Ueber einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen.

Von Dr. Otto Porsch (Wien).

Aus dem botanischen Institute der Universität in Graz.

(Mit Tafel IX.)

(Schluss.[1])

Alle die angeführten histologischen und stofflichen Merkmale der in Frage kommenden Membranen treten bei Anwendung der mikrochemischen Reagentien und Farbstoffe klar zu Tage. Behandelt man Oberflächenschnitte mit Chlorzinkjod, so färbt sich die Stützmembran dunkelbraungelb. Dieselbe Färbung erstreckt sich auf eine Umgebung der mittleren Partie derselben von ungefähr elliptischem Umrisse, welche der Ausdehnung der cutinisierten Schichten der Querschnittsansicht entspricht; nur nimmt der Concentrationsgrad des Farbentones mit der Entfernung von der Stützmembran ab, um im Mittelfelde der Zelle einem hellblauen Tone zu weichen, welcher der Erstreckung der Verdünnung der Aussenmembran entspricht. Dagegen sind die äussersten Randpartien der Deckzellen ebenso braungelb gefärbt wie die Stützmembran, der Dickenzunahme der Cutinschichten der Seitenwände entsprechend (vgl. Fig. 3, wo die mit Chlorzinkjod braun gefärbten Partien hell, die blau gefärbten dunkel gehalten sind). Besonders klar tritt diese Doppelfärbung am entleerten Apparat zu Tage, wo das Reagens durch den bei der Entleerung gebildeten Riss leichter eindringt und die dünne innere Celluloselamelle von innen aus schön blau färbt. Bei Anwendung von wässeriger Anilinblaulösung, der einige Tropfen Essigsäure zugesetzt wurden, bleiben die cutinisierten Schichten farblos, die Celluloselamelle ist dagegen schön blau gefärbt. Besonders instructiv werden die dadurch erhaltenen Bilder, wenn man die Schnitte umgekehrt betrachtet, wo bei hoher Einstellung ein geschlossenes, schön blau gefärbtes Netz der inneren Celluloselamellen auftritt, welches bei tiefer Einstellung sofort verschwindet. Dasselbe gilt für Methylblau und Delafieldsches Haematoxylin, nur sind bei Anwendung des letzteren die Celluloselamellen schön violett gefärbt.

Bevor ich auf die Mechanik des Apparates eingehe, habe ich noch den Drüsenraum und dessen Wandung zu besprechen.

Im ausgebildeten Zustande stellt der Drüsenraum einer intacten Secretlücke einen kugeligen bis birnförmigen Hohlraum von wechselnder Grösse dar, dessen grösster Querdurchmesser den des Drüsendeckels merklich übertrifft[2]) (vgl. Fig. 5, welche einen parallel zur Blattoberfläche geführten Aequatorialschnitt durch den Drüsenraum, von innen gesehen, darstellt. Die Conturen des nur bei tiefer Einstellung sichtbaren Drüsendeckels

[1]) Vgl. Nr. 7, S. 265.

[2]) Noch auffallender trifft dieser Grössenunterschied für *E. globulus* zu, für welche Art ihn auch Briosi, l. c. p. 88, angibt (vgl. das. Taf. IV, Fig. 6).

sind punktiert gezeichnet, und Fig. 8.) Die Wandung besteht nach Auflösung der eigentlichen Secretzellen aus zwei Schichten. Zunächst folgt eine innere Schichte, deren Zellen am intacten Apparate durch das den ganzen Raum ausfüllende Secret ziemlich flachgedrückt werden; ihre Membranen sind äusserst dünn und schwach verholzt. Diese Zellschicht, welche der bei *Ruta graveolens* ausschliesslich vorkommenden Wandschicht entspricht[1]), hört nicht, wie bei dieser Art, unterhalb der Deckzellen auf, sondern umkleidet den ganzen Drüsenraum in continuierlicher Lage.

In Uebereinstimmung mit der von Haberlandt für *Ruta* gebrauchten Bezeichnungsweise will ich die innere Schichte dünnwandiger Zellen als „Drüsenwand", ihre Zellen kurz als „Wandzellen" bezeichnen. An die Drüsenwand grenzt nach Aussen eine zweite Schicht sehr dickwandiger mechanischer Zellen, welcher die Bedeutung einer Schutzscheide zukommt. Die Membranen dieser Zellen geben reine Cellulosereaction.

Nach der Schilderung der wichtigsten histologischen und mikrochemischen Merkmale der Hauptelemente des Apparates gehe ich an die Besprechung der Mechanik desselben. Ich kann mich hierbei umso kürzer fassen, als der active Theil des Apparates sich im Wesentlichen genau so verhält wie bei *Ruta*. Wie bei *Ruta* stellt auch bei *Eucalyptus* die Drüsenwand den activen Theil des Entleerungsapparates dar, welcher den zur Durchreissung der histologisch und stofflich vorgebildeten Membranpartien erforderlichen Druck erzeugt. Dagegen fungieren hier als passiver[2]) Theil nicht nur der Deckel, sondern auch die unmittelbar unter demselben liegenden Wandzellen.

Wie bei *Ruta* werden auch hier an intacten Drüsen die Wandzellen durch den den Drüsenraum vollständig ausfüllenden Secrettropfen abgeflacht. Sticht man eine solche Drüse an, so erfolgt zunächst eine theilweise Entleerung des Secretes. Unmittelbar darauf wölben die Wandzellen ihre Innenwände weit in den Drüsenraum vor und schwellen zu fast halbkugeligen Blasen an. (Vgl. Fig. 7, wo drei solcher intacter Wandzellen abgebildet sind.)

Im Einklange mit dieser Function steht auch die histologische und stoffliche Ausbildung ihrer Membranen. Sollen die Zellen die eben charakterisierte mechanische Leistung möglichst prompt ausführen, so müssen zwei Bedingungen erfüllt sein. Die dabei in Mitleidenschaft gezogene Membran muss elastisch sein, gleichzeitig aber auch eine gewisse Festigkeit besitzen, um nicht schon bei geringen Druckschwankungen zu zerreissen. Die erste Bedingung wird durch die Zartheit derselben, die letztere durch die leichte Verholzung erfüllt. Wenn man die grosse Anzahl der den Drüsen-

---

[1]) Vgl. Haberlandt, l. c., Taf. I, Fig. 11.

[2]) Rücksichtlich der Fassung dieses Begriffes vergleiche das diesbezüglich von Haberlandt (l. c. S. A, p. 13, Fussn. 1) Gesagte.

raum auskleidenden Wandzellen sowie weiters den Umstand berücksichtigt, dass der Aequatorialdurchmesser der Drüse den Durchmesser des Deckels merklich übertrifft, so wird man begreiflich finden, dass der von dem Secret und dem Turgor der Wandzellen auf den Deckel ausgeübte Druck ziemlich beträchtlich sein muss. Der Turgor der letzteren ist so gross, dass bei stärkeren Biegungen des Blattes die Membranen der letzteren häufig zerreissen (Fig. 9). Dieser Druck reicht jedoch für sich allein noch nicht aus, um die Entleerung des Secretes durch Zerreissen der entgegenstehenden Membranen zu bewirken. Es muss noch eine durch die Biegung des Blattes bedingte Druckerhöhung hinzutreten, um diesen Effect zu erzielen. Weiters ist hervorzuheben, dass ausser dieser Druckerhöhung noch die durch die Biegung des Blattes auf der Convexseite desselben bewirkte Zugspannung die Entleerung des Secretes erleichtert wird. Während jedoch bei *Ruta* blos die bereits präformierten Spalten zu bilden sind, müssen hier die Aussen- und Innenwände der Deckzellen oder wenigstens einer Deckzelle, sowie die Innenwände der unmittelbar unter diesen liegenden Wandzellen durchrissen werden.

Die Aussenwände der Deckzellen werden, wie die Untersuchung von Oberflächenschnitten zeigt, welche nach Entleerung des Secretes der umgebogenen Convexseite des Blattes entnommen wurden, regelmässig an den durch die oben geschilderte starke Membranverdünnung vorgebildeten Partien zerrissen (Fig. 3, Fig. 9). Nur ausnahmsweise fand ich Risse an der Uebergangsstelle zwischen der verdünnten Partie der Deckzelle und dem Ansatze ihrer verdickten Seitenwand (Fig. 2). Nach dem eben Gesagten erscheint es klar, dass die Eingangs geschilderte histologische und stoffliche Differenzierung der Aussenmembran der Deckzellen blos in dem Sinne einer in den Dienst der Secretentleerung gestellten Einrichtung zu verstehen ist.

Es frägt sich jetzt nur noch, wie die Verdickung und S-förmige Krümmung der Schutzleiste zu deuten ist. Ich glaube, dass auch diese beiden Bildungen nur mit Rücksicht auf die Mechanik des Apparates zu erklären sind. Begreiflicher Weise wird der von den Wandzellen und dem Secrete auf den Deckel ausgeübte Druck im Vereine mit der durch die Biegung des Blattes hervorgerufenen Zugspannung umso leichter eine Zerreissung der verdünnten Membranpartien bewirken, je fester und unnachgiebiger die Widerlager sind, zwischen denen diese verdünnten Partien sozusagen ausgespannt sind. Wäre die Stützmembran dünn und elastisch, so würde sie sowohl dem Drucke als der Zugspannung bis zu einem gewissen Grade nachgeben und es ginge ein grosser Theil der Kraft verloren. Je fester die Stützleiste und je grösser der Dickenunterschied zwischen dieser und der verdünnten Partie der Aussenmembran ist, eine desto geringere Kraft ist nöthig, um

ein Zerreissen der letzteren zu bewirken. In diesem Sinne wurde auch in der vorliegenden Darstellung die Bezeichnung Stützmembran gewählt.

Was die S-förmige Krümmung derselben anbelangt, so dürfte ihre Bedeutung in Folgendem liegen. Wäre die Stützleiste vollkommen gerade, so würde sie einer zur Längsausdehnung derselben senkrecht erfolgenden Biegung einen ungleich grösseren Widerstand entgegensetzen als einer zu derselben parallelen Biegung. *Ceteris paribus* käme also das Kraftminimum auf den ersteren, das Maximum auf den letzteren Fall. Der Widerstand wäre im zweiten Falle umso grösser, je dicker die Stützleiste wäre. Da nun gerade die Verdickung des Stützmembran ein mechanisches Postulat ist, die Biegung des Blattes in der Natur in allen möglichen Richtungen erfolgt und der Apparat mit Rücksicht auf seine Functionstüchtigkeit in seinen histologischen Einrichtungen nicht auf ein Kraftmaximum gestimmt sein darf, so muss eine Einrichtung getroffen sein, welche auch bei mässig starken Biegungen des Blattes in beliebiger Richtung die Secretentleerung erleichtert. Und darin liegt die Bedeutnng der S-förmigen Krümmung. Diese Krümmung hat zur Folge, dass bei beliebiger Biegungsrichtung an den nach den verschiedensten Richtungen orientierten Drüsendeckeln gewisse Partien der Stützleiste zur Verfügung stehen, welche für die jeweilige Biegungsrichtung günstig orientiert sind. Wir haben hier in der Krümmung der Stützleiste ein schönes Analogon zu der verschiedenen Orientierung der Spaltwände des Deckels bei *Ruta*, welche Haberlandt auch in dem Sinne erklärt, „dass bei jeder beliebigen Krümmung, respective Zugrichtung entsprechend orientierte Spaltwände zugegen sind“ (l. c. p. 9).

Auch die Innenwand der Deckzellen ist für ein leichtes Zerreissen dadurch vorgebildet, dass sie merklich dünner als jene der übrigen Epidermiszellen ist (Fig. 7 und 9). Im Gegensatz zur Aussen- und Innenwand der Deckzellen wird die Innenwand der unmittelbar unter dem Deckel liegenden Wandzelle oder -Zellen wahrscheinlich durch den eigenen in Folge der Biegung des Blattes gesteigerten Turgor zerrissen.

Ein Ueberblick über das im Vorhergehenden für *Eucalyptus pulverulenta* Gesagte ergibt, dass wir es hier mit einem Entleerungsapparate zu thun haben, der durch eine ganze Reihe wichtiger histologischer und stofflicher Differenzierungen charakterisiert ist, die alle in den Dienst seiner Function gestellt sind und nur von dieser aus verständlich werden. Jedoch trotz der geschilderten Complication seines Aufbaues steht er dem für die Rutaceen, speciell für *Ruta graveolens* nachgewiesenen Apparate an Leistungsfähigkeit etwas nach. Abgesehen von der hier nothwendigen Durchreissung der in Frage kommenden Membranpartien spricht sich dies besonders darin aus, dass im Gegensatz zu *Ruta* auch unterhalb des Deckels Wandzellen liegen, was die Secretentleerung jedenfalls etwas erschwert.

Eucalyptus globulus Lab.

Der Entleerungsapparat dieser Art zeigt in allen wesentlichen Merkmalen vollkommene Uebereinstimmung mit jenem von *E. pulverulenta* Sims. Die geringen Abweichungen sind im Allgemeinen blos gradueller Natur. So ist die Stützmembran meist nicht so stark verdickt (Fig. 13), manchmal ist sie in ihrer mittleren Partie fast gleichmässig dick ohne Tüpfelbildung (Fig. 14). Drei-, ja selbst vierzellige Drüsendeckel (Fig. 12) treten hier verhältnismässig häufiger als bei der vorhergehenden Art auf. Doch selbst im letzteren Falle ist die Krümmung der Stützmembranen deutlich ausgeprägt.

Wie die Querschnitte zeigen (vgl. Fig. 10 und 11), ist die Aussenmembran der Epidermiszellen dünner als bei *E. pulverulenta* und auch die Cutinisierung derselben nicht soweit vorgeschritten. Damit steht im Zusammenhange, dass der Uebergang der dickeren Partien der Deckzellen in dem verdünnten Theil derselben allmählicher ist als bei der anderen Art (vgl. Fig. 10 mit Fig. 9). Dagegen ist der Unterschied zwischen der Dicke der Innenwand der Deckzellen und jener der übrigen Epidermiszellen hier grösser.

Was schliesslich die biologische Bedeutung des geschilderten Apparates anbelangt, so lässt sich über diese insolange nichts Sicheres aussagen, als wir über die Bedeutung der ätherischen Oele überhaupt nicht positiv orientiert sind. Briosi erblickt (l. c. p. 102—103) in der Ausbildung der grossen Menge ätherischen Oeles bei *Eucalyptus globulus* eine Schutzeinrichtung gegen die Sonnenwärme und stützt sich hierbei auf die bekannten Untersuchungen Tyndall's.[1]) Ich möchte eher glauben, dass die Pflanze in dem eben beschriebenen Apparate ein Mittel besitzt, ein für sie vielleicht nutzloses Product des Stoffwechsels gelegentlich auszuscheiden. Dagegen lässt sich nicht leugnen, dass diese vielleicht ursprünglich ausschliessliche Function später secundär ausserdem zu einer Schutzeinrichtung gegen Thierfrass geführt hat. Insoweit ein Schutz gegen übermässige Transspiration vorliegt, bleibt weiteren Untersuchungen überlassen zu entscheiden, umsomehr als die meisten Arten unserer Gattung sowohl durch die sehr stark verdickten Epidermiszellen-Aussenwände als durch Wachsabsonderung nach dieser Richtung geschützt sind.[2])

In systematischer Beziehung wäre wichtig noch zu untersuchen, wie weit der geschilderte Bautypus des Entleerungsapparates innerhalb der Familie der Myrtaceen verbreitet ist. Bei der grossen

---

[1]) Vgl. diesbezügl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 436.

[2]) Vgl. diesbezgl. Carl Detto: Ueber die Bedeutung der ätherischen Oele bei den Xerophyten: „Flora" 1903. Als Erzeugung zu dem Eingangs Gesagten sei erwähnt, dass die von Detto l. c. p. 191 aus der Literatur mitgetheilten histologischen Differenzierungen, welche wahrscheinlich als Entleerungseinrichtungen aufzufassen sind und denen noch besonders Lutz l. c. Taf. II. Fig. 33 beizuzählen wäre, weder histologisch noch experimentell auf diese Function hin genau untersucht sind.

systematischen Bedeutung der Drüsenmerkmale[1]) ist es wahrscheinlich, dass wie in der Familie der Rutaceen der von Haberlandt beschriebene, bei den Myrtaceen der eben für *Eucalyptus* nachgewiesene Typus allgemeiner verbreitet ist.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Bei *E. pulverulenta* Sims., *E. globulus* Lab. und wahrscheinlich auch bei den übrigen Arten dieser Gattung finden sich weitgehende histologische Einrichtungen, welche eine Entleerung des Secretes der inneren Drüsen ermöglichen. Wie bei den Rutaceen besteht dieser Entleerungsapparat aus zwei Bestandtheilen, einem passiven, welcher hier ausser dem Drüsendeckel noch von den unmittelbar unter diesem liegenden Zellen der Drüsenwand gebildet wird, und einem activen, der Drüsenwand.

Der Deckel besteht aus zwei, seltener drei bis vier Deckzellen. Abgesehen von ihrer Grösse und Gestalt weichen diese auch in ihrer histologischen und stofflichen Differenzierung von den übrigen Epidermiszellen ab. In histologischer Beziehung ist hervorzuheben, dass die beiden Seitenwände derselben, mit denen sie direct aneinander grenzen und welche zusammengenommen in der vorliegenden Untersuchung als „Stützmembran" bezeichnet wurden, S-förmig gekrümmt und mit auffallenden Verdickungen versehen sind. Dagegen sind die Aussenwände der Deckzellen sehr stark verdünnt. Dasselbe gilt von den Innenwänden. Die an die benachbarten Epidermiszellen grenzenden Seitenwände verhalten sich sowie die Seitenwände dieser. In stofflicher Beziehung ist wichtig, dass auch die Cuticula in der mittleren Partie der Aussenwand merklich verdünnt ist.

Die Drüsenwand besteht im entwickelten Zustande der Drüse aus einer inneren Schichte sehr dünnwandiger Zellen, deren Membranen leicht verholzt sind, und einer äusseren Schichte dickwandiger mechanischer Zellen, welche als Schutzscheide fungiert. Die Membranen der letzteren bestehen aus reiner Cellulose.

Die Mechanik des Apparates ist kurz die folgende. Die Wandzellen stehen unter dem Drucke des den Drüsenraum ausfüllenden Secretes und üben wieder ihrerseits in Folge ihres hohen Turgors auf den Drüseninhalt einen bedeutenden Gegendruck aus. Dieser Druck allein genügt jedoch noch nicht, um die Entleerung des Secretes zu bewirken. Erst wenn derselbe durch einen äusseren Eingriff, wie z. B. durch Biegungen des Blattes, gesteigert wird, werden die histologisch präformierten Rissstellen und Membranen durchrissen und das Secret tritt nach aussen.

Im vollen Einklange mit dieser Art der Secretentleerung finden sowohl die Verdickung und S-förmige Krümmung der Stützmembran, als auch die Verdünnung und stoffliche Beschaffenheit der Wandzellmembran als von der Mechanik des Apparates geforderte Einrichtungen ihre Erklärung.

---

[1]) Vgl. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotylen, 1899, p. 7.

Erklärung der Abbildungen (Taf. IX).

Fig. 1—9. *Eucalyptus pulverulenta* Sims.?

Fig. 1. Oberflächenansicht eines intacten Drüsendeckels mit den angrenzenden Epidermiszellen. Vergr. 630.

„ 2 u. 3. Drüsendeckel nach Entleerung des Secretes, von oben gesehen. In Fig. 2 (Vergr. 660), welche einen Ausnahmefall darstellt, verläuft der Riss peripher und durchquert beide Deckzellen. Fig. 3 stellt das normale Verhalten dar. Die dunkel gehaltenen Felder entsprechen den verdünnten Partien der Aussenwand, welche mit Chlorzinkjod Blaufärbung geben. Vergr. 760.

„ 4. Dreizelliger intacter Drüsendeckel, von oben gesehen. Vergr. 700.

„ 5. Aequatorialschnitt durch die Drüse, parallel zur Blattoberfläche geführt, von innen gesehen. Die Conturen des nur bei tiefer Einstellung sichtbaren Drüsendeckels sind punktiert gezeichnet. Vergr. 740.

„ 6. Dreizelliger Drüsendeckel, von oben gesehen. Alle drei Zellen radiär symmetrisch gelagert. Vergr. 940.

„ 7. Querschnitt durch einen intacten Apparat in der Richtung der Längsachse der Deckzelle geführt, die starke Verdünnung ihrer Aussenmembran zeigend. Im Drüsenraume sind drei Wandzellen intact geblieben und weit in das Innere desselben vorgewölbt. Vergr. 800.

„ 8. Desgleichen. Schnittrichtung senkrecht zur Längsachse der Deckzellen. Vergr. 780.

„ 9. Querschnitt durch den Apparat nach Entleerung des Secretes. Aussenmembran der Deckzelle und Innenmembran der obersten und einer seitlichen Wandzelle durchrissen. Vergr. 900.

Fig. 10—14. *Eucalyptus globulus* Lab.

„ 10. Querschnitt durch den Apparat nach Entleerung des Secretes. Aussen- und Innenwand der Deckzelle, sowie die Membranen der Wandzellen durchrissen. Vergr. 750.

„ 11. Querschnitt durch den intacten Apparat. Vergr. 730.

„ 12. Vierzelliger Drüsendeckel, von oben gesehen. „Stützmembranen“ deutlich gekrümmt. Vergr. 900.

„ 13. Zweizelliger Drüsendeckel, von oben gesehen. Vergr. 650.

„ 14. Desgleichen. Stützmembran im mittleren Theile nur wenig verdickt. Vergr. 650.

Beschreibung dreier neuer Bastarde von *Viola uliginosa* nebst Beiträgen zur Systematik der Veilchen.

Von **K. R. Kupffer** (Riga).

(Mit Tafel V—VII.) (Schluss[1]).

Wie es sich dagegen in Wirklichkeit verhält, zeigen die oberen Figuren auf unserer Tafel V, welche sämmtlich nach frischem Material bei 20facher Vergrösserung unter dem Mikroskop mit Benützung auf-, sowie durchfallenden Lichtes gezeichnet sind; jeder Narbenkopf ist sowohl im Profil von der linken Seite her, als auch von vorne gesehen dargestellt. Es erwies sich, dass der Griffel sämmtlicher untersuchter Veilchenarten eine Hohlröhre darstellt (stylus pertusus bei Fries, siehe oben), deren vordere Oeffnung

[1]) Vgl. Nr. 4, S. 141, Nr. 6, S. 231.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 053

Autor(en)/Author(s): Porsch Otto

Artikel/Article: Ueber einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen. 318-324