

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von **Dr. Richard R. v. Wettstein**,
Professor an der k. k. Universität in Wien,
unter Mitwirkung von **Dr. Erwin Janchen**,
Privatdozent an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LXII. Jahrgang, Nr. 11.

Wien, November 1912.

Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen und ihre Beziehungen zur Korkbildung bei den Cactaceen.

Von cand. phil. Novak Bukvić (Wien).

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Wiener Universität, Nr. 42 der 2. Folge.)

(Mit Tafel IV.)

Bei dem Studium einiger Cactaceen, die mir Herr Professor Dr. H. Molisch zur anatomischen Untersuchung übergab, fand ich die Spaltöffnungen nicht selten in eigenartiger Weise verstopft. Da ich über diese Verstopfungen in Solereders¹⁾ bekanntem Werke und in der Spezialliteratur über den anatomischen Bau der Spaltöffnungen bei den Cactaceen²⁾ nichts vorfand, so will ich darüber hier kurz berichten.

I. Die thylloide Verstopfung der Atemhöhle der Spaltöffnungen bei den Cactaceen.

Mit der Verstopfung der Luftspalten bei anderen Pflanzensorten haben sich bereits verschiedene Forscher beschäftigt.

Wilhelm³⁾ untersuchte die Verstopfung der Coniferenspaltöffnungen. Das Resultat seiner Beobachtungen war, daß „die zum Spaltengang führende, rechteckig begrenzte Vertiefung, die äußere Atemhöhle, von einer farblosen oder schwach bräunlichen Masse vollständig ausgefüllt ist. Was die stoffliche Natur der Ausfüllungsmasse betrifft, so muß sie als ein wachsiger Körper betrachtet werden“.

¹⁾ Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

²⁾ Caspari H., Hautgewebe der Cactaceen. Diss. Halle 1883.

³⁾ Wilhelm K., Über eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1883, Bd. I.

Ähnliche Verstopfungen der Spaltöffnungen durch Wachs hat später Wulff¹⁾ noch bei einer Reihe von Pflanzenfamilien [Osmundaceen, Gnetaceen, Juncaceen, Cyperaceen (mit Ausnahme der Carex-Arten, bei welchen durch papillenförmige Hervorwölbung der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates eine schützende äußere Atemhöhle hergestellt wird), Gramineen, Liliaceen, Iridaceen, Betulaceen, Myricaceen, Casuarinaceen, Silenaceen, Ranunculaceen, Magnoliaceen, Papaveraceen, Rutaceen, Papilionaceen, Umbelliferen und Scrophulariaceen] beobachtet.

Eine ganz andere Verstopfungsart der Spalten haben Haberlandt²⁾ und Molisch³⁾ bei *Tradescantia guianensis* aufgefunden. Molisch hat ihr den Namen „thyloide Verstopfung“ gegeben. Er untersuchte die Querschnitte älterer Blätter und fand auffallenderweise sehr viele Atemhöhlen der Spaltöffnungen teilweise oder ganz verstopft, gleichgültig, ob die Blätter von dem im feuchten Warmhaus oder von dem im trockenen Zimmer kultivierten Material stammten. Nach Haberlandt erfolgt die Verstopfung gewöhnlich durch blasenförmige Ausstülpungen der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, welche einander berühren und, gegenseitig sich abplattend, den Ausführungsgang, die Opistialöffnung, abschließen. Viel häufiger erfolgt die Verstopfung nach Beobachtungen von Molisch von den angrenzenden Mesophyllzellen aus, denen überhaupt an der Ausfüllung der Atemhöhle in der Regel der Hauptanteil zufällt. Eine oder zwei, seltener mehrere Mesophyllzellen, wachsen, sich thyllenartig vorwölbend, in die Atemhöhle hinein, teilen sich und bilden schließlich einen die Atemhöhle vollständig ausfüllenden Gewebekomplex. Die Teilungswände liegen meist parallel zur Blattoberfläche. Die Zellen enthalten Chlorophyll und einen deutlich sichtbaren Zellkern, manchmal auch Kristalle.

Ich habe diese Verstopfungsart deshalb ausführlicher geschildert, weil ich ganz dieselbe Form des Verschlusses bei den Spaltöffnungen der Cactaceen beobachtet habe.

Untersucht wurden folgende Cactaceen: *Opuntia missouriensis*, *O. maxima*, *O. aurantiaca*, *O. grandis*, *Echinopsis* sp., *Echinocereus procumbens*, *Cereus Peruvianus*, *C. macrogonus*, *C. sp.*, *C. Bonplandii*, *Echinocactus* sp., *Mammillaria* sp., *M. centricirrha*, *M. stellata aurata*.

Die thyloide Verstopfung fand ich zuerst bei *Mammillaria centricirrha*. Die Beobachtungen machte ich an älterem Material, und zwar mit schon entwickeltem, wie auch mit unentwickeltem Periderm. Ich verfolgte die Sache weiter und konstatierte bei allen

¹⁾ Wulff Th., Studien über verstopfte Spaltöffnungen. Österr. bot. Ztschr., XLVIII. Jahrg., 1898, Nr. 6, S. 201.

²⁾ Haberlandt G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887. S. 74—75.

³⁾ Molisch H., Zur Kenntnis der Thylen nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. 97, 1888.

untersuchten Cactaceen ohne Ausnahme die thylloide Verstopfung. Da ich nicht weniger als 14 Arten untersuchte, so darf ich wohl mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß die thylloide Verstopfung bei den Cactaceen ziemlich verbreitet ist.

Wie geht nun die Verstopfung vor sich? — Von den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates oder von den Mesophyllzellen aus? — Sie geht entweder von oben oder von unten, oder von oben und unten zugleich aus. Alle drei Fälle habe ich oft an einem und demselben Schnitte beobachtet.

Fig. 7 stellt uns den einfachsten Fall dar, wo die Grundgewebszelle erst im Begriffe ist, in den Atemraum hineinzuwachsen. Die Zelle enthält Protoplasma und einen deutlich sichtbaren Kern, der sich in dem der Atemhöhle zugekehrten Teile der Zelle befindet.

Fig. 1, 2 und 5 zeigen uns Beispiele einer schon ganz fertigen Verstopfung des Atemraumes. Eine Mesophyllzelle ist in den Atemraum hineingewachsen, hat sich geteilt und bildet einen denselben vollständig ausfüllenden, aus etwa zwei bis vier Zellen bestehenden Gewebekomplex.

Fig. 4 stellt uns den umgekehrten Fall dar, wo die thylloide Verstopfung nicht von den Mesophyll-, sondern von den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates aus erfolgt. Die Nebenzellen verlängern sich unter die Opistialöffnung, berühren sich und eine von denselben oder auch beide dringen in die Atemhöhle hinein, teilen sich und füllen den Atemraum vollständig aus. Wie man aus der Figur ersieht, nehmen die Nebenzellen auch an der Bildung des Periderms teil. Ähnliches beobachtete Vouk¹⁾) bei *Begonia vitifolia* Schott.

Die thylloiden Zellen bei *Tradescantia guianensis* enthalten, wie gesagt, Chlorophyllkörper und einen deutlich sichtbaren Zellkern. Ebenso fand ich bei vielen von mir bei Cactaceen beobachteten Fällen thylloider Verstopfung Chlorophyllkörper, Plasma und Kern, in manchen Fällen aber keinen Inhalt mehr. Da die thylloiden Zellen der Verstopfung dienen, so war es nicht undenkbar, daß sie verkorkt oder verholzt sein könnten. Von den Holzreaktionen gelang keine, während ich mit Sudan III eine Rötung und mit Kalilauge die Verseifung beobachtete. Diese Reaktionen können als Suberinprobe gedeutet werden, was kaum Wunder nimmt, da eine Verkorkung der Funktion der thylloiden Zelle entspricht. Die Ablagerung der Korksubstanz in den Zellwänden geschieht aber nicht immer gleichmäßig. Oft zeigt der dem Atemraum zugekehrte Teil der von dem Grundgewebe ausgehenden thylloiden Zellwand viel stärkere Verdickung als der entgegengesetzte.

Fig. 1 gibt uns einen besonders charakteristischen Fall wieder, bei dem die thylloiden Zellen starke Membranverdickung

¹⁾ Vouk V., Über eigenartige Pneumatoden an dem Stämme von *Begonia vitifolia* Schott. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXX, Jahrg. 1912, Heft 5.

zeigen, oft so starke, daß das Lumen fast verschwindet. Die Verdickung gibt die Zellulose-Reaktion mit Chlorzinkjod, hingegen unterbleibt die Probe auf Verkorkung oder Verholzung bei diesen thylloiden Zellen. Diese starke Verdickung der Membranen dürfte als Schutzeinrichtung gegen zu starke Transpiration dienen, gleichwie die stark verdickten Wände des Hypodermas.

Die größte Ähnlichkeit scheinen mir nun meine Bilder mit den von K. Linsbauer¹⁾ jüngst bei Bromeliaceen beobachteten Verstopfungen der Spaltöffnungen zu besitzen. Fig. 6 ist ein solcher Fall bei *Opuntia grandis*. Die Atemhöhle wird hier nämlich durch eine Annäherung der Nebenzellen eingeengt. Bisweilen treffen die von den entgegengesetzten Seiten kommenden Nebenzellen in der Mitte aufeinander, verwachsen und unterbrechen die Transpiration fast ganz, bisweilen aber treffen sie aufeinander, ohne zu verwachsen, und lassen zwischen sich einen engen Spalt (Fig. 6), so daß die Transpiration auch hier zweifellos erschwert wird.

Wenn wir uns nun noch fragen, welche biologische Bedeutung diese thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen bei den Cactaceen haben, so leuchtet wohl ein, daß es sich hier unzweifelhaft um ein vorzügliches Mittel zur Herabsetzung der Transpiration handelt, wie dies schon Haberlandt, Molisch und K. Linsbauer für derartige Bildungen angeben und wie dies Wilhelm und Wulff von dem Wachsverschluß der Spaltöffnungen annehmen.

Teilungen der thylloiden Zellen parallel zur Oberfläche haben Molisch bei Spaltöffnungen von *Tradescantia guianensis* und in neuester Zeit Simon²⁾ bei Markkalluszellen beobachtet. Die thylloiden Zellen können auch radiale Teilungen ausführen, die im Zusammenhange mit der Korkbildung stehen, worüber im nächsten Abschnitte berichtet werden soll.

II. Über die Entstehung des Korkes aus den thylloiden Zellen.

Ältere Exemplare von Cactaceen sind meistenteils von einem mächtigen Korkmantel umgeben, der an der gelbbräunlichen Farbe zu erkennen ist. Aber auch an den Stellen, die ganz grün erscheinen, wo man also mit freiem Auge keinen Kork sieht und ihn auch nicht vermuten würde, findet ihn das bewaffnete Auge oftmals. De Bary³⁾ erklärt diese Erscheinung folgendermaßen:

¹⁾ Linsbauer K., Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. 120, 1911, Abt. 1.

²⁾ Simon L., Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Pringsh. Jahrb. für wissenschaftl. Bot., Bd. 45, 1908.

³⁾ De Bary A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne (in Handb. der physiolog. Bot., herausg. v. Hofmeister, Bd. III). 1877. S. 119—120.

„Entsprechend ihrem noch stattfindenden aktiven Wachstum ist die junge Korkzelle auch nach der Differenzierung durch die Verkorkung vom Protoplasma und Zellsaft erfüllt. Eine junge, schon sehr ausgebildete Korkschiehte kann daher durchscheinend, ein mit solcher bedeckter Zweig noch lange für das bloße Auge grün bleiben infolge des Durchscheinens des Chlorophylls im Rindenparenchym.“

Dieser mächtige Mantel von Kork entsteht entweder aus der Epidermis, aus dem Hypoderma, aus dem Grundgewebe, oder aus allen dreien zugleich. Aus der Epidermis entwickelt er sich, wenn das Hypoderma vorhanden ist; fehlt ein solches, so entsteht er aus dem Grundgewebe; aus allen drei zusammen, wenn äußere Einflüsse eine beschleunigte Korkbildung notwendig erscheinen lassen. Zur Erklärung des verschiedenen Auftretens von Kork möchte ich folgende Erwägung vorführen: Würden sich in den Fällen, wo bei Cactaceen kein Hypoderma vorhanden ist, die Epidermiszellen zu teilen beginnen, um das Periderma zu erzeugen, so würden die zarten, in der Teilung begriffenen Zellen Gefahr laufen, durch äußere ungünstige Einflüsse, besonders durch die große Hitze, der Cactaceen ja gewöhnlich ausgesetzt sind, zugrunde zu gehen, worunter auch das Chlorophyll führende Gewebe leiden würde. Damit das nicht geschieht, mag sich das Periderma aus dem Grundgewebe unter dem Schutze der Epidermis bilden. In den Fällen, wo Hypoderma vorkommt, kann sich der Kork auch aus der Epidermis entwickeln, weil das Grundgewebe unter dem Schutze des Hypodermas steht, das jedenfalls die Epidermis in ihrer Funktion unterstützt. In den Fällen endlich, wo aus allen drei Kork liefernden Geweben Kork entsteht, ist der aus der Epidermis entstandene englumiger und dünnwandiger als der aus dem Grundgewebe und Hypoderma entstandene. Fast überall habe ich im Korke stark verdickte, verholzte Zellen beobachtet, die einzeln oder in ganzen, zusammenhängenden Schichten auftreten. Diese entstehen aus dem Phellogen durch nachträgliche Verdickung der Membranen.

Außer diesen drei beschriebenen Entstehungsarten des Cactaceenkorkes kommt noch eine vierte vor, die im folgenden beschrieben sein mag.

Bei *Mammillaria centricirrha* (Fig. 3) befindet sich unter der Epidermis ein einschichtiges Hypoderma. Die Atemhöhle der Spaltöffnung ist durch einen Gewebekomplex der geteilten thylloiden Zellen *t* verstopft. Das Periderm oberhalb des Atemraumes hat seinen Ursprung in den thylloiden Zellen *t*, wie ja aus der verbliebenen Verdickung der äußeren Epidermiszellenwand zu ersehen ist. Die Erscheinung erkläre ich folgendermaßen: Die thylloiden Zellen haben ihre Teilungen über die Atemhöhle hinauf fortgesetzt, die Kutikula gehoben, dann sich durch radiale Teilungen nach rechts und links über die ungeteilt gebliebene Epidermis geschoben und auf diese Weise das Periderma gebildet. An die

tangentialen oder Querteilungen reihen sich also die radialen bei der Bildung des Korkes an.

Mit der Entstehung des Korkes bei den Cactaceen hat sich auch Nommensen¹⁾ beschäftigt. Etwas seinem Cuticularepithel Ähnliches konnte ich an den von mir untersuchten Exemplaren nicht beobachten.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wird ein Beitrag zur Anatomie der Cactaceen erbracht, und zwar beschäftigt sie sich:

- I. mit der thylloiden Verstopfung der Spaltöffnungen, und
- II. mit der Entstehung des Korkes aus den thylloiden Zellen.

Die Verstopfung erfolgt von den Mesophyllzellen, von den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates oder von beiden zugleich aus.

Bei *Cereus Bonplandii*, *Echinocactus* und *Echinopsis* sp. haben die thylloiden Zellen auffallend starke Membranverdickungen.

Der Kork bei den Cactaceen entsteht aus der Epidermis, aus dem Grundgewebe, aus dem Hypoderma und aus den thylloiden Zellen durch tangentiale und radiale Teilungen.

Herrn Professor Dr. Hans Molisch erlaube ich mir für die Zuweisung des Themas sowie die stete Förderung, dem Herrn Privatdozenten Dr. O. Richter und Herrn Assistenten Dr. V. Vouk für die Unterstützung bei der Ausführung dieser Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Figuren auf Tafel IV.

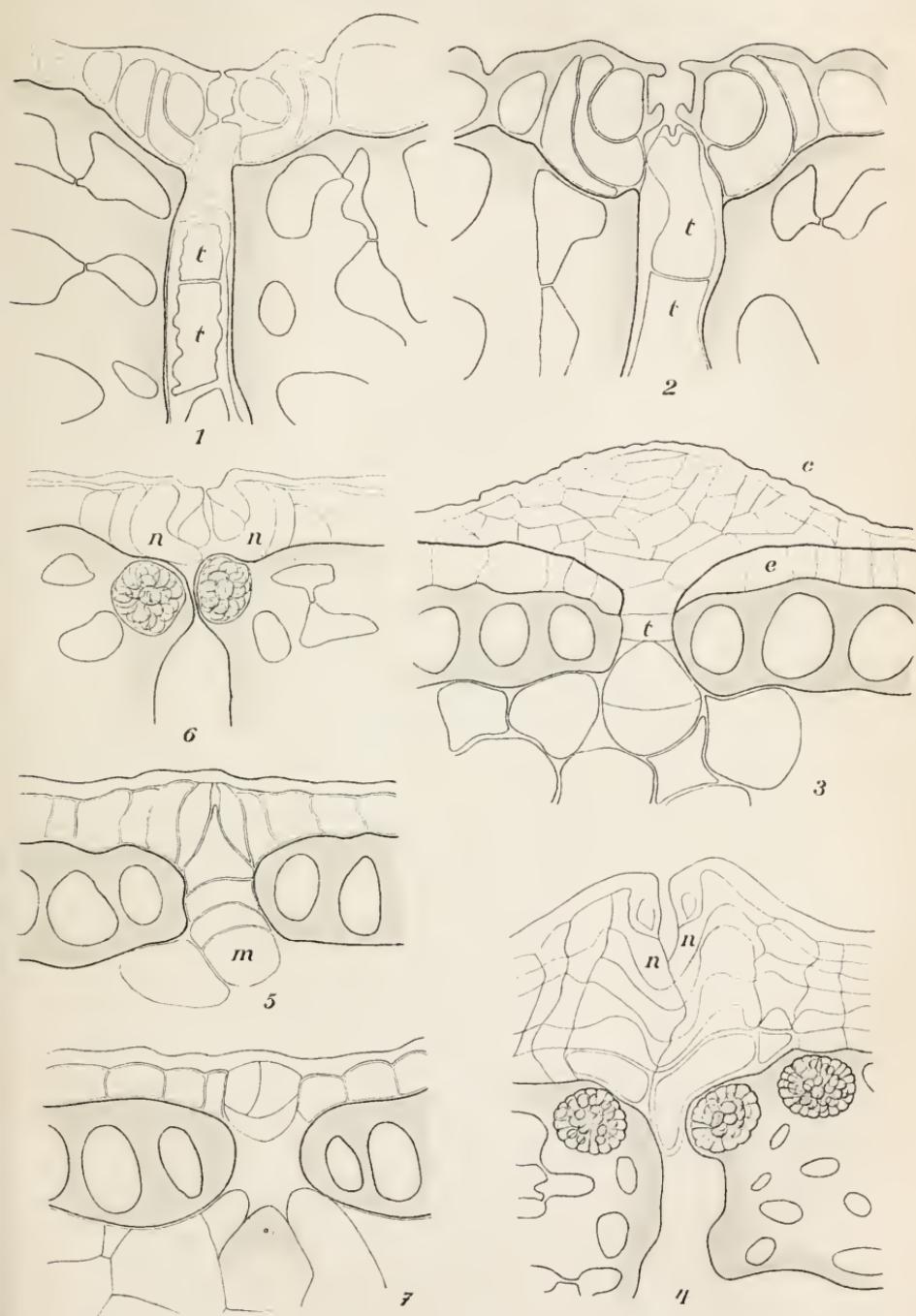
- Fig. 1. Querschnitt durch den Stamm von *Cereus Bonplandii*, starke Membranenverdickung der thylloiden Zellen *t*.
- Fig. 2. Querschnitt durch den Stamm von *Cereus Bonplandii*, thylloide Verstopfung *t* von unten.
- Fig. 3. Querschnitt durch den Stamm von *Mammillaria centricirrha*, Entstehung des Korkes aus thylloiden Zellen.
- Fig. 4. Querschnitt durch den Stamm von *Opuntia maxima*, thylloide Verstopfung von den Nebenzellen *n* aus.
- Fig. 5. Querschnitt durch den Stamm von *Mammillaria centricirrha*, thylloide Verstopfung von den Mesophyllzellen *m* aus.
- Fig. 6. Querschnitt durch den Stamm von *Opuntia aurantiaca*, die Verstopfung der Spalten durch Annäherung der Nebenzellen *n*.
- Fig. 7. *Mammillaria centricirrha*, die Grundgewebszelle im Begriffe, in die Atemhöhle hineinzuwachsen.

Gesneriaceen-Studien.

Von Karl Fritsch (Graz).

Unter obigem Gesamttitle beabsichtige ich von Zeit zu Zeit kleinere Einzelergebnisse meiner Untersuchungen über die Familie der Gesneriaceen zu veröffentlichen.

¹⁾ Nommensen R., Beiträge zur Anatomie der Cactaceen, insbesondere ihres Hautgewebes. Diss. Kiel 1910.



THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

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: 1912

Band/Volume: [062](#)

Autor(en)/Author(s): Bukvic Novak

Artikel/Article: [Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen und ihre Beziehungen zur Korkbildung bei den Cactaceen. 401-406](#)