wohl kaum zweifelhaft. Bei Pflanzen feuchterer Standorte nun, die dieses Schutzes nicht bedürfen, liegen die Spaltöffnungen dementsprechend im allgemeinen auch nicht eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis. Im extremen Fall ragen sie sogar teilweise bedeutend über die Epidermis hervor, was allerdings auch bei Pflanzen trocknerer Standorte vorkommen kann, wenn alle Spaltöffnungen sich im Innern windstiller Höhlen befinden. Für diese letzten Tatsachen müssen wir uns nun allerdings allein mit der Feststellung begnügen, da eine einwandfreie Erklärung hierfür noch nicht gefunden ist.

Untersuchen wir nun einmal, welche äußeren Verhältnisse am Rhizom und in der Scheide im Gegensatz zu den übrigen Organen herrschen und wie der geschilderte Befund hiermit in Einklang zu bringen ist. Da ist es wohl nicht zweifelhaft, daß sowohl in der Scheide wie am Rhizom im allgemeinen stets relativ feuchte Luft vorhanden ist, daß wenigstens die Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes hier viel unbedeutender sind als an der freien Luft und niemals ein solches Minimum entstehen wird, daß die Transpiration eine Gefahr drohende Höhe erreicht. Dementsprechend finden wir nun ja auch tatsächlich, daß die Spaltöffnungen beider Teile nach Möglichkeit die Höhe der Epidermisoberfläche einzunehmen suchen und die Schließzellen, wenigstens soweit es die Scheideninnenseiten betrifft, einen feineren Bau aufweisen, was auch dem ganzen zarteren Bau der übrigen Epidermis entspricht. Das Rhizom zeigt außerdem noch insofern einige Beziehungen zu den Befunden, wie wir sie sonst bisweilen in windstillen Höhlen antreffen, als hier die Spaltöffnungen häufig ein wenig hervorgewölbt sind. Haben also tatsächlich die bisherigen Vergleiche im allgemeinen ähnliche Parallelen ergeben, wie sie zwischen Klima und Lebensbedingungen einerseits und Spaltöffnungsform andererseits bestehen, so dürfen wir für unsere speziellen Betrachtungen jedoch nicht vergessen, daß sich auch rein mechanische Faktoren geltend machen werden. So ist es denn auch zu verstehen, daß sich der extreme Fall, die Epidermis auf der Spitze hoher Papillen weit zu überragen, bei den Spalt-

öffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite nicht findet. Innerhalb der Scheide würden sie wohl wegen Raummangels sehr leicht durch den noch wachsenden, eng anliegenden Stengel zerdrückt werden; auf dem Rhizom aber würden die Spaltöffnungen bei dieser Lage besonders leicht mechanischen Verletzungen durch den umgebenden Boden ausgesetzt sein. Des gleichen Grundes wegen ist es auch zu verstehen, daß sich der zarte Bau der Schließzellen wie auch der ganzen Epidermis, wie wir ihn bei feuchter Umgebung oft finden, am Rhizom, dem gefährdetsten Teile in bezug auf äußere Verletzung, nicht zeigt.

Wenden wir uns nunmehr den Ursachen zu, welche die Abweichungen der Spaltöffnungen hervorgerufen haben können, so läßt sich allerdings Sicheres hierüber nicht sagen. Wenn wir auch wohl in erster Linie die Transpirationsverhältnisse für die Unterschiede verantwortlich zu machen haben, so wirken doch sicher auch noch andere, in der Organisation der Pflanze begründete, innere Faktoren mit. Unter ihnen spielen meines Erachtens vor allem Beziehungen zwischen Spaltöffnungen und Epidermis, aus der sie ja hervorgehen, eine bedeutende Rolle für die Gestaltung des Spaltöffnungsapparates. Allem Anschein nach kann ihr Einfluß sogar so weit gehen, daß uns ökologische Anpassungsformen vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit mit ökologischen Verhältnissen nichts zu tun haben. Ein Beispiel hierfür liefert uns zunächst der schon besprochene Fall von *Psamma baltica*, wo wir auf der Blattoberseite unmittelbar nebeneinander flach gelegene und tief eingesenkte Spaltöffnungen finden (Fig. 11). Im inneren Winkel der Längsrinnen, die sich auf der Oberseite der Blätter befinden, haben die Epidermiszellen einen viel größeren Umfang erreicht als an den anderen Stellen, da sie hier die Funktion von Gelenken übernommen haben. Die Spaltöffnungen jedoch, die in ihrem Bereich liegen, haben keine Größenzunahme erfahren, sind vielmehr so klein geblieben wie an den anderen Stellen und haben ihre Lage in bezug auf die innere Kontur der Epidermis nicht verändert. Die als Gelenkzellen ausgebildeten Epidermiszellen sind also gewissermaßen nach außen über die Spaltöffnungen hinausgewachsen, und somit liegen diese hier tief eingesenkt, während sie in unmittelbarer Nähe zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen mit deren Oberfläche abschneiden. Von einer besonderen Anpassung an die Transpiration kann hier bei den tief eingesenkten Spaltöffnungen natürlich nicht die Rede sein, weil sie hier in den Winkeln von vornherein viel geschützter

liegen als am Rande, wo wir die flachen finden. Die Einsenkung kommt also dort eben nur deshalb zustande, weil die Epidermiszellen dort aus besonderen Gründen anders gestaltet sein müssen als an den anderen Stellen.

Ähnliche Verhältnisse scheinen mir weiterhin in einer Reihe von Gräsern zu herrschen. Wenn wir nämlich auf den Außenseiten der Scheiden von *Psamma arenaria*, *Ps. baltica*, *Festuca* und *Calamagrostis* geringe Verschiedenheiten in der Lage der Spaltöffnungen zur Epidermis finden, so werden wir immerhin mit der Möglichkeit rechnen können, daß sich diese eventuell auf äußere Faktoren zurückführen lassen. Wenn wir nun aber auf den Scheideninnenseiten derselben Pflanzen bald eine flachere Lage, bald aber sogar noch eine bedeutend stärkere Einsenkung finden als auf der Außenseite, so ist eine Erklärung auf Grund äußerer Verhältnisse ganz unmöglich, da diese bei den betrachteten Pflanzen innerhalb der Scheide annähernd gleich sein müssen. Eine gewisse Aufklärung über die verschiedene Tiefe der Einsenkung finden wir jedoch, wenn wir die Verschiedenheit der Höhe der Epidermiszellen in Betracht ziehen. In der Bezeichnung „Einsenkung" liegt schon begriffen, daß man für einen Vergleich der Lage der Spaltöffnungen gewöhnlich die Epidermisaußenwand als festliegend annimmt. Sehen wir nun aber einmal deren Innenwand als festgelegten Ausgangspunkt an, so zeigt sich, daß ihr gegenüber die Spaltöffnungen der angeführten Gräser vollkommen gleich gelegen sind, d. h. die Mitte der Schließzellen liegt in der Höhe der inneren Epidermiswand (Fig. 14). Da nun aber die Epidermiszellen von *Psamma arenaria* an in obiger Reihenfolge bis *Calamagrostis* an Höhe zunehmen, die Größe der Schließzellen aber unverändert bleibt, so muß natürlich auch die Höhe der Einsenkung in entsprechendem Maße zunehmen, wie es ja auch der tatsächliche Befund bestätigt. Der Unterschied

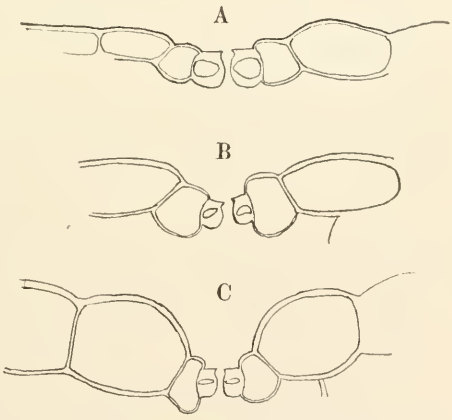

Fig. 14. Spaltöffnungen auf der Innenseite der Blattscheiden. A Von *Psamma arenaria*, B *Psamma baltica*, C *Calamagrostis Epigeios*.

in der Lage der Spaltöffnungen liegt also allein in der verschiedenen Ausbildung der Epidermiszellen begründet, die ja in jedem Falle von der Individualität der Pflanzenart abhängig ist.

Während wir in den bisher besprochenen Beispielen Fälle betrachteten, bei denen die Spaltöffnungen nicht den Veränderungen der übrigen Epidermiszellen gefolgt sind, finden wir andererseits auch solche, wo sie sich innerhalb gewisser Grenzen korrelativ in gleichem Sinne verändert haben[1]). So erinnere ich zunächst daran, daß im allgemeinen die Rhizome und Scheideninnenseiten im Vergleich mit den Stengeln und Scheidenaußenseiten zugleich mit den größeren Epidermiszellen auch die größeren Spaltöffnungen aufweisen. Ferner entspricht dem feineren Bau der Epidermis der Scheideninnenseite gegenüber demjenigen der Außenseite die Tatsache, daß auch die Schließzellen innen im allgemeinen dünnere Wände besitzen, wobei allerdings unentschieden bleiben muß, inwieweit äußere Faktoren direkt auf die Schließzellen selbst in gleicher Weise eingewirkt haben wie auf die übrigen Epidermiszellen.

Ein ähnlicher inniger Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und den übrigen Epidermiszellen scheint mir auch in dem bei *Zea Mays* (Fig. 12) besprochenen Fall vorzuliegen, wo wir ja Liliaceen- und Gramineen-Typus bei den Spaltöffnungen desselben Organs vorfinden. Betrachten wir nämlich den ganzen Spaltöffnungsapparat im Zusammenhang mit der übrigen Epidermis, so zeigen sich folgende Verhältnisse. Auf der Scheidenaußenseite finden wir lange und besonders schmale Epidermiszellen, die ja für die Gramineen im allgemeinen typisch sind. In ihnen liegen nun die langen, schmalen Gramineenspaltöffnungen, die zusammen mit ihren recht winzigen Nebenzellen die Gestalt einer länglichen Ellipse zeigen. Auf der Scheideninnenseite finden wir dagegen gewaltige Epidermiszellen, deren Breite derjenigen auf der Außenseite gegenüber etwa um das Dreifache zugenommen hat, während die Länge etwa die gleiche geblieben ist. Demgemäß haben nun auch die Nebenzellen der Spaltöffnungen, die hier den Liliaceentypus zeigen, bedeutend an Breite zugenommen, so daß die Form des ganzen Spaltöffnungsapparates nunmehr die Gestalt eines niedrigen, breiten Rechtecks

1) Daß die Spaltöffnungen übrigens im allgemeinen für Veränderungen nicht so leicht zugänglich sind wie die übrigen Epidermiszellen, wird man verstehen können, wenn man bedenkt, daß ihre Funktionsfähigkeit immerhin gewisse feststehende Konstruktionsprinzipe voraussetzt.

erhalten hat. Ähnliche Verhältnisse finden wir auch an der Keimscheide. Nur ist hier die Verbreiterung der Epidermiszellen auf der Innenseite nicht so stark wie bei der Scheide. Dennoch ist auch dort die Form des Apparates annähernd dieselbe wie auf der Scheideninnenseite. Denn hier sind ebenfalls die Nebenzellen verhältnismäßig groß und breit, da die Schließzellen selbst etwas geringere Dimensionen aufweisen.

Die soeben an ein und derselben Pflanze festgestellten Beziehungen zwischen der Form der Epidermiszellen und dem Typus der Spaltöffnung legen uns den Gedanken nahe, daß der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen, Gramineen und Cyperaceen, charakteristisches Organisationsmerkmal darstellt, sondern auch als Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufzufassen ist. Daß nämlich gerade dieser Typus an und für sich schon schmaler Spaltöffnungen für eine Epidermis mit schmalen Zellen besonders geeignet ist, lehrt auch die einfache Betrachtung des Mechanismus (Fig. 15). Dieser ermöglicht nämlich dadurch, daß die Wände der Schließzellen infolge ihrer Verdickungen annähernd parallel auseinandertreten, schon bei geringem Auseinanderweichen der Schließzellen eine relativ viel weitere Öffnung des Porus als beim Liliaceentypus, ist also gerade für enge Raumverhältnissez wischen schmalen Epidermiszellen mit biegungsfesten Wänden, wie sie bei den Gräsern ganz gemein sind, vorzüglich geeignet. — Ausgedehntere Untersuchungen in der angegebenen Richtung dürften weitere Aufschlüsse in dieser Frage ergeben.

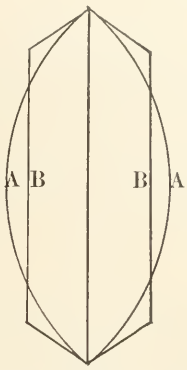

Fig. 15. Schema der Spaltöffnungsporen einer Liliaceen- (A) und einer Gramineen-Spaltöffnung (B), welches zeigt, daß letztere schon bei viel geringerem seitlichen Auseinanderweichen die gleiche Öffnungsweite erreicht wie die erste.

Anhang. Einige Bemerkungen zu O. Porschs Ausführungen über: Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz.

In einem Abschnitt eines früher schon genannten Werkes: „Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie“ weist O. Porsch auf einige Unterschiede hin, die er zwischen den

Spaltöffnungen von Keimlingen und ausgewachsenen Pflanzen gefunden hat, und sucht für sie eine Erklärung im Sinne des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes. Verschiedene im Laufe meiner Untersuchungen gemachte Beobachtungen veranlassen mich, zu dieser Ansicht Stellung zu nehmen. Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich allerdings nur auf die schon mehrfach erwähnte *Zea Mays* und einige eigens hierzu untersuchte *Acacia*-Arten, zwei Fälle, die innerhalb der immerhin beschränkten Zahl von Beispielen Porschs mit zu den charakteristischsten gehören. — Zunächst habe ich darauf hinzuweisen, daß Porsch ganz allgemein die Spaltöffnungen völlig verschiedener Organe wie etwa der Keimscheide und des Laubblattes oder des Phyllodiums und der Blattspreite untereinander vergleicht, ohne sich dessen bewußt zu sein, daß in der verschiedenen Organisation dieser Teile schon genug Grund für eine andersartige Ausbildung der Spaltöffnungen liegt, eine Parallele ohne weiteres also nicht gestattet ist, wie es auch meine Untersuchungen gezeigt haben.

Wenden wir uns nun den beiden Einzelbetrachtungen zu. Porsch fand auf der Keimscheide von *Zea Mays* gleiche Übergangsstadien zwischen Gramineen- und Liliaceentypus, wie ich sie für die Spaltöffnungen auf der Innenseite aller Blattscheiden beschrieben habe. Da er nun auf der Blattspreite, mit der er die Keimscheide verglich, diesen Typus nicht fand, so glaubte er den nach seiner Ansicht auf die Keimpflanze allein beschränkten Liliaceentypus als den im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes phylogenetisch älteren Typus ansehen zu müssen. Meine Untersuchungen zeigen die Haltlosigkeit dieser Auffassung, da wir überall innerhalb der Scheiden diesen Typus wiederfinden. Eher könnte man sogar annehmen, daß der Gramineentypus hier der ursprünglichere ist und sich innerhalb der Blattscheiden und an der Keimscheide infolge besonderer Einflüsse zum Liliaceentypus umgewandelt hat, der sich in ganz reiner Form ja nur selten zeigt.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem für *Acacia* angeführten Beispiel. Die Phyllodien zeigen in vielen Fällen einen xerophileren Bau der Spaltöffnungen als die Fiederblättchen. Nun nimmt Porsch an, daß die Spaltöffnungen der Phyllodien sich erst in späteren Perioden infolge gesteigerter Trockenheit entwickelt haben und somit der Typus der an den Blättchen einer Keimpflanze vertretenen Spaltöffnungen den phylogenetischen Vorläufer des anderen bildet. Nach seinen Angaben gleichen die Spaltöffnungen auf dem Blatt-

stiel des Keimlings von *A. heterophylla*, die er zum Vergleich jedoch nur nebensächlich heranzieht, im allgemeinen denen der Fiederblätter. Nach meinen eigenen für *A. longifolia* und *A. verticillata* angestellten Untersuchungen gleichen die Spaltöffnungen des noch nicht abgeflachten Blattstiels der Keimpflanzen wenigstens im unteren Teil denen des Phyllodiums. Der Spaltöffnungsapparat der letzteren ist somit bereits an den jungen Keimpflanzen und zwar gerade an den morphologisch gleichwertigen Teilen neben dem anderen der Blattspreite vorhanden. Für eine phylogenetische Ableitung beziehungsweise Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes bleibt somit hier gar kein Platz.

Eine Parallele hierzu finden wir übrigens auch bei der Gattung *Euphorbia*, bei der sich nach H. C. Dommel zwei verschiedene Arten von Spaltöffnungen ganz unabhängig von Klima und Standort finden, eine am Stengel und die andere an den Blättern. Fehlen nun wie bei den xerophilen Euphorbien die Blätter, so ist dementsprechend nur die eine Art vorhanden[1]).

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Vielgestaltigkeit in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates erweist sich an den vegetativen Teilen der Pflanzen so mannigfach, daß in verschiedenen Fällen fast jedes Organ seinen besonderen Typus besitzen kann. Besonders abweichende Spaltöffnungen finden wir am Rhizom und der Scheideninnenseite. Diese Unterschiede beruhen teilweise auf Anpassung an die hier anders gearteten Lebensbedingungen, teilweise aber auf dem Prinzip, die Spaltöffnungen hier auszuschalten, sei es, daß sie von vornherein ganz fehlen oder schon bei ihrer Anlage funktionslos sind oder erst nachträglich außer Funktion gesetzt werden.

Weiterhin glaube ich in einigen Fällen Korrelationen zwischen Spaltöffnungen und Epidermis gefunden zu haben der Art, daß Lage, Größe und Wandstärke der Schließzellen, ja eventuell der Funktionstypus des ganzen Spaltöffnungsapparates mehr oder minder von gewissen Eigenschaften der Epidermis abhängt. Dieser Punkt führte sodann zur Auffassung, daß der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen charakteristisches Organisations-

1) Nach einer persönlichen, noch nicht veröffentlichten Mitteilung von H. Stade liegen die Verhältnisse in der Verteilung der beiden Arten allerdings komplizierter.

merkmal darstellt, sondern auch als eine Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufgefaßt werden kann.

Eine Anwendung des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes zur Erklärung von Spaltöffnungsunterschieden im Sinne O. Porschs erscheint nach den von mir untersuchten Beispielen nicht begründet.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Kiel ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen für die Anregungen und Ratschläge, durch welche sie mich in meiner Arbeit unterstützt haben, an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 50

Autor(en)/Author(s): Warncke Friedrich

Artikel/Article: Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. 21-66