

ÖSTERREICHISCHE

# BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

LXIX. Jahrgang, Nr. 7—8.

Wien, Juli—August 1920.

## Der Spaltöffnungsapparat von *Brugmansia* und *Rafflesia*.

Von

Dr. Hermann Cammerloher (Innsbruck).

(Aus dem botanischen Institut der Universität Innsbruck.)

(Mit Tafel III und 5 Textabbildungen.)

Im Allgemeinen wird die Oberhaut der Blütenhülle der Rafflesiaceen nach den meisten bisherigen Angaben als spaltöffnungslos betrachtet. Vor allem die ältere Literatur spricht dieser Familie den Besitz von Spaltöffnungen gänzlich ab. So schreibt Unger (1<sup>1)</sup>: „Wie bei *Rafflesia* so ist die Epidermis auch bei den übrigen niederen Parasiten gebaut; die Zellen derselben bilden von oben gesehen (Tab. VII, Fig. 49, B.) in ihrer Zusammenfügung ein mehr oder minder regelmässiges Netz, das durchaus aller Spaltöffnungen ermangelt.“ Und Meyen (2) will die Oberhaut einerseits wegen des allmählichen Überganges der Parenchymzellen, vor allem aber wegen des Fehlens der Spaltöffnungen gar nicht als echte Epidermis gelten lassen. Ebenso erwähnt Chatin (3) nichts über das Vorhandensein von Spaltöffnungen in dieser Familie.

Einige Untersuchungen jüngeren Datums weisen aber das Vorhandensein von Spaltöffnungen bei Rafflesiaceen nach. Endriss (4) hat sie bei *Pilostyles ingae* (Karst.) (*Pilostyles Ulei* Solms-Laub.) gefunden und beschreibt sie folgendermaßen: „Spaltöffnungen sind vorhanden und zwar ausschließlich auf der Außenseite der Blätter, am zahlreichsten auf denen des untersten Wirtels (s. Fig. 9). Von der Fläche gesehen erscheinen sie ganz normal, mit ziemlich breitem Spalt. Im Längsschnitt war allerdings die den Schließzellen sonst eigentümliche Wandstruktur nicht zu sehen; doch ist eine Atemhöhle vorhanden, so daß immerhin wahrscheinlich ist, daß die Gebilde funktionieren.“ Auch die von ihm beschriebenen und als Schleimspalten oder Nektarien gemutmaßten Bildungen dürften ihrer Entstehung nach auf Spaltöffnungen zurückzuführen sein, wofür schon die Form (s. Fig. 10 der angeführten

<sup>1)</sup> Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Schlusse der Arbeit.

Abhandlung) dieser Gebilde spricht. Es ist eben nur ein Wechsel der Funktion eingetreten, wie er ja öfters zu beobachten ist.

Eine weitere Art, bei der Spaltöffnungen bekannt geworden sind, ist *Cytinus hypocistis* L., an der sie Porsch (5) entdeckt hat. Sie wurden an den untersten Schuppenblättern gefunden und zwar ebenfalls an der Unterseite derselben, wo sie aber ausnahmslos rückgebildet und völlig funktionslos sein sollen.

Schließlich stellte Heinricher (6) das Vorhandensein von Spaltöffnungen bei *Brugmansia* und *Rafflesia* fest. Eine genauere Untersuchung derselben, sowie die Beantwortung einer Reihe anderer, die Rafflesiaceen betreffenden Fragen wurden auf einen späteren Zeitpunkt verschoben.

Die vorliegende Arbeit soll sich nun mit dem Spaltöffnungsapparat dieser beiden letztgenannten Gattungen beschäftigen.

Für die Überlassung des Arbeitsmaterials, einer reichlichen Zahl von fertigen Schnitten und Skizzen, die mir die Arbeit sehr erleichterten, sowie für das rege Interesse und die Förderung bin ich meinem verehrten Institutsvorstand, Herrn Hofrat Prof. Dr. E. Heinricher, zu tiefstem Danke verpflichtet, den ich mir an dieser Stelle zum Ausdruck zu bringen erlaube.

Das Material stammt durchwegs von Java. Von der Gattung *Brugmansia* wurde *B. Zippelii* Bl. und einzelne Teile einer von Heinricher beschriebenen neuen, zurzeit noch unbenannten Art<sup>1)</sup> untersucht. Erstere sammelte Heinricher an den Abhängen des Vulkans Salak bei Buitenzorg, letztere bei Pasir Datar. Von *Rafflesia* standen mir *R. Patma* Bl.<sup>2)</sup> und *R. Rochussenii* Teysm. Binn. zur Verfügung; diese Art gleichfalls vom Vulkan Salak, jene von der im Süden Javas gelegenen Insel Noesa Kambangan, ihrem westlichsten, javanischen Verbreitungsgebiet herrührend. Die Pflanzen waren zum Teil in Sublimatalkohol, zum Teil nach der von Heinricher (a. a. O., S. 60.) angewandten Methode mit siedendem Alkohol konserviert. Der Vorteil dieser letzteren Behandlungsweise hat sich gerade bei den vorliegenden Untersuchungen gezeigt, da hiedurch das Schwarzwerden der Objekte, das die mikroskopische Beobachtung so überaus störend beeinflusst, verhindert wurde.

*Brugmansia Zippelii* Bl. und *Brugmansia* nov. spec. Die Epidermis der Ober- und Unterseite bei den Perianthblättern ist deutlich verschieden. Die Zellen der unteren Epidermis sind von der Fläche

<sup>1)</sup> Heinricher, a. a. O., Seite 61.

<sup>2)</sup> Das Material von *R. Patma* wurde seinerzeit von Prof. Dr. E. Czaplet (Prag) auf Java gesammelt und zum Teil dem botanischen Institut Innsbruck in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt.

gesehen teils quadratisch, teils mehrseitig und dann auch etwas längsgestreckt. Im Querschnitt sind sie etwas höher als breit und die Außenmembran im Vergleich zu den Seitenwänden weitaus dicker und deutlich dreischichtig. Auf der zu unterm befindlichen Zelluloseschicht (Abb. 1) sind Kutikularschichten aufgelagert, von denen Zapfen in die Zelluloseschicht vorspringen. Zu äußerst ist die Epidermis gleichmäßig mit einer Kutikula überzogen. Die Epidermiszellen der Oberseite sind von der Fläche gesehen wohl gleichfalls mehrseitig, aber etwas kleiner und in ihren Membranen auch viel zarter wie die der Unterseite. Noch deutlicher zeigt sich letzteres Merkmal im Querschnittsbild (Abb. 2). Sowohl Seitenwände wie auch die Außenwände sind gleichmäßig dünn

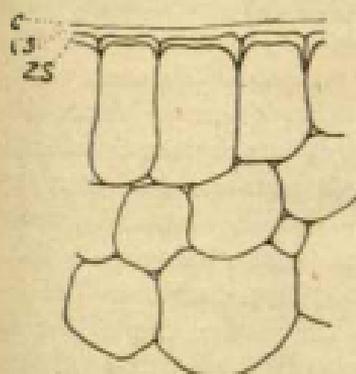


Abb. 1. *Brugmansia Zippelii* Bl. Querschnitt durch die Epidermis der Perianthunterseite. c = Kutikula; cs = Kutikularschicht; zs = Zelluloseschicht.

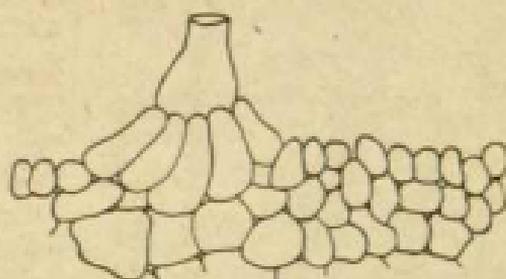


Abb. 2. *Brugmansia Zippelii* Bl. Querschnitt durch die Perianthoberseite mit dem basalen Teil eines Haares.

und man bemerkt an letzteren auch keinerlei Ausbildung von Kutikularschichten, wohl aber eine äußerst zarte Kutikula, die erst bei Behandlung der Schnitte mit Schwefelsäure erkennbar wurde. Während die Epidermis der Unterseite glatt und flach verläuft, ist die der Oberseite durch die sich linsenförmig vorwölbenden Zellen uneben. Außerdem trägt sie einen Pelz von langen, ungegliederten Haaren<sup>1)</sup>, die ihrem Ursprung nach auf Epidermiszellen zurückzuführen sind. Ihr unteres Ende (Abb. 2) ist zwiebförmig verbreitert. Die benachbarten Epidermiszellen sind etwas verlängert, wodurch sie aus der Oberhaut vorspringen und so einen kleinen Becher bilden, in dem die Basis des Haares eingesenkt ist. Dieser Haarfilz mangelt der Unterseite vollkommen. Ganz allgemein treten an den radialen und inneren Wänden der ober- und unterseitigen Epidermiszellen Tüpfel auf, die von der Fläche gesehen elliptischen Umriß zeigen.

<sup>1)</sup> Heinriche, a. a. O., Seite 74.

Der Hauptunterschied zwischen den beiden Oberhäuten zeigt sich aber in dem Vorhandensein von Spaltöffnungen an der Blattunterseite, wovon an der Oberseite keine Spur zu finden ist. Auch sind diese nicht gleichmäßig über die ganze Unterseite verteilt, sondern finden sich an vielen Stellen gehäuft, während sie andernorts nur vereinzelt vorkommen oder auch auf größeren Flecken gänzlich fehlen. Ihre Verbreitung auf den Perianthblättern ist mehr zonal begrenzt und zwar verläuft diese Zone nahe der Basis rings um die Blüte. Sie stehen in keiner bestimmten

Orientierung zur Längsrichtung der Blütenblätter. Die Spalte steht gewöhnlich weit offen; hin und wieder wurden Spaltöffnungen mit sehr enger oder geschlossener Spalte (Abb. 3) gefunden. Die sonst eigentümliche Beweglichkeit fehlt den Schließzellen anscheinend vollkommen, soweit man aus dem Bau derselben — es sind nämlich weder äußere und innere Hautgelenke noch Vor- und Hinterhofsleisten ausgebildet — auf diesen Mangel einen Schluß ziehen kann. Die Außenmembran ist dicker und geht dann allmählich in die dünnere Membran der dem Parenchym zugekehrten Wand der Schließzelle über (Taf. III, Fig. 1).

Der Normalbau einer Spaltöffnung, daß nämlich die Spalte nur von zwei Schließzellen begrenzt wird, ist bei *Brugmansia* verhältnismäßig selten verwirklicht (Abb. 3 und Taf. III, Fig. 2 u. 5). Weitans häufiger

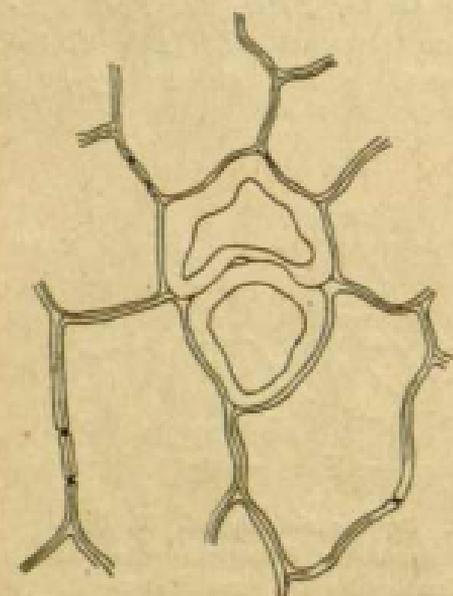


Abb. 3. *Brugmansia* spec. Funktionslose Spaltöffnung; die Spalte ist bis auf einen kleinen Schlitz unausgebildet. Die Schließzellen sind ungeteilt. Der Schnitt wurde mit Eau de Javelle behandelt, wodurch insbesondere die Membranen der Schließzellen stark gequollen sind.

tritt der Fall ein, daß eine Vermehrung der die Spalte bildenden Zellen durch nachträgliche Teilung der ursprünglichen zwei Schließzellen erfolgt. Und so finden sich fast allgemein Spaltöffnungen vor, deren eine oder auch beide Schließzellen eine Teilung erfahren haben, so daß die Spalte von drei (Taf. III, Fig. 3) oder vier (Taf. III, Fig. 4) Zellen umgeben ist. Eine Teilung der Schließzellen hat Heinricher (7) als monströse Bildungen an den Spaltöffnungen der Kapselwand bei *Lathraea squamaria* L. beschrieben. Doch es besteht ein Unterschied in dem Endergebnis dieser Teilungsvorgänge zwischen *Lathraea* und *Brugmansia*. Bei jener entsteht durch die Teilung der Schließzellen auch eine Ver-

mehring der Spaltöffnungen, so daß zwei, drei oder auch mehr, allerdings funktionslose, Stomata aneinander liegen; Heinricher nennt sie Zwillings-, Drillings- und auch Vierlingsspaltöffnungen (siehe auch die Fig. 20, 21, 22, 24 der Taf. I der angeführten Arbeit). Oft bleibt hierbei die Spaltenbildung ganz aus.

Bei *Brugmansia* hingegen umgeben die Tochterzellen der ursprünglichen zwei Schließzellen die eine Spalte, so daß zwar eine Vergrößerung der Zahl der die Spalte umgebenden Zellen, nicht aber der Spaltöffnungen eintritt. So geartete Bildungen beschreiben Pirotta und Longo (8) auch für *Cynomorium coccineum* L., gleichfalls einen Parasiten, wie sie auch die Abbildungen 4 und 5 ihrer Arbeit zeigen, wobei aber nicht deutlich zu ersehen ist, ob die Spalte geöffnet oder verwachsen ist. Die Septierung einer oder beider Schließzellen ist eine Erscheinung, die nicht gerade häufig auftritt und über deren Vorkommen neuerdings Gertz (9) berichtet. Die von ihm angeführten Fälle sind zum Teil pathologischer Natur, zum Teil Rückbildungserscheinungen. Bei *Brugmansia* ist die Teilung der Schließzellen geradezu Normalfall, während nur selten Spaltöffnungen mit ungeteilten Schließzellen zu finden sind. Die ganze Spaltöffnung ist außerdem oft über die umgebenden Oberhautzellen emporgehoben (Taf. III, Fig. 4) und ruht auf ihnen auf, was bei verschieden hoher Einstellung des Mikroskopes leicht zu erkennen ist. Krause (11) beschreibt ein ähnliches Verhalten der Spaltöffnungen an der Laubsproßachse von *Lathraea squarrosa* L.

Durch Gewebespannung bei den Wachstumsvorgängen kommt es mitunter vor, daß die Spaltöffnung in der Querrichtung bis zur vollkommenen Trennung der Schließzellen gezerrt wird (Taf. III, Fig. 5). Gertz (10) führt einen solchen Fall für *Paeonia paradoxa* an (Abb. 6 und 7 der erwähnten Arbeit). Die Spaltung ist dann bedeutend vergrößert. Derartige Zerrungen wurden auch an dem verarbeiteten Material mehrfach beobachtet.

Bei den Spaltöffnungen, deren Spalte offen steht, ist auch regelmäßig eine Atemböhle vorhanden, die gewöhnlich ziemlich groß ist (Taf. III, Fig. 1).

Wie weit die beschriebenen Spaltöffnungen für die Pflanze von Wert sind, darüber soll noch im folgenden einiges gesagt werden. Zweifellos bedeutungslose Spaltöffnungen kommen vor, doch sind sie nicht allzu häufig. Bei ihnen ist dann die Spalte vollkommen oder zumindest bis auf einen kleinen Schlitz unausgebildet geblieben (Abb. 3). Auch ist dann eine Atemböhle nicht wahrnehmbar; die Parenchymzellen schließen vielmehr unmittelbar an die Oberhaut- und Schließzellen an.

Bei den Deckblättern zeigt sich kaum ein Unterschied zwischen der Epidermis der Ober- und Unterseite. Die Oberhautzellen sind sowohl

ihrer Größe als auch ihrer Gestalt nach gleich gebaut. Sie sind meist vielseitig; die Außenwand ist verdickt. Spaltöffnungen finden sich an der Unterseite, jedoch nur an den inneren Deckblättern und auch da nur vereinzelt (Taf. III, Fig. 6). Ihr Bau ist derselbe wie bei denen der Perianthblätter; auch die Teilung der Schließzellen ist hier allgemein zu beobachten. Die äußeren Deckblätter sind zwar dünn, aber dabei hart und derb, die Außenwände sind stark verdickt. Spaltöffnungen fehlen an diesen Deckblättern gänzlich.

*Rafflesia Rochussenii* Teysm. et Binn. Für *Rafflesia* gibt Unger an, daß die Ober- und Unterseite des Perianths nichts Unterscheidendes darbiete. Aber auch bei *R. Rochussenii* ist die Epidermis der Innenseite der Perianthblätter von der der Außenseite durch mehrere Merkmale wohl zu unterscheiden. Die Oberseite trägt vielzellige Emergenzen von 3—4 mm Länge (Abb. 4). Sie sind an ihrem oberen Ende keulig verdickt, im Querschnitt kreisrund und werden nicht allein von Epidermiszellen, welche nur die Außenhülle abgeben, gebildet, sondern auch von Zellen des Parenchyms, die gleichsam die Füllung dieser Keulen darstellen (Taf. III, Fig. 7). Diese Emergenzen fehlen der Unterseite.



Abb. 4. *Rafflesia Rochussenii* Teysm. et Binn. Umrisszeichnung einer keuligen Emergenz der Perianth-Oberseite.

Die Epidermiszellen der Oberseite sind dünnwandig und von den darunterliegenden Parenchymzellen weder durch Gestalt noch durch Größe unterschieden, so daß sich Meyen veranlaßt sah, in diesem Falle gar nicht von einer eigentlichen Epidermis zu sprechen. Der Übergang vom Parenchym zur Oberhaut ist ein ganz allmählicher. Die Zellen der letzteren springen unregelmäßig vor und ihre Außenwand ist mehr oder weniger linsenförmig vorgewölbt und unverdickt (Taf. III, Fig. 7).

Die Oberhautzellen der Außenseite sind etwas kleiner als die entsprechenden bei *Brugmansia*, quadratisch oder rechteckig oder auch mehrseitig. Ihre Radial- und Innenwände sind stellenweise von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt; die Außenwände sind verdickt, zeigen Kutikularschichten und eine deutliche Kutikula. Ein weiterer Unterschied gegenüber der Oberseite ist in den warzenförmigen Erhebungen gelegen, die über die ganze Unterseite der Perianthblätter verstreut sind. Auch bei *R. Rochussenii* weist nur die Unterseite des Perianths Spaltöffnungsapparate auf, die allerdings hier nicht sofort als solche zu erkennen sind, denn nur die Übergänge zeigen es klar, daß es sich um umgewandelte Spaltöffnungen handelt, die im Verein mit den benachbarten Epidermiszellen die oben erwähnten Warzen bilden, auf deren Scheitel

eine aus Schließzellen hervorgegangene Zellgruppe eine meist weit offen stehende Spalte umgibt. Diese Höcker beobachtete auch schon Meyen, doch tut er der damit im Zusammenhang stehenden Spaltöffnungen keinerlei Erwähnung.

Auch bei *Rafflesia* bleiben die beiden Schließzellen nicht ungeteilt und es finden sich daher nur selten Spaltöffnungen mit zwei einfachen Schließzellen. Die Fig. 8 der Taf. III zeigt ein derartiges Stoma. Der Normaltypus ist die von vier Zellen umgebene Spalte (Taf. III, Fig. 10), d. h. beide Schließzellen haben sich je einmal geteilt. Die Abbildung 5 und die Fig. 9 der Taf. III zeigen Spaltöffnungen, bei denen nur eine der beiden Schließzellen septiert ist, wobei bei Fig. 9 außerdem eine Spaltenbildung bloß angedeutet ist<sup>1)</sup>. Aber auch öftere Teilung tritt ab und zu ein, so daß auch 5 und 6 Zellen die Spalte begrenzen (Taf. III, Fig. 11). Vor- und Hinterhofleisten sowie Hautgelenke fehlen auch hier den Abkömmlingen der Schließzellen. Unterhalb der Spalte liegt eine meist große Atemhöhle, in deren Nähe immer reichlich Interzellularen anzutreffen sind (Taf. III, Fig. 12).

An den Deckblättern beobachtete ich nie Spaltöffnungen.

*Rafflesia Patma* Bl. Ähnlich wie bei der vorher beschriebenen Art liegen auch die Verhältnisse bei *R. Patma* Bl. Die Oberseite trägt spärlich lange, dünne, ungegliederte Haare; die Epidermiszellen sind dünnwandig und vorgewölbt. Die Unterseite zeigt ähnliche Warzen wie *R. Rochussenii*; doch sind sie nicht wie bei dieser Art gleichmäßig über die ganze Unterseite des Perianthblattes verstreut, sondern stehen ähnlich wie bei *Brugmansia* in einer Zone nahe der Basis, die ringförmig um das ganze Perianth verläuft. Dem oberen Teil der Blumenblätter sowie der Basis selbst fehlen sie. Auf dem Scheitel der Warzen liegen die Spaltöffnungen, deren Bau vollkommen dem der Spaltöffnungen von *R. Rochussenii* entspricht. Auch bei *R. Patma* fehlen sie an den Deckblättern.

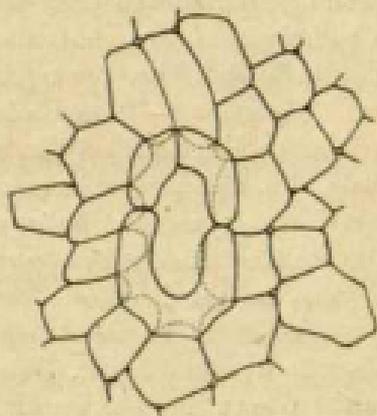


Abb. 5. *Rafflesia Rochussenii* Teyss. et Binn. Spaltöffnung mit weit offener Spalte. Die eine Schließzelle hat sich geteilt.

<sup>1)</sup> Die Fig. 9 auf Tafel III zeigt eine Spaltöffnung, die gewisse Ähnlichkeit mit dem von Heinicher (?) bei *Lathraea squamaria* L. beschriebenen Zwillingsspaltöffnungen an der Außenepidermis der Kapsel zeigt. (Vgl. die Fig. 29 der Taf. I seiner Abhandlung.)

Spaltöffnungen mit geteilten Schließzellen sind im Pflanzenreich wie schon erwähnt, nicht sehr verbreitet. Über ihr natürliches Vorkommen bei den Angiospermen lassen sich nach der Arbeit von Gertz (9) und den dort nach anderen Autoren gemachten Angaben zwei Gruppen aufstellen. Die eine Gruppe umfaßt Pflanzen, bei denen Spaltöffnungen mit geteilten Schließzellen auf tierischen und pflanzlichen Gallen, also pathologischen Bildungen, vorkommen, wie den Mykocecidien auf *Zea Mays*, hervorgerufen durch *Ustilago Mayidis*, tierischen Gallen auf Blättern von *Salix*, auf Perigonblättern von *Aspidistra elatior*, auf *Prunus domestica*, *Ulmus montana*, *Populus pyramidalis*, *Salix alba*, *Silene acaulis*; so daß auch die Veränderungen an den Spaltöffnungen als pathologische bezeichnet werden können. Die zweite Gruppe schließt Pflanzen in sich, bei denen die erwähnte Veränderung nach dem Ort ihres Auftretens — bei *Solanum capsicastrum* an postfloral fortwachsenden Kelchen, bei *Datura metel* an der Innenseite der Fruchtwände, bei *Cleome speciosissima* an der Innenseite des Perikarps, bei *Roseda luteola* an der Außenseite der Kapsel, bei *Tropaeolum majus* an der Außenseite der Fruchtwand, bei *Passiflora Banksii* und *Skimmia fragrans* an der Innenseite der Fruchtwand, bei *Juglans regia* und *Carya aquatica* an Samenschalen — als Rückbildungserscheinungen aufgefaßt werden können. Wie weit sie noch funktionsfähig sind, bespricht Gertz in der erwähnten Arbeit nicht. In die letztere Gruppe wären dann auch die Parasiten, wie *Cynomorium coccineum* und *Lathraea squamaria* einzuordnen.

Als dritte Gruppe würden sich dann die künstlich hervorgerufenen mehrzelligen Spaltöffnungsapparate<sup>1)</sup> an Keimlingen von *Cucurbita pepo* und *Luffa cylindrica* anschließen. Bei diesen wurde die Umbildung durch Einwirkung hoher Temperatur (40—42° C.) im dampfgesättigten Raum bedingt, so daß auch bei diesem Versuch eine Rückbildung des Spaltöffnungsapparates veranlaßt wurde, denn bei dem hohen Grad der Feuchtigkeit ist zu starke Transpiration ausgeschlossen<sup>2)</sup>.

Die hier beschriebenen Spaltöffnungen von *Brugmansia* und *Rafflesia* können wie jene von *Cynomorium* und *Lathraea* in die zweite Gruppe eingereiht werden. Die parasitische Lebensweise der beiden Gattungen hat zu einer Rückbildung des ganzen Spaltöffnungsapparates geführt. Auch sind diese Pflanzen im tropischen Regenwald heimisch, in dem die Gefahr übermäßiger Transpiration nicht besteht, und können somit eines Apparates, der diese einschränkt, wohl entbehren. Die ganze Rückbildung ist

1) Gertz, a. a. O., S. 332.

2) Allerdings könnte man diese Veränderung auch als eine pathologische auffassen, da die Bedingungen und Begleitumstände, unter denen sie erzielt wurde, sicherlich keine normalen sind.

aber nicht bis zur vollkommenen Funktionseinstellung der Spaltöffnungen geschritten, so daß sie noch bis zu einem gewissen Grade funktionsfähig sind. Denn sie als gänzlich wertlos aufzufassen, erscheint nicht berechtigt, vor allem wenn man in Betracht zieht, wie gerade *Rafflesia* mit einem reichlichen Aufwand von Zellen ihre Spaltöffnungen über die Epidermis durch Verlagerung auf den Scheitel von Warzen emporhebt, um so die Transpiration möglichst zu fördern. Eine Atmung durch die Membran der Epidermis kann bei der Verdickung und starken Kutinisierung derselben kaum nennenswert sein. Wenn man außerdem bedenkt, daß die Pflanzen eine äußerst kurze Blütezeit haben, innerhalb der durch eminent gesteigerte physiologische Vorgänge ein großer Umsatz von Baustoffen und somit eine wesentlich vermehrte Atmung stattfindet, so ist es immerhin wahrscheinlich, daß die Stomata noch zweckmäßige Verwendung im Sinne von Atmungs- und Transpirationsorganen finden. Daß hierbei die Spalte des ganzen Apparates infolge des Bewegungsverlustes und der Septierung der Schließzellen stets geöffnet ist, ist diesem Zwecke nicht hinderlich, denn, wie schon gesagt, ist eine zu starke Transpiration an dem feuchten Standort der Pflanzen ausgeschlossen.

Bei der Frage über die Funktionsfähigkeit der beschriebenen Apparate habe ich auch zwei weitere Möglichkeiten in Betracht gezogen, die ich aber mit Rücksicht darauf, daß mir nur Alkoholmaterial zur Verfügung steht und diesbezügliche Beobachtungen an der lebenden Pflanze mangeln, nicht endgiltig beantworten kann. Im Vorhergehenden habe ich klarzulegen versucht, wie weit die beschriebenen Spaltöffnungsapparate noch der Atmung und Transpiration der Pflanze dienlich sein können. Nun wäre es aber immerhin möglich, daß sie nebenbei auch im Dienste einer Duftentleerung stehen. Für *Rafflesia* wird ja allgemein ein saarartiger oder wenigstens unangenehmer Geruch angegeben, während für *Brugmansia* die Ansichten hierüber geteilt sind<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Für die Gattung *Rafflesia* erwähnen folgende Autoren einen unangenehmen Geruch: J. E. Teysmann schreibt in einem Brief vom 23. Juli 1832 an W. H. de Vriese über eine von der Insel Noesa Kambangan stammende und im botanischen Garten von Buitenzorg kultivierte *Rafflesia Patma*: „....Le jour que cette plante était parvenue à son développement complet, c'est-à-dire, où la fleur s'est épannie et les feuilles périgoniales se sont recourbées, elle a répandu une odeur cadavreuse, et les feuilles périgoniales se sont recourbées, elle a répandu une odeur cadavreuse, qui a continué pendant plusieurs jours en devenant toujours plus fétide, mais qui a diminué et enfin cessé lorsque la plante a commencé à se sécher.“ (Siehe W. H. de Vriese, Mémoire sur les *Rafflesias Rochussenii* et *Patma*, d'après les recherches faites sur les de Java et de Noesa Kambangan, et au jardin de l'université de Leide. Leide et Dusseldorf, 1853); ferner Dr. Arnold für *R. Arnoldii* R. Br. (Engler und Prantl, Pflanzenfamilien, III. 1, S. 277, 1889); P. Knuth für *R. Hasseltii* Sur., *R. Arnoldii* R. Br. und *R. Rochussenii* Teyssm. et Binn. (Handbuch der Blütenbiologie, III. 1 S. 276, 1904).

Über den Ort der Entstehung dieses Duftes sowohl wie über dessen Entleerungsapparate ist nichts bekannt. Es läge nun immerhin die Vermutung nahe, daß die beschriebenen, stets offen stehenden Spaltöffnungen gleichzeitig die Ausführungspalten für Duftstoffe darstellen. Spaltöffnungsapparate, welche in diesem Sinne funktionieren, fand Porsch bei einer brasilianischen Orchidee, *Pleurothallis sulcata* Porsch<sup>1)</sup>. Die Sepalen dieser Orchidee zeigen eine braunrote Färbung und tragen auf der Oberseite zahlreiche kleine, blasige Erhebungen, auf deren Scheitel eine, mitunter auch zwei Spaltöffnungen liegen. Häufig konnte Porsch an ihnen sogar kleine Tropfen wahrnehmen. Die Pflanze verbreitet einen starken Aasgeruch, der von den Sepalen auszugehen scheint. Der obere Teil derselben mit den blasigen Erhebungen wurde vorsichtig abgetragen und die chemische Untersuchung ergab das Vorhandensein von Skatol, das sich auch in dem widerlich riechenden Holze von *Celtis reticulata* Miq. findet und vielleicht auch die Ursache des Aasgeruches bei *Rafflesia* ist.

Ob bei *Rafflesia* die Spaltöffnungen ähnlich funktionieren, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, denn, wie erwähnt, fehlen mir Beobachtungen und Untersuchungen an der lebenden Pflanze. Jedenfalls wollte ich die Möglichkeit nicht unberücksichtigt lassen, um so mehr als ein Gegenstück hierzu vorhanden ist.

Die andere, oben erwähnte offenstehende Deutung wäre die, daß es sich bei den beschriebenen Einrichtungen um Wasserspalten handelt.

Für die Gattung *Brugmansia*: Forbes schreibt über eine *Brugmansia*-Art aus Sumatra: „...dieselbe roch stark nach faulem Fleisch und wurde von zahlreichen Fliegen sowie auch Ameisen belagert.“ (Siehe Knuth P., Handbuch der Blütenbiologie, III, 2, S. 329, 1906.) Blume schreibt der *Brugmansia Zippelii* Bl. auf Grund von Eingeborenenberichten einen „odor teter“ zu. (Siehe Heinricher, a. a. O., S. 78.) Dagegen gibt Knuth (Handbuch der Blütenbiologie, III, 1, S. 271, 1904) bei *Brugmansia Zippelii* Bl. Geruchlosigkeit an; ebenso ist die von Heinricher beschriebene *Brugmansia*-Art von Pasir Datar nach dessen Angaben geruchlos (Heinricher, a. a. O., S. 78). Über dieselbe Art schreibt Bartels an Heinricher: „Die gerade aufgeblühte Blume ist geruchlos. An der frischen Blume sah ich keine Insekten“.... „Die verblühte Blume hatte einen unangenehmen Geruch, in ihr liefen kleine Ameisen herum und setzten sich auch kleine Mücken darauf.“ Über eine zweite von ihm beobachtete Blüte derselben Art schreibt er: „Heute morgens war sie schon beinahe gänzlich verblüht, hatte aber keinen unangenehmen Geruch.“ (Heinricher, a. a. O., S. 78).

<sup>1)</sup> Eine Beschreibung der angeführten Orchidee gibt Porsch in den „Ergebnissen der botanischen Expedition der kais. Akad. d. Wiss. nach Südbrasilien 1901, I. Band (Pteridophyta und Anthophyta), herausgeg. von R. v. Wettstein, *Orchidaceae*.“ Denkschriften der math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss., Bd. 79. Wien 1906. Die anatomische Untersuchung des Duftentleerungsapparates ist noch nicht veröffentlicht. Für die Mitteilung sowohl, wie für die Erlaubnis, sie an dieser Stelle verwerten zu dürfen, spreche ich Herrn Prof. Dr. O. Porsch auch an diesem Orte meinen besten Dank aus.

Sowohl der Mangel von Verdickungsleisten und Hautgelenken, die vermutete Bewegungslosigkeit der Schließzellen, als auch die häufige Asymmetrie derselben (in jenen Fällen, wo sie ungeteilt bleiben), Merkmale, die nach Haberlandt (12) gerade den Wasserspalten zukommen, sprechen für eine solche Auffassung. *Rafflesia* und *Brugmansia* parasitieren ferner bekanntlich auf *Cissus*-Arten, deren Wurzeldruck wie bei allen Lianen ein ganz bedeutender ist, wodurch auch dem Parasiten reichlich Wasser zur Verfügung steht, dessen Überschuß durch Wasserspalten entfernt werden muß. Allerdings konnte ich weder bei *Rafflesia* noch bei *Brugmansia* einen Anschluß des Wasserleitungssystems an die fraglichen Apparate feststellen.

Die anatomische Untersuchung allein konnte eine eindeutige Beantwortung der Funktionsfähigkeit der untersuchten Spaltöffnungsapparate nicht ergeben. Das Eine scheint aber klar zu sein, daß sie trotz der immerhin vorhandenen Rückbildung doch auf Grund der angeführten anatomischen Merkmale als noch funktionsfähig angesprochen werden müssen, sei es nun, daß sie im Dienste der Atmung und Transpiration stehen, sei es, daß sie als Ausführungspalten für Duftstoffe oder als Hydathoden Verwendung finden.

Innsbruck, im März 1920.

#### Literatur.

1. Unger F. Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen. Annalen des Wiener Museums, II. 1840.
2. Meyen I., in C. L. Blume, Flora Javæ nec non insularum adjac. 1828. Pass. I. u. II. Leider ist mir die Arbeit selbst nicht vorgelegen, was in Anbetracht der dort gegebenen Abbildungen wünschenswert gewesen wäre. Der Inhalt ist mir nur aus den bei Unger wiedergegebenen Stellen bekannt.
3. Chatin Ad. Anatomie comparée des Végétaux. Plantes parasites. Paris 1892.
4. Endriss W. Monographie von *Pileostyles ingae* (Karst) (*Pileostyles Ulei* Solms-Laub.) Flora, Bd. 91, 1902.
5. Porsch O. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena, Fischer, 1905.
6. Heinricher E. Beiträge zur Kenntnis der Rafflesiaceen. I. Denkschriften der math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 78. Wien 1905.
7. Heinricher E. Biologische Studien an der Gattung *Lochnera*. (I. Mitteilung.) Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Klasse, Bd. 101. Wien 1892.
8. Piretta e Longo. Sulla presenza e sulla forma degli stomi nel *Cynomorium coccineum* L. Atti della R. Accad. dei Lincei. Ser. V. Rendiconti Vol. VIII., I. Sem. Roma 1899.
9. Gertz O. Über septierte Stomataellen. Ber. d. deutschen botan. Ges., 27. Jahrg., Heft 8, 1919. (Siehe auch die daselbst angeführte Literatur.)

10. Gerts O. Über einen neuen Typus stomatärer Thyllenbildung nebst anderen Beobachtungen zur pathologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparates bei *Paeonia paradoxa*. Ber. d. deutschen botan. Ges., 37. Jahrg., Heft 6, 1919.
11. Krause H. Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea squamaria* L. Inaug. Dissertation. Breslau 1879.
12. Haberlandt G. Physiolog. Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig, Engelmann, 1918.
13. Molisch H. Mikrochemie der Pflanze. Jena, Fischer, 1913.

### Erklärung der Tafel III.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat von Zeiss bei einer Vergrößerung mit Reichert Obj. 7a, Ok. II. gezeichnet und nachträglich für den Druck verkleinert, u. zw. die Fig. 1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12 ungefähr auf ein Drittel, die Fig. 2, 3, 4 ungefähr auf die Hälfte und die Fig. 7 auf ein Viertel.

*Brugmansia Zippelii* Bl. und *Brugmansia* nov. spec.

- Fig. 1. *B. Zippelii*. Querschnitt durch eine Spaltöffnung.
- Fig. 2. *B. spec.* Spaltöffnung mit offener Spalte und ungeteilten Schließzellen.
- Fig. 3. *B. spec.* Die eine Schließzelle der Spaltöffnung hat sich geteilt.
- Fig. 4. *B. Zippelii*. Beide Schließzellen sind je einmal geteilt. Die Schließzellen sind etwas über die umgebenden Epidermiszellen geschoben.
- Fig. 5. *B. spec.* Die beiden Schließzellen sind auseinander gezerrt und über die benachbarten Epidermiszellen dartübergeschoben.
- Fig. 6. *B. spec.* Spaltöffnung der unteren Epidermis eines Deckblattes. Beide Schließzellen sind geteilt.

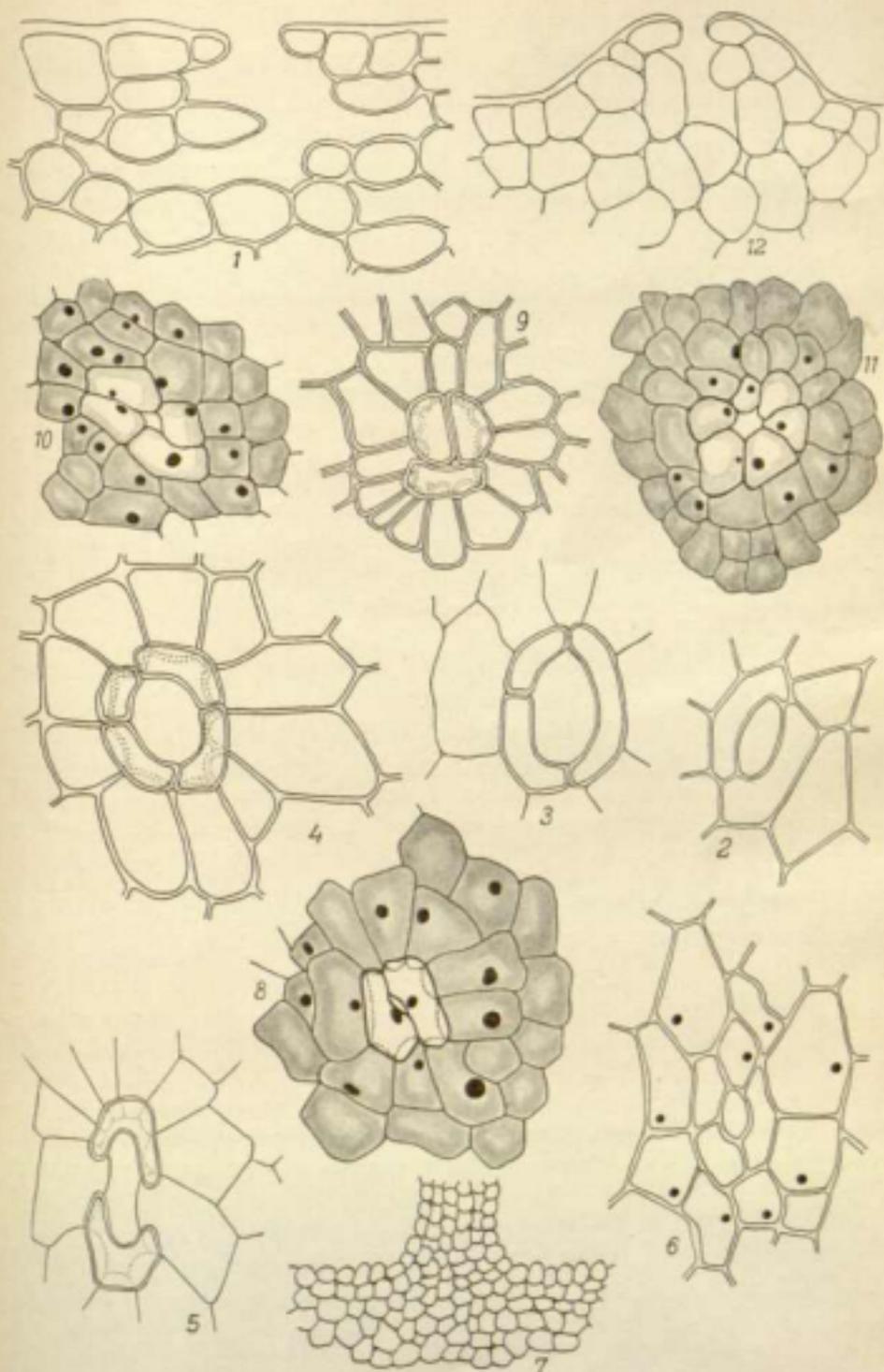
*Rafflesia Rochussenii* Teysm. et Binn.

- Fig. 7. Basis einer keuligen Emergenz, etwas schematisiert. Die Epidermiszellen sind linsenförmig vorgewölbt.
- Fig. 8. Spaltöffnung auf der Spitze einer Warze mit geteilten Schließzellen. Die Spalte ist klein.
- Fig. 9. Funktionslose Spaltöffnung. Spaltenbildung ist unterblieben; eine Schließzelle hat sich geteilt.
- Fig. 10. Warze mit Spaltöffnung von der Fläche. Beide Schließzellen geteilt.
- Fig. 11. Warze mit Spaltöffnung. Die beiden Schließzellen haben sich in sechs Tochterzellen geteilt.
- Fig. 12. Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

## *Polemonium coeruleum* × *reptans* (*P. Limpinrichtii* Lingelsh.), die erste sichergestellte Hybride der Gattung.

Von Dr. Alexander Lingelshelm (Breslau).

Im Mai d. J. beobachtete ich in der systematischen Abteilung des Breslauer Botanischen Gartens unter Pflanzen von *Polemonium reptans* einige Stöcke, welche zwar, mit einer einzigen Ausnahme, habituell den umgebenden Individuen glichen, jedoch schon durch ihre Größe auffielen



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische  
Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische  
Botanische Zeitschrift = Plant Systematics](#)

and Evolution

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 069

Autor(en)/Author(s): Cammerloher Hermann

Artikel/Article: Der Spaltöffnungsapparat von Brugmansia und Rafflesia. 153-164