ÖSTERREICHISCHE

BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LIV. Jahrgang, No. 2. Wien, Februar 1904.

Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung.

Von Dr. Otto Porsch (Wien).

(Mit Tafel III.)

(Schluß.[1])

Bevor ich die Beschreibung des Apparates verlasse, erübrigt mir nur noch, in Kürze die mutmaßliche Mechanik desselben zu berühren. Da die spezielle Art der Physiologie desselben für dessen phyletische Bedeutung belanglos ist, habe ich, um den Abschluß der Hauptarbeit nicht zu lange hinauszuschieben, auf eine genauere Untersuchung derselben verzichtet; trotzdem läßt der im vorhergehenden geschilderte Bau des Apparates für die wahrscheinliche Funktion desselben eine bestimmte Mutmaßung zu, deren experimentelle Bestätigung zukünftigen Untersuchungen vorbehalten sein mag. Die große Übereinstimmung, welche der Apparat rücksichtlich seines gesamten histologischen Aufbaues mit dem der Gymnospermen zeigt, läßt auf eine mit diesem zum großen Teile wenigstens analoge Mechanik desselben schließen. Wir sind im vorliegenden Falle umso leichter in der Lage, uns hiervon eine spezielle Vorstellung zu bilden, als es neuerdings Copeland[2]) gelungen ist, wenigstens für einige Gymnospermen *(Ginkgo biloba, Larix europaea, Tsuga canadensis)* nicht nur die Beweglichkeit, sondern auch die spezielle Art des Mechanismus ihrer in physiologischer Beziehung bisher noch unaufgeklärten Stomata direkt experimentell nachzuweisen. Seiner Darstellung zufolge stellen uns die im allgemeinen dünnwandigen Enden der Schließzellen jenen Teil des Apparates dar, welcher bei steigendem Turgor durch Auswölbung der Rückenwand in einer zu dieser senkrechten Richtung (vgl. l. c. Fig. 25)

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

[2]) Copeland, The Mechanism of Stomata. Ann. of Botany. Vol. XVI. 1902, p. 345—346. Pl. XIII.

INSERATE.

Im Selbstverlage des Verfassers **Dr. C. Baenitz** in Breslau, IX., Marienstrasse 1f, ist soeben erschienen:

Herbarium Dendrologicum.

Lief. XIII. Nr. 89. 13 Mk. (Mitteleuropa.) — Lief. XIV. Nr. 34. 7 Mk. (Coniferen.) — Lief. XV. Nr. 39. 9 Mk. (Süd- und Osteuropa.)

Inhaltsverzeichnisse des „Herbarium Dendrologicum": I—XV und des „Herb. Europ. u. Americ." versendet stets umgehend

Dr. C. Baenitz.

Im Verlage von **Karl Gerolds Sohn** in Wien, I., Barbaragasse 2 (Postgasse), ist erschienen und kann durch alle Buchhandlungen bezogen werden:

Professor Dr. Karl Fritsch

Excursionsflora für Oesterreich

(mit Ausschluss von Galizien, Bukowina und Dalmatien).
Preis brochirt Mark 8.—, in elegantem Leinwandband Mark 9.—.

Schulflora für die österreichischen Sudeten- u. Alpenländer

(mit Ausschluss des Küstenlandes).

— Schulausgabe der „Excursionsflora". —

Preis brochirt Mark 3.60, in elegantem Leinwandband Mark 4.—.

Preisherabsetzung älterer Jahrgänge

der „Oesterr. botanischen Zeitschrift".

Um Bibliotheken und Botanikern die Anschaffung älterer Jahrgänge der „Oesterr. botanischen Zeitschrift" zu erleichtern setzen wir die Ladenpreise

der Jahrgänge **1881—1892** (bisher à Mk. **10.—**) auf à Mk. **4.—**
„ „ **1893—1897** („ „ „ **16.—**) „ „ „ **10.—**
herab.

Die Preise der Jahrgänge **1852, 1853** (à Mark **2.—**), **1860** bis **1862, 1864—1869, 1871, 1873—1874, 1876—1880** (à Mark **4.—**) bleiben unverändert. Die Jahrgänge **1851, 1854—1859, 1863, 1870, 1872** und **1875** sind vergriffen.

Die früher als Beilage zur „Oesterr. botanischen Zeitschrift" erschienenen **37 Porträts hervorragender Botaniker** kosten, so lange der Vorrath reicht, zusammen Mark **35.—** netto.

Jede Buchhandlung ist in der Lage, zu diesen Nettopreisen zu liefern. Wo eine solche nicht vorhanden, beliebe man sich direct zu wenden an die

Verlagsbuchhandlung Karl Gerolds Sohn
Wien, I., Barbaragasse 2.

NB. Dieser Nummer ist beigegeben Tafel I und II (Novák); Titel, Umschlag und Inhaltsverzeichnis zu Jahrgang LIII; ferner ein Prospect: „Allgemeine Biologie" von Prof. Kassowitz im Verlage der k. u. k. Hofbuchhandlung Moritz Perles in Wien.

ÖSTERREICHISCHE

BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LIV. Jahrgang, N°. 2. Wien, Februar 1904.

Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung.

Von Dr. Otto Porsch (Wien).

(Mit Tafel III.)

(Schluß.[1])

Bevor ich die Beschreibung des Apparates verlasse, erübrigt mir nur noch, in Kürze die mutmaßliche Mechanik desselben zu berühren. Da die spezielle Art der Physiologie desselben für dessen phyletische Bedeutung belanglos ist, habe ich, um den Abschluß der Hauptarbeit nicht zu lange hinauszuschieben, auf eine genauere Untersuchung derselben verzichtet; trotzdem läßt der im vorhergehenden geschilderte Bau des Apparates für die wahrscheinliche Funktion desselben eine bestimmte Mutmaßung zu, deren experimentelle Bestätigung zukünftigen Untersuchungen vorbehalten sein mag. Die große Übereinstimmung, welche der Apparat rücksichtlich seines gesamten histologischen Aufbaues mit dem der Gymnospermen zeigt, läßt auf eine mit diesem zum großen Teile wenigstens analoge Mechanik desselben schließen. Wir sind im vorliegenden Falle umso leichter in der Lage, uns hiervon eine spezielle Vorstellung zu bilden, als es neuerdings Copeland[2]) gelungen ist, wenigstens für einige Gymnospermen *(Ginkgo biloba, Larix europaea, Tsuga canadensis)* nicht nur die Beweglichkeit, sondern auch die spezielle Art des Mechanismus ihrer in physiologischer Beziehung bisher noch unaufgeklärten Stomata direkt experimentell nachzuweisen. Seiner Darstellung zufolge stellen uns die im allgemeinen dünnwandigen Enden der Schließzellen jenen Teil des Apparates dar, welcher bei steigendem Turgor durch Auswölbung der Rückenwand in einer zu dieser senkrechten Richtung (vgl. l. c. Fig. 25)

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

[2]) Copeland, The Mechanism of Stomata. Ann. of Botany. Vol. XVI. 1902, p. 345—346. Pl. XIII.

als aktiv beweglicher Teil die passive dickwandige, mittlere Partie derselben mit sich nimmt und so eine Öffnung der Spalte bewirkt. Er konnte nicht nur Öffnung und Schließung der Spalte, sondern selbst die Auf- und Abwärtsbewegung der Schließzellenrückenwand durch nach der Schwendenerschen Methode[1]) ausgeführte Messungen nachweisen. Der Hauptdruck entfällt hiebei auf die verdickte Partie der Rückenwand, welche demselben durch ihre Festigkeit eine günstige Handhabe für die durch denselben bewirkte Bewegung des mittleren passiven Teiles der Schließzellen abgibt. Trotzdem kann bei den Gymnospermen die Beweglichkeit ihrer Stomata, wo sie überhaupt vorhanden ist, im allgemeinen keine große sein, weil durch die starken Membranverdickungen überhaupt, besonders aber jene der Rückenwand, sowie die Einlagerung von Holzlamellen etc., die Wasseraufnahme erschwert wird, die am ausgiebigsten noch in den Enden (vgl. Copeland l. c. p. 345) und im mittleren Teile nur durch die Zellulosestreifen erfolgt (vgl. Schwendener l. c. p. 836). Bis zu einem gewissen Grade wird die Bewegung noch durch die Ausbildung des äußeren Hautgelenkes erleichtert, welches jedoch an älteren Blättern so dick wird, daß an eine Bewegung kaum mehr zu denken ist[2]).

Wenn wir die eben geäußerten Gesichtspunkte auf den Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* übertragen, so ist zunächst zu betonen, daß auch dieser Apparat, wie aus der Einschaltung von Cutinlamellen in die Schließzellenmembran sowie der starken Verdickung und Cutinisierung der oberen Hälfte der Rückenwand hervorgeht, nur auf eine relativ geringe Beweglichkeit gestimmt ist, um die Gefahr übermäßiger Transspiration herabzusetzen, ein Bestreben, das ja auch in der Differenzierung des Porus seinen Ausdruck findet[3]). Aber den Gymnospermen gegenüber dürfte er durch die für unsere Gattung charakteristische Neuerwerbung von abwechselnd verdickten und verdünnten Partien in der Rückenwand der Schließzellen dem Grade ihrer Beweglichkeit nach wohl einen wesentlichen Fortschritt bedeuten. Denn durch diese Bildung wird in physiologischer Hinsicht zweierlei erreicht. Erstens wird dadurch im mittleren Teile der Schließzellen ein unverhältnismäßig regerer Stoffaustausch, bezw. Wasseraufnahme, ermöglicht und zweitens die Beweglichkeit der Rückenwand selbst vergrößert. Andererseits wird aber dieser Beweglichkeit durch die Verdickungen eine gewisse Schranke gesetzt, welche das Maximum ihres Spielraumes bestimmt. Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* bedeutet also auch in physiologischer Hinsicht jenem der Gymno-

---

[1]) Weiters wäre die von Wulff (Diese Zeitschr. 1898, p. 299) studierte Verstopfung des Apparates durch Wachs anzuführen, welche bei der Beschreibung des Baues nicht berücksichtigt wurde, da sich dieselbe auf in Alkohol fixiertes Material bezieht, an dem dasselbe bereits aufgelöst war. (Vgl. Wulff l. c., t. VII, Fig. 8.)

[2]) Vgl. Schwendener l. c. p. 841 ff.

[3]) So nach Copeland l. c. p. 346, bei Ephedra.

spermen gegenüber einen wesentlichen Fortschritt in dem Sinne, daß außer den Schließzellenenden jedenfalls auch die mittleren Partien derselben bis zu einem gewissen Grade beweglich sind, bedingt durch eine histologische Neuerwerbung, welche, wenn auch für die Gattung charakteristisch, unter Beibehaltung der wichtigsten, dem Gymnospermentypus zukommenden Hauptcharaktere einhergeht.

Bezüglich der Größe des Apparates wurde schon eingangs erwähnt, daß die Kleinheit desselben zum genauen Studium seines feineren Baues die stärksten Vergrößerungen erfordert. Bei *Casuarina quadrivalvis* ergaben die Messungen einer größeren Anzahl Stomata für die Länge bloß 33 μ, für die Breite 16·5 μ als Durchschnittswerte. Zur Würdigung dessen sei vergleichsweise hervorgehoben, daß sich nach Mahlert[1]) bei den Coniferen die Länge und Breite des Apparates zwischen 33, bezw. 64 μ, und 26, bezw. 43 μ, bewegt, bei den Cycadeen sogar zwischen 75, bezw. 86, und 34, bezw. 51. Bei den Gnetaceen dagegen finden sich als Grenzwerte 28 (*Gnetum*) und 52 (*Ephedra andina*) Länge und 17, bezw. 32 Breite.

Phylogenetisches.

Da nach dem im vorhergehend Gesagten der feinere Bau des Apparates in seinen wichtigsten Einzelheiten klargestellt ist, frägt es sich nun, welche Schlüsse sich aus den geschilderten Merkmalen für dessen Beurteilung in phylogenetischer Hinsicht folgern lassen und welches Ergebnis dabei für die Beantwortung der Frage nach der phyletischen Bedeutung des Spaltöffnungsapparates überhaupt abfällt.

Da sich ein echtes phyletisches Merkmal in erster Linie durch seine weitgehende gegenwärtige[2]) Unabhängigkeit aktueller Anpassung gegenüber als solches qualifiziert, ist vor allem nachzuweisen, daß die Summe der den Apparat von *Casuarina* charakterisierenden Merkmale in ihrer gegenwärtigen Kombination nicht das unbedingt notwendige, ausschließliche Produkt derselben Anpassung seien, der die Gattung auch sonst eine Reihe wichtiger habitueller (vor allem Blattreduktion) und anatomischer Merkmale (Bau der Epidermis, Verteilung der Spaltöffnungen, Korkentwicklung, Ausbildung des Assimilationssystems etc.) verdankt. Dieser Nachweis ist im vorliegenden Falle am einfachsten und vollständigsten wohl dadurch zu erbringen, daß man eine größere Anzahl womöglich

---

[1]) S. l. c. p. 57.

[2]) Ich sage hier ausdrücklich „gegenwärtige“ Unabhängigkeit, da auch die phyletischen Merkmale in vielen Fällen aus Anpassungsmerkmalen hervorgegangen sein dürften, ein Gesichtspunkt, den neuerdings namentlich v. Wettstein betonte. (Vgl. Handb. der system. Botanik 1901. I. p. 38.) Für den Spaltöffnungsapparat der Gymnospermen hoffe ich, dies an anderer Stelle zu zeigen. (Vgl. überdies Schwendener, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. der Berliner Akad. 1889, p. 72—76. [S. A. p. 8—12]).

verwandtschaftlich sehr entfernt stehender, den verschiedensten Familien angehöriger Pflanzen, welche infolge einer gleichsinnigen Anpassung sowohl ihrem Habitus als ihren anatomischen Merkmalen nach mit *Casuarina* eine auffallende Konvergenz zeigen, auf den feineren Bau ihrer Stomata hin genau untersucht. Zeigt sich nach dieser Richtung hin bei denselben große Übereinstimmung, sowohl untereinander als mit unserer Gattung, so ist dieselbe bloß vom Standpunkte einer in demselben Sinne wirkenden Anpassung aus verständlich und dem Apparate keine phyletische Bedeutung beizumessen. Stehen jedoch sowohl Übereinstimmung als Verschiedenheit seines Baues im vollen Einklange mit der jeweiligen systematischen Stellung der betreffenden Art, so sind die jeweiligen Charaktermerkmale des Apparates nunmehr in ihrer vorliegenden Kombination nur als phyletische Merkmale verständlich.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden folgende Arten vergleichsweise untersucht: *Ephedra alata* Decne, *E. altissima* Desf., *E. distachya* L., *Juncus glaucus* Ehrh., *J. astratus* Krok., *J. conglomeratus* L., *balticus* Kern., *J. Rochelianus* Schult., *G. radiata* (L.) Scop., *G. holopetala* (Fleischm.) Rchb., *G. aethnensis* D. C.; *Spartium junceum* L., *Cytisus scoparius* (L.) Lk., *Colletia cruciata Gill.*, *Chondrilla juncea* L.

Die vergleichende Untersuchung dieser Arten, denen noch die schon seit langem von verschiedenen älteren und neueren Autoren genauer untersuchten *Equisetum*-Arten[1]), sowie der von mir bei anderer Gelegenheit untersuchte *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla[2]) beizufügen sind, ergab folgendes. In sämtlichen Fällen zeigt trotz weitgehender habitueller Übereinstimmung selbst bei auffallender sonstiger anatomischer Konvergenz der Spaltöffnungsapparat ausnahmslos jenen und nur jenen Bau, welcher der systematischen Stellung der betreffenden Art entspricht. So zeigten sämtliche *Equisetum*-Arten den für diese Gattung charakteristischen Bau (vgl. die zitierten Abbildungen), *Ephedra* reinen Gymnospermentypus[3]), *Schoenoplectus lacustris* das für die Scirpoideen charakteristische Verhalten[4]) etc. Weitgehende Übereinstimmung findet sich dagegen bei den auch verwandtschaftlich einander nahestehenden Genisteengattungen *Spartium* und *Cytisus*. Dieses Ergebnis ist umso beweis-

---

[1]) Vgl. Sanio, Untersuchungen über die Epidermis u. d. Spaltöffnungen d. Equiset. Linnaea 29. 1857/58; Strasburger, Pringsh. Jahrb. V. 1866/67 u. Botan. Praktikum IV. Aufl. 1902, p. 177—179; Milde, Monographia Equisetorum in Nov. Act. Leopold Carol. 1866 t. V, X. XII, XIII, XV etc.; De Bary, l. c. p. 76 u. 77, Fig. 24; Luerßen in Rabenhorsts Kryptogamenflora 1889. III. p. 638—641; Sadebeck in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien I. 4, 1902. p. 529 u. 530; Copeland, l. c. p. 352, t. XIII. Fig. 45 u. 46.

[2]) Vgl. Porsch, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile. Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Mathem.-naturw. Kl., Bd. CXII. 1903. t. III. Fig. 9—11.

[3]) Vgl. Mahlert, l. c. Fig. 17; Stapf, Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschr. d. Wiener Akademie 1889, t. V. Fig. 11.

[4]) Vgl. meine zitierte Abbildung, sowie Schwendener, l. c. 1889. p. 71 S. A. 7.

kräftiger, als sich die Spaltöffnungen fast sämtlicher angeführten Arten in einer Reihe wichtiger Charaktere (Form und Dicke der Cutinleisten, Reduktion des Lumens der Schließzellen infolge von Verdickung ihrer Membranen, herabgesetzte Beweglichkeit etc.) deutlich als Produkte der Anpassung an dieselben Faktoren dokumentieren, welcher sie auch ihre sonstigen übereinstimmenden habituellen und anatomischen Merkmale verdanken. Die im gleichen Sinne wirkende Anpassung hat also in der Umprägung des Apparates bei den verschiedenen Arten ihrer systematischen Stellung entsprechend zu gänzlich verschiedenen Anpassungsprodukten geführt, ohne auch nur in einem einzigen Falle den Typus zu verwischen, der ihr als Ausgangspunkt gedient hat. Wie in so vielen anderen Fällen, ist es auch hier für die Beurteilung phyletischer Charaktere noch wertvoller, zu wissen, was die Pflanze an histologischer Umbildung nicht kann, als was sie nach dieser Richtung kann.

Hat also der eben zitierte Vergleich die schon von anderen Autoren für die verschiedensten Verwandtschaftskreise festgestellte Bedeutung des Spaltöffnungsapparates als phyletisches Merkmal noch weiter bestätigt, so folgt daraus, daß wir vollauf berechtigt sind, die bereits oben bei der Beschreibung des Apparates erwähnten Übereinstimmungen desselben mit dem Gymnospermentypus tatsächlich als Ausdruck verwandtschaftlicher Beziehungen der Gattung *Casuarina* zu den Gymnospermen zu betrachten. Wir sind hierzu umso eher berechtigt, als, wie die vergleichende Untersuchung des Apparates der Gymnospermen gezeigt hat[1]), die für den Apparat der letzteren charakteristische Kombination von Merkmalen im Gesamtbereiche dieses Formenkreises allen daraufhin untersuchten Arten zukommt, außerhalb desselben jedoch im ganzen Pflanzenreiche nirgends nachweisbar ist. Dies schließt natürlich nicht aus, daß einzelne Merkmale desselben entweder allein oder in heterogener Kombination auch bei anderen Familien auftreten, wie die Form des Schließzellenquerschnittes im medianen Querschnitte (z. B. *Ophioglossum pendulum* nach Copeland, l. c. Fig. 36) sogar mit Ausbildung des äußeren Hautgelenkes aber normaler Entwicklung der Hinterhofleiste (*Allium vineale*, daselbst Fig. 29), Verholzung, wenn auch in ganz anderer Form (*Aspidium filix mas* Sw., *Blechnum occidentale* L., *Platycerium alcicorne* Desv., *Osmunda*

---

[1]) Hildebrand, Botan Zeit. 1860; Kraus, Pringsh. Jahrb. IV. 1866; Thomas, daselbst; Bertrand, Ann. d. sc. natur. sér. V. XX. 1874; Tschirch, Linnaea N. F. IX. 1880—1882; Schwendener, l. c. 1881; Wilhelm, Ber. d. Deutsch bot. Gesellsch. I. 1883; Strasburger, l. c. 1866/67; Mahlert, l. c.; Klemm, l. c.; Nestler, l. c.; Copeland, l. c. p. 345. Selbst Copeland, welcher in seiner sehr inhaltsreichen Untersuchung ausschließlich auf physiologischer Basis fußend, die phylogenetische Bedeutung des Apparates als außerhalb des Rahmens derselben stehend nicht weiter berücksichtigte, nennt den Gymnospermentypus „a well-defined morphological type“.

Gleichenia, Lycopodien[1]), Reduktion der Hinterhofleiste (von mir für *Opuntia lasiacantha* H. V. nachgewiesen) usw. Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* steht also nach dem Gesagten unter allen bekannten Pflanzenfamilien dem der Gymnosperimen am nächsten; er teilt mit ihm die meisten Charaktere (wie die Form der Schließzellen im Längsschnitte, medianen und polaren Querschnitte, die Quantität einer chemischen Membrandifferenzierung, den Besitz eines äußeren Hautgelenkes etc.), weicht jedoch in zwei Hauptcharaktermerkmalen wesentlich von ihm ab. Das eine, die Cutinisierung der den Holzlamellen der der Gymnospermen entsprechenden Membranteile, ist bloß mikrochemischer Natur und bewegt sich vollkommen innerhalb der morphologischen Grenzen des Gymnospermentypus; das zweite. die charakteristischen Wandverdickungen der Rückenwand jedoch ist eine Neuerwerbung, welche im Gesamtbereiche der Gymnospermen kein Analogon findet. An zweiter Stelle wäre hervorzuheben, daß das äußere Hautgelenk hier viel höher als bei den Gymnospermen liegt, ein Verhalten, welches eine merkwürdige Parallelerscheinung im Apparate der Equiseten findet[2]). Dies ist umso bemerkenswerter, als auch die für unsere Gattung charakteristischen Membranverdickungen eine gewisse, wenn auch nur entfernte Analogie in den für die Equiseten charakteristischen Leistenbildungen findet.

Die im Bau des Spaltöffnungsapparates ausgesprochenen Beziehungen zu den Gymnospermen gewinnen überdies noch mehr dadurch an Überzeugungskraft, daß die vergleichende Untersuchung der Embryosackverhältnisse und des sonstigen anatomischen Baues zu ganz ähnlichen Ergebnissen führt. Wie die bekannten Untersuchungen Treubs[3]) gezeigt haben, welche neuerdings durch Frye und Juel bestätigt und erweitert wurden[4]), steht die Gattung *Casuarina*, welche besonders nach Fryes Angaben nicht nur Eiapparat, Antipoden und Polkerne besitzt, sondern auch doppelte Befruchtung zeigt, sich also in dieser Beziehung als echte Angiosperme erweist, andererseits durch die große Anzahl der vor der Befruchtung gebildeten Eudospermkerne noch ganz auf der Stufe der Gymnospermen. Bezüglich dieses Merkmales hat schon Treub (l. c. p. 165, 214 usw.) dem übereinstimmenden Verhalten mit den Gymnospermen große Bedeutung beigelegt; ja er denkt am Schlusse seiner Arbeit sogar an eine Homologisierung des „appareil sexuel“

---

[1]) Vgl. K. Linsbauer, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger tropischer Lycopodien. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. CVII, Abt. 1, 1889, p. 27 (1021) und „Zur Verbreitung des Lignins bei den Gefäßkryptogamen“. Österr. Botan. Zeitschr. 1899, p. 322.

[2]) Vgl. Sanio, l. c. t. III. Fig. 19 u. 27; De Bary, l. c. p. 76, Fig. 24 B, Strasburger, l. c. 1902, p. 179, Fig. 79.

[3]) Sur les Casuarinées etc. Ann. Jard. Buitenjorg. X.

[4]) Frye, The embryosac of Casuarina stricta. Botanic. Gazette. Aug. 1903, p. 101—113; Juel, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Casuarina*. Flora 1903, p. 284—293.

von *Casuarina* mit dem Archegonium der Gymnospermen und Gefäßkryptogamen, wobei die „cellules voisines“ den Kanalzellen entsprächen, welche überhaupt keine Rolle mehr spielen, nicht mehr als der ganze „appareil sexuel“ der sterilen Makrosporen[1]). Trotz alledem verwahrt er sich mit vollem Rechte gegen die Ableitung unserer Familie von den jetzt lebenden Gymnospermen, bezw. die Auffassung derselben als einer Mittelreihe zwischen den rezenten Gymnospermen und den übrigen Angiospermen[2]), wenn er auch als Ergebnis seiner diesbezüglichen Untersuchungen angibt, daß sie mit den Vorfahren der heutigen Gymnospermen in zweifellosen Verwandtschaftsbeziehungen stand.

Weiters spricht auch die große Anzahl der im Embryosacke gebildeten Makrosporen für ein sehr ursprüngliches Verhalten. Für die Beurteilung der Bedeutung dieses Merkmales wie des vorigen ist es begreiflicherweise von größter Wichtigkeit, sich darüber klar zu sein, ob das abweichende Verhalten der Makrosporangien und Makrosporen einen ursprünglichen oder reduzierten Zustand darstellt. Treub, welcher dieser prinzipiell wichtigen Entscheidung schon eingangs seines Werkes große Bedeutung beilegt, äußert sich unter Berücksichtigung sämtlicher Merkmale diesbezüglich folgendermaßen[3]): „Rien ni dans le genre de vie ni dans le développement, chez les Casuarinées ne nous autorise, à considérer les nombreuses, particularités caractérisques qu'elles présentent comme dues à autant de réductions survenues chez les ancêtres à type angiospermique normal. Au contraire, tout nous porte à admettre que les Casuarinées proviennent d'ancêtres encore plus éloignés de ce type qu'elles. Ainsi il faut voir dans les phénomènes aussi curieux que nombreux dont leurs macrosporanges et leurs macrospores sont le théâtre, non des états réduits, mais des états rudimentaires“. In demselben Sinne betont er auch an anderer Stelle, daß die Familie unter sämtlichen Angiospermen nicht nur eine ganz isolierte Stellung, sondern auch einen tieferen Rang einnimmt. (l. c. p. 213).

In vollem Einklange mit dieser Einsicht steht auch die Tatsache der Chalazogamie, welche uns zeigt, daß die Gattung auch in Bezug auf die physiologische Selbständigkeit des Pollenschlauches noch auf einer sehr ursprünglichen Stufe steht. Denn eine vergleichende Übersicht über die Verbreitung der Chalazogamie läßt uns die verschiedenen Stadien derselben, welche für die im Systeme tiefer stehenden Familien nachgewiesen wurden[4]),

---

[1]) l. c. p. 215.
[2]) l. c. p. 218.
[3]) l. c. pag. 211–212.
[4]) Vgl. Treub, l. c., Nawaschin, Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Petersburg. Sér. VII. Bd. XLII. 1894. Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel. Bot. Zentralbl. LXIII. 1895. p. 104. Ein neues Beispiel von

nur vom Gesichtspunkte einer im Laufe der phylogenetischen Entwicklung allmählich zunehmenden physiologischen Selbständigkeit des Pollenschlauches aus begreifen, ein Ergebnis, welches durch den in letzter Zeit für die Vertreter einiger im System höher stehender Familien gelieferten Nachweis einer nur scheinbaren Chalazogamie keineswegs tangiert wird[1]).

Auch die zapfenähnlichen holzigen Fruchtstände mit ihren geflügelten Samen scheinen mir eher eine selbständige originelle Umbildung ursprünglicher Charaktere gymnospermenähnlicher Vorfahren als bloße biologische Konvergenz zu sein, da für die letztere Auffassung keine zwingenden Gründe vorliegen. Daß die Gattung imstande ist, ursprüngliche Charaktere selbständig zu modifizieren, hat sie außer dem Bau des Spaltöffnungsapparates ja auch

---

Chalazogamie, das. p. 353. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus Avellana. Bull. Acad. Imp. d. Sc. d. St. Petersburg. Bd. X. 1898, Bot. Zentralbl. 1899. Bd. LXXII. p. 106. Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. Acad. imp. Sc. St. Petersburg. Sér. V. Bd. VIII. 1898. p. 357, Benson. Contributions to the embryology of the Amentiferae. Transact. Linn. Soc. London Bot. sér. II. vol. III., Fritsch, Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien XLII. 1893. Sitzungsber., p. 50—53, u. XLIII. Sitzungsber. p. 15—16. Engler, Nachträge zu Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfamilien, II. 1., 1897, p. 30—32 u. 113—114. Zinger, Flora 1898, p. 189.

[1]) Vgl. Murbeck, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Universitets Arsskrift. Bd. 36. 1901, Longo, Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. Mem. della Real. Accad. dei Lincei 1903. Daselbst die weitere Literatur. Ich sage hier ausdrücklich „scheinbare" Chalazogamie, denn auch bei *Alchemilla arvensis* dringt der Pollenschlauch ganz normal vom Eiapparate aus gegen den Embryosack vor, wenn er auch früher von unten her das Integument passiert hat, was einfach im Gesamtbau des Fruchtknotens und des zum Teile als Leitungsgewebe fungierenden Integumentgewebes begründet ist. (Vgl. Murbecks Abb. 1 u. 2.) Bei *Cucurbita* haben wir, wie Longos Abbildungen 10—16 zeigen, vollkommen normale Porogamie, Eindringen des Pollenschlauches durch den Mikropylarkanal in den Embryosack. Daß derselbe auf seinem Wege bis hierher intercellular verläuft, ist ebenso wie bei *Alchemilla* einfach durch den Verlauf des Leitungsgewebes bedingt, welcher wieder vom Bau des Fruchtknotens abhängt. Das Wesentliche des porogamen Befruchtungsvorganges wird hierdurch nicht im geringsten berührt. Hat schon der Fall von *Alchemilla* mit echter Chalazogamie nichts zu tun, so ist jener von *Cucurbita* vollends normale Porogamie durch den Mikropylarkanal. Die beiden Fälle sind im Gegenteil meines Erachtens geradezu eine glänzende Bestätigung der hochgradigen erblichen Fixierung der Porogamie und phylogenetischen Bedeutung der Chalazogamie. Sie zeigen uns, daß Porogamie durch den Mikropylarkanal oder in Ermangelung desselben Eindringen des Pollenschlauches durch das Integument, aber immer vom Eiapparate aus bei den höher stehenden Familien selbst dann zähe beibehalten wird, wenn der Pollenschlauch auf Grund des Fruchtknotenbaues genötigt ist, während der ganzen Länge seines Verlaufes interzellular zu wachsen. Umso auffallender ist, daß selbst Solms-Laubach in seinem jüngsten Referate über die Longosche Arbeit (Botan. Zeitschr. 1904, Nr. 1) nicht nur von einer chalazogamen Entwicklung des Pollenschlauches bei *Cucurbita* spricht, sondern auf Grund derselben der Chalazogamie überhaupt jeden systematischen Wert abspricht. Vgl. überdies Karsten in Strasburger-Noll-Schenks Lehrb. VI. Aufl. 1904. p. 405.

durch die histologische Veränderung des Transfusionsgewebes bewiesen, welches sie ebenfalls mit den Gymnospermen und nur mit diesen teilt, aber in der Art der Tüpfelung selbständig verändert hat[1]).

Schließlich sei noch in Kürze auf die weitgehende habituelle Ähnlichkeit unserer Gattung mit den Equisetaceen und Ephedraceen eingegangen, welche sich in den Merkmalen des Stammbaues der Blattreduktion, Verzweigung usw. äußert. Man hat sich daran gewöhnt, derselben als bloßer Anpassungserscheinung keine weitere Bedeutung beizulegen[2]), was ja mit Rücksicht auf die weitgehende Konvergenz gewisser Rutensträucher (wie *Genista radiata*, *G. holopetala* etc.) ebenso begreiflich wie möglich ist. Eine weitere nicht nur habituelle, sondern auch topographisch-anatomische und histologische weitgehende Ähnlichkeit, welche zweifelsohne der Ausdruck wirklicher Verwandtschaftsbeziehungen ist, nähert unsere Gattung der Gattung *Ephedra*. Unter den rezenten Gymnospermen zeigt gerade *Ephedra* die nächsten Beziehungen zu *Casuarina*, was sich nicht bloß in gewissen Merkmalen der Blütenregion, sondern auch im Verlaufe der Fibrovasalstränge äußert. Trotz alledem scheint es mir keineswegs unmöglich, daß die Casuarineen von *Equisetum*-ähnlichen Vorfahren ihren Ausgangspunkt nehmend, die Vorfahren unserer heutigen Gymnospermen passiert haben. Ich möchte hierbei die beiden oben angegebenen Berührungsmerkmale aus dem histologischen Bau des Spaltöffnungsapparates nicht allzu geringe anschlagen, denn es steht mit dem ursprünglichen Zustande der Equiseten in vollem Einklange, daß diese Gruppe, um physiologisch im wesentlichen dasselbe zu erreichen, als *Casuarina* zu dem ziemlich rohen Auskunftsmittel der Membranleisten greift, was *Casuarina*, ihrer höheren Organisationsstufe entsprechend, durch Differenzierung der lokalisierten Verdickungen in feinerer Ausführung erreicht. Einen weiteren Ausdruck findet dieses Vermögen unserer Gattung darin, daß es dieselbe den Cycadeen und Koniferen gegenüber nicht nur in qualitativer, selbst in quantitativer Hinsicht im Bau der Spaltöffnungen weiter gebracht hat, da sie bezüglich der Kleinheit desselben, wie ein Vergleich der oben gegebenen Größenverhältnisse zeigt, in der der hoch stehenden Klasse der *Gnetinae* angehörigen Gattung *Gnetum* ihre nächsten Berührungspunkte findet. Denn die allmähliche Abnahme der Zellgröße kommt vom Standpunkte ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit einer Zunahme ihrer Organisationshöhe gleich.

Wenn wir weiter bedenken, daß die für die Hauptgruppen der Cormophyten charakteristischen Hauptzüge ihres Gesamtbaues in letzter Instanz nichts anderes sind als später zu Organisationsmerkmalen gewordene Merkmale der Anpassung der ursprüng-

---

[1]) Wenigstens nach den Angaben von Boodle und Worsdell l. c. p. 236—239 u. p. 254.

[2]) Vgl. Engler in Engler-Prantls Natürl. Pflanzenfam. III. 1. p. 18.

lich an das Wasserleben gebundenen Pflanze an das Landleben[1]), so erscheint es vielleicht auch begreiflich, warum es die adaptiv jedenfalls sehr plastischen Vorfahren von *Casuarina* an die bereits xerophytisch gebaute Gruppe der Equiseten phylogenetisch anknüpfend in derselben Anpassungsgeschichte um soviel weiter gebracht haben. Sie hatten eben diesem Gesichtspunkte entsprechend durch Vorwegnahme des bei den Equisetenvorfahren gegebenen xerophytischen Baues einen ganz gewaltigen Vorsprung in der Anpassung ihrer vegetativen Organe an das Landleben voraus, der es ihnen sozusagen ermöglichte, einen großen Teil ihrer phylogenetischen Arbeitszeit auf die Höherorganisierung der fruktifizierenden Region zu verwenden. Während sich die Vorfahren unserer heutigen Gymnospermen, wie der rezente Stamm der *Cycadinae* gegenwärtig noch deutlich zeigt, auf ihrem Wege nach aufwärts lange Zeit hindurch von dem Bauplane der Farne nicht weit entfernen konnten, hat ein adaptiv glücklicher veranlagter Seitenstamm der Equisetenvorfahren bei der an Trockenheit wahrscheinlich besser angepaßten Organisation derselben anknüpfend, in vegetativer Beziehung vielleicht eine Zeitlang mit den später entstandenen Equiseten sich parallel weiter entwickelnd, aber in der fruktifizierenden Region rascher im Sinne einer aufstrebenden Differenzierung divergierend, auf dem Wege der Gymnospermie in kürzerer Zeit ein *Ephedra*-ähnliches Stadium erreicht, das ja auch in seiner späteren Vollendung, unserer rezenten *Ephedra* in der Zweizahl der Keimblätter und anderen Merkmalen zu den dikotylen Angiospermen hinüberleitet[2]).

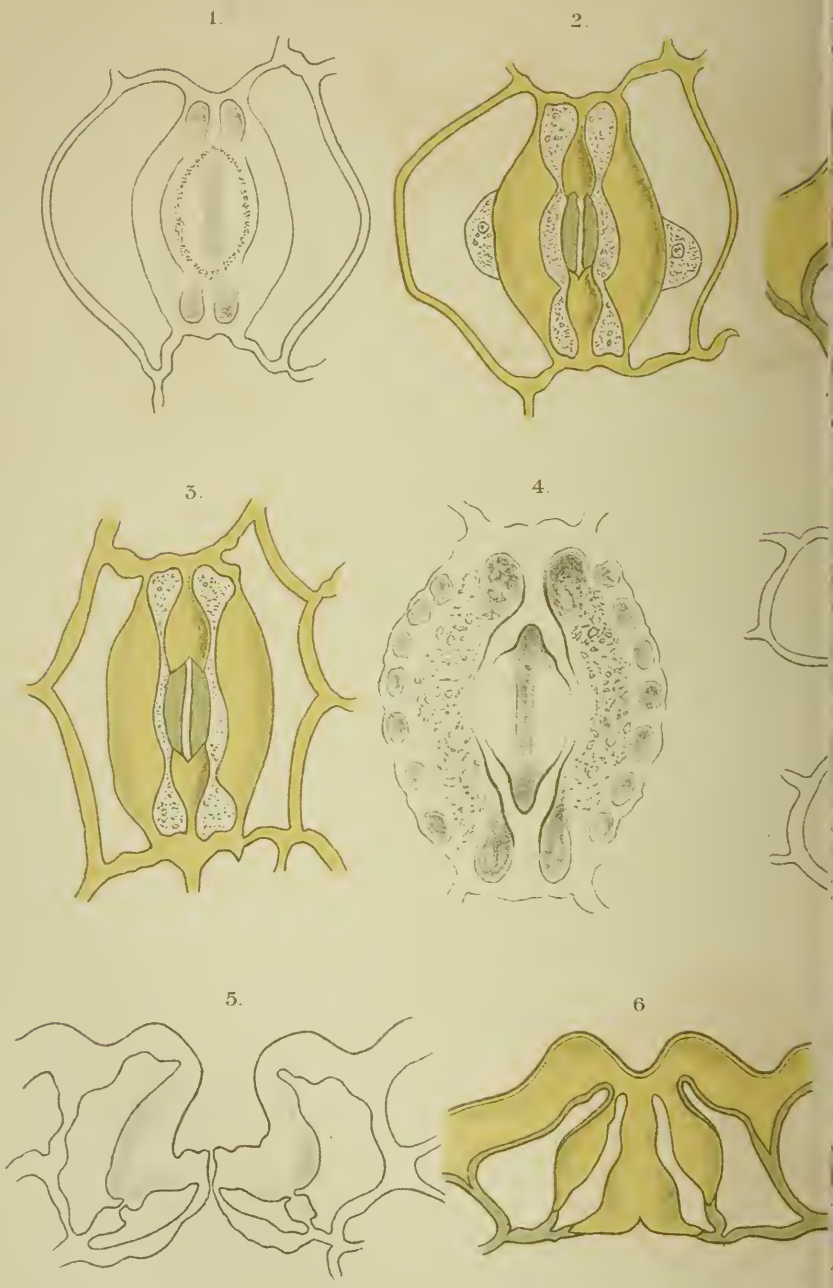
Soweit die Phylogenie von *Casuarina*, wie sie sich mir auf Grund des Studiums des Spaltöffnungsapparates unter Berücksichtigung sämtlicher übriger Merkmale der Gesamtstruktur aufgedrängt hat. Wenn auch der Methodik unserer Disziplin entsprechend ein strikter Beweis für die im vorstehenden geäußerten phylogenetischen Anschauungen nicht zu erbringen ist, so stehen dieselben doch in vollem Einklange mit den Ergebnissen der Untersuchung der Gesamtorganisation. Jedenfalls glaube ich mit der vorliegenden Untersuchung gezeigt zu haben, daß der Spaltöffnungsapparat unter kritischer Berücksichtigung der Merkmale seines feineren histologischen Baues und Vergleichung jener der Gesamtstruktur eine wertvolle Handhabe für die Beurteilung phylogenetischer Beziehungen abgibt, sich also trotz seiner weitgehenden Anpassungsfähigkeit als phyletisches Merkmal bewährt.

---

[1]) Vgl. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. II. Bd. 1. Teil, 1903. p. 16.

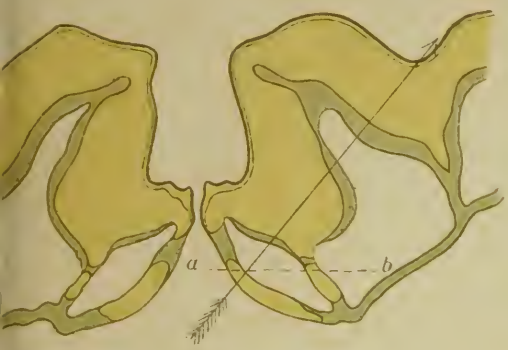
[2]) Vgl. Wettstein, l. c. 1903. p. 154—155.

O. Porsch, Spaltöffnungsapparat von Casuarina

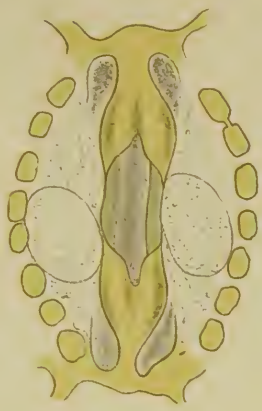


Autor

7.

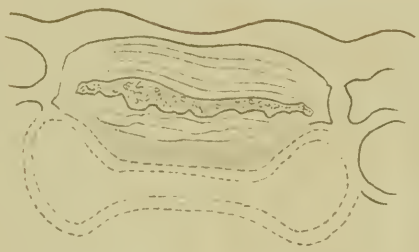


11.

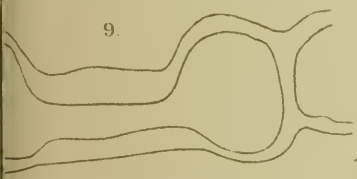


8

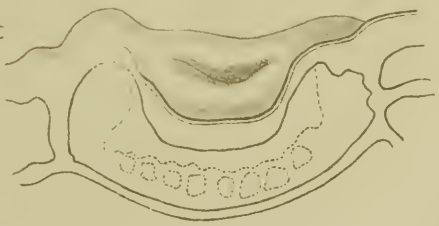
12.



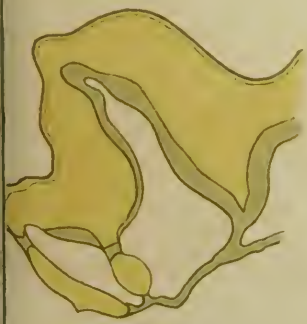
9.



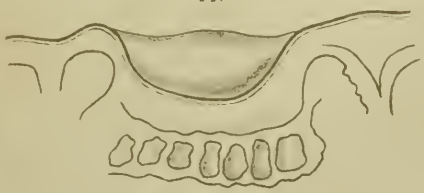
13.



10.



14.



Lith Kunstanstalt Friedr. Sperl, Wien III 1.

Erklärung der Abbildungen. (Taf. III.)

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Casuarina quadrivalvis* Labill. Die Vergrößerung schwankt zwischen 1100 und 1700.

Fig. 1. Apparat von oben gesehen bei höchster Einstellung. An den Polen sind die emporgezogenen Enden der Schließzellumina als birnförmige Schatten sichtbar. Die inneren körnig punktierten Bogenlinien deutenden Verlauf der äußeren Hautgelenke an. Der tiefer gelegene Porus als mittlerer Längsschatten sichtbar.

Fig. 2. Oberflächenansicht von oben bei ungefährer Einstellung auf die Zentralspalte. In dieser Abbildung sind ebenso wie in den Figuren 3, 6, 7, 10 und 11 alle cutinisierten Teile gelb, die aus reiner Zellulose bestehenden blau gehalten.

Fig. 3. Flächenansicht von unten bei Einstellung auf die Zentralspalte. Die blauen Längsfelder entsprechen in dieser wie in der vorigen Figur den nicht cutinisierten oberen Teilen der Bauchwände.

Fig. 4. Flächenansicht von unten bei höchster Einstellung. Die die Atemhöhle begrenzenden Cutinleisten sind bloß an den Polen deutlich abgegrenzt, an den Seiten derselben undeutlich. Bedeutung der birnförmigen Schatten wie in Fig. 1. Am Außenrande erscheinen die Membranverdickungen der Rückenwände der Schließzellen als perlschnurförmig aneinandergereihte kreisrunde Schatten.

Fig. 5. Medianer Querschnitt in den Rückenwänden je ein Tüpfel getroffen.

Fig. 6. Polarer Querschnitt.

Fig. 7. Medianer Querschnitt nach Behandlung mit Chlorzinkjod, um die Art der Cutinisierung zu zeigen. Der Pfeil bedeutet die Schnittebene, durch welche der Längsschnitt in Fig. 12 ging; die punktierte Linie *ab* stellt annähernd die Höhe der optischen Ebene dar, welche der Einstellung in Fig. 11 entspricht. Wie die gleichmäßige Dicke der Rückenwände zeigt, ging der Schnitt zwischen je zwei Verdickungen hindurch. Der Porus zeigt deutliche Differenzierung in Eisodialöffnung, Vorhof und Zentralspalte.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine Schließzelle, in ihrer unteren Hälfte bloß seitlich angeschnitten.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Schließzelle in der oberen Hälfte derselben geführt. In der Bauchwand ist der obere Teil der Cutinlamelle getroffen.

Fig. 10. Medianer Querschnitt mit einem deutlichen Reste der Hinterhofleiste Der Schnitt ging durch eine Membranverdickung der Rückenwand. Innere Zelluloseschicht der oberen Hälfte der Rückenwand durch Quellung infolge Chlorzinkjodbehandlung deutlich hervortretend.

Fig. 11. Flächenansicht von unten bei einer der Höhe der punktierten Linie *ab* in Fig. 7 entsprechenden Einstellung. Basale Cutinleisten in der Flächenansicht, ebenso wie die Membranverdickungen der Rückenwände scharf begrenzt. Zellkerne der Schließzellen deutlich sichtbar.

Fig. 12. Längsschnitt, in der durch die Richtung des Pfeiles in Fig. 7 angedeuteten Schnittebene geführt, bei tiefer Einstellung, die Längenerstreckung des äußeren Hautgelenkes zeigend; letzteres mit plasmatischem Inhalte der Nebenzelle erfüllt. Die nur bei tieferer Einstellung sichtbare Schließzelle punktiert gezeichnet.

Fig. 13. Längsschnitt durch die untere Hälfte der Schließzelle von innen gesehen. Der nur bei tieferer Einstellung sichtbare Cutinwulst der verdickten oberen Hälfte der Rückenwand sowie deren Membranverdickungen punktiert. Im Hintergrunde oben die Begrenzung der äußeren Atemhöhle durch die Außenwand der Nebenzelle.

Fig. 14. Dasselbe wie Fig. 13, nur von außen gesehen. Die durch den scharf hervortretenden, plastischen Cutinwall und die darunter liegenden Verdickungen charakterisierte Rückenwand unterhalb der Verdickungen weggeschnitten.

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: 1904

Band/Volume: 054

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

Artikel/Article: Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. 41-51