Über die Lückenepidermis der Arum-Spatha.

Von Fritz Knoll (Prag).

(Mit 1 Textabbildung.)

Im Jahre 1884 hat Gregor Kraus in einer Arbeit über Arum italicum 1) zum ersten Male jene eigentümlichen Lücken beschrieben, die man zwischen den Epidermiszellen der spaltöffnungsfreien Innenseite des Spathakessels dieser Art findet. Er hebt dabei hervor. daß diese lückenförmigen Interzellularräume jenen Bildungen analog sind, die von Hiller bei einer großen Anzahl von Blumenblättern gefunden worden sind²). Kraus gibt an, daß zwischen den polygonal begrenzten Epidermiszellen "dreieckige, auch wohl mehreckige Räume vorhanden sind, welche die ganze Höhe zwischen den Epithelzellen durchlaufen, mit den unten liegenden Zellen aber keine interzellulare Verbindung haben". Diese Ansicht geht auch aus den dort beigegebenen Figuren hervor. Daß dieser Befund ganz besonders betont wird, ist darin begründet, daß einige Jahre vorher Waldner Lücken zwischen den Epidermiszellen von Blumenblättern beschrieben hat, die er als Ausgangspforten der Interzellularen des Blattinnern (des Durchlüftungssystems) betrachtet wissen wollte 3). Entgegen dieser Ansicht Waldners vertrat nun Hiller die Anschauung, daß bei den von ihm untersuchten Blütenepidermen die zwischen ihren Zellen auftretenden Interzellularräume nicht nach außen offen, sondern von einer sie verschließenden Kutikula überspannt sind. Aus den knappen Angaben von Kraus glaube ich entnehmen zu können, daß er diese Ansicht auch hinsichtlich der Epidermislücken von Arum teilt. Überdies seien, wie erwähnt, die Epidermislücken der Spathen auch noch gegen das Blattinnere zu abgeschlossen. Dadurch wird dann verständlich, daß Kraus diese Bildungen nur als "Aussparungserscheinung" betrachtete und noch hinzufügte: "Eine besondere physiologische Bedeutung wüßte ich ihnen ohnehin nicht sicher zu vindizieren".

Bei den ausgedehnten Untersuchungen, welche ich an verschiedenen Aroideen-Blütenständen vornahm, studierte ich auch die von Kraus entdeckten Epidermislücken der Arum-Spatha. Dabei kam ich zu An-

¹) Kraus G., Über die Blütenwärme bei *Arum italicum.* 2. Abhandlung (Abh. Naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 16 [1884]), S. 299 f.

²⁾ Hiller G. H., Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter (Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot., 15. Bd. [1884]), S. 421 ff.

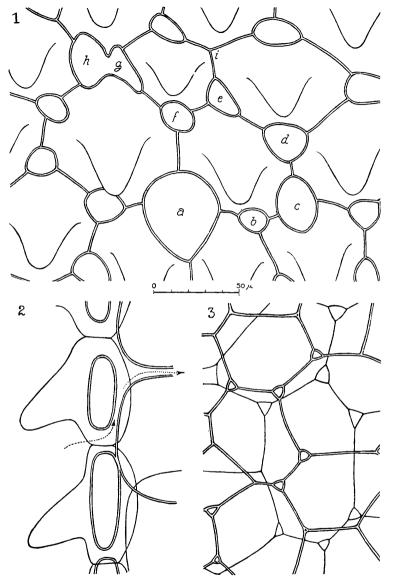
³⁾ Waldner M., Über eigentümliche Öffnungen in der Oberhaut der Blumenblätter von Franciscea macrantha Pohl. (Sitzb. Wiener Akad., math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 77 [1878].)

schauungen, welche denen von Kraus im wesentlichen gerade entgegengesetzt sind. Ohne auf eine Kritik der Ansicht von Hiller über die Epidermislücken der Blumenblätter einzugehen, will ich hier zunächst vorausschicken, daß ich zur Überzeugung gelangte, daß die von Kraus beschriebenen Gebilde tatsächlich Ausgänge des Durchlüftungssystems der Spatha, also Pneumathoden sind.

Ich durchsuchte nach dem Vorkommen von Epidermislücken die Spathen von drei Arum-Arten, nämlich die von A. italicum, maculatum und nigrum. Bei allen waren die Lücken gut ausgebildet. A. italicum und maculatum verhielten sich hinsichtlich der Lückenbildung ganz gleich, was nicht auffallend erscheint, da diese beiden Arten auch sonst einander sehr nahestehen. Bei A. nigrum waren die Lücken gleich gebaut und ebenso verteilt, wie bei den zwei anderen Arten, aber bedeutend kleiner. Dagegen fand ich an der Spatha von Sauromatum guttatum, dessen Kesselwandung in der Gesamtgestalt und auch in der papillösen Innenepidermis mit der von Arum gut übereinstimmt, keine Epidermislücken; dafür enthielt die Innenfläche zwischen den Papillenzellen zahlreiche funktionstüchtige Spaltöffnungen. Da ich innerhalb der Kesselepidermis von Arum nur äußerst selten eine Spaltöffnung fand (so daß man ein vereinzeltes Vorkommen einer solchen auf der Kesselinnenfläche geradezu als Ausnahmsfall bezeichnen kann), so könnte man annehmen, daß der Ersatz für die bei Arum fehlenden Spaltöffnungen der inneren Epidermis in diesen Epidermislücken gegeben ist. Dagegen ist die Außenseite des Kessels bei Arum, ebenso wie bei Sauromatum, mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen.

In den folgenden Zeilen will ich nun die Beschaffenheit der Epidermislücken von Arum maculatum genauer beschreiben. Ihre Ausbildung ist in verschiedenen Teilen der Spatha¹) verschieden. Der große, offene, "helmförmige" Abschnitt (Spathaoberteil, über der halsförmigen Einschnürung der Kesselmündung gelegen) trägt auf seiner Innenseite (Oberseite) eine papillöse Epidermis, die keine Lückenbildung aufweist. Auf der Innenseite des Halsteiles, der die Verbindung der beiden Spathaabschnitte herstellt, besonders an der Grenze gegen den Kessel zu, findet man sie aber in schönster Ausbildung. Ein Bild davon gibt Figur 1, die ein Epidermisstück dieser Spathagegend in Flächenansicht zeigt. Überall, wo drei Epidermiswände aneinanderstoßen, bildet sich eine Lücke. Diese Öffnungen erreichen dort manchmal

¹⁾ Über die Gliederung der Spatha in einzelne Abschnitte vergleiche die Darlegungen in den verschiedenen Büchern über Blütenbiologie (H. Müller, Kerner, Knuth, Kirchner); ferner meinen Aufsatz über Arum nigrum in der "Umschau" (1913, Nr. 40, S. 828—830 und S. 887).



Die Lückenepidermis von Arum maculatum. — Fig. 1: Flächenansicht der papillösen Lückenepidermis von der Übergangsstelle zwischen Spathahals und Kessel (a bis hewerschiedene Epidermislücken, i — unterbliebene Lückenbildung). — Fig. 2: Längsschnitt durch eine Lückenepidermis derselben Spatharegion (die punktierten Pfeillinien deuten die Richtung des unmittelbar möglichen Gasaustausches zwischen dem Kesselhohlraum und den Interzellularen des Blattgewebes an). — Fig. 3: Flächenansicht der Lückenepidermis von der mittleren Kesselregion (einfache Linien: Wände der subepidermalen Parenchymzellen). — (Vergrößert entsprechend dem beigefügten Maßstab.)

die Größe der angrenzenden papillösen Epidermiszellen (Fig. 1a). Mitunter verschmelzen zwei oder drei einander benachbarte Epidermislücken zu einem gemeinsamen, lappigen Zwischenraum (Fig. 1q, h). Nur äußerst selten sieht man in der unteren Halsgegend eine Stelle, wo drei benachbarte Epidermiswäude aneinanderstoßen, ohne daß eine Lücke gebildet wird (Fig. 1i). Ein Längsschnitt durch solche Lücken ist in Fig. 2 wiedergegeben. Die im Schnitt getroffenen Wandteile sind doppelt begrenzt gezeichnet, die hinter der Schnittfläche gelegenen dagegen einfach. Punktierte Pfeillinien deuten an, wie auf dem Wege durch die Epidermislücken die im Spathakessel eingeschlossene Luft mit der Luft der Interzellularen innerhalb der Kesselwand in Verbindung steht. Vom Kesselhals abwärts nimmt die Größe der Epidermislücken gegen die Kesselbasis zu immer mehr ab. In der halben Höhe des Kessels sehen wir das in Fig. 3 wiedergegebene Bild. In dieser Darstellung sind die Grundrißlinien der Epidermiszellen doppelt begrenzt gezeichnet, die des darunter liegenden Parenchyms einfach. Man sieht aus der Zeichnung, daß die Epidermislücken nicht in der geraden Verlängerung der zur Epidermisoberfläche senkrecht verlaufenden Lücken des subepidermalen Gewebes liegen. Das Gleiche gilt auch für die großen Lücken des Kesselhalses, doch habe ich es in Fig. 1 nicht zum Ausdruck gebracht, um die Übersichtlichkeit des Bildes nicht zu stören. Dies wurde auch schon von Kraus gesehen und in der oben wiedergegebenen Weise beurteilt. Doch hat Kraus dabei übersehen, daß zwischen den Zellen der Epidermis und denen des darunter liegenden Parenchyms noch zahlreiche Interzellulargänge vorhanden sind, welche zur Epidermis parallel laufen und so die Verbindung zwischen den Epidermislücken und den übrigen Interzellularräumen des Blattes herstellen (vgl. Fig. 2, linke Pfeilspitze). In der zuletzt genannten Region des Kessels sind die Epidermiszellen wohl noch mit mäßig gewölbten Außenwänden versehen, aber nicht mehr papillös. Im untersten Teile des Kessels sind diese Zellen ziemlich eben begrenzt und zeigen keine Epidermislücken mehr.

Es ist hier noch der Nachweis zu erbringen, daß die Epidermislücken wirklich vollständig offene Pforten für das Durchlüftungssystem darstellen. (Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß nicht ab und zu doch eine der Epidermislücken an der Wand einer unterhalb befindlichen Parenchymzelle blind endigt.) Es scheint zunächst, daß dieser Nachweis mit der üblichen mikroskopischen Technik leicht zu erbringen ist, doch kann man sich bald davon überzeugen, daß dem nicht so ist. An Querschnitten, die man mit freier Hand oder mit dem Mikrotom anfertigt, bekommt man Bilder, welche dafür sprechen, daß die Lücken nach außen stets offen sind. Allein,

wenn entsprechend der von Hiller für die Blumenblätter gewonnenen Ansicht die Lücken außen nur mit einer sehr zarten Kutikula verschlossen sind, dann ist es wohl eher wahrscheinlich, daß diese beim Präparieren an der Schnittfläche verloren geht, als daß sie dort erhalten bleibt. Das Fehlen eines durch eine feine Kutikula gebildeten Lückenverschlusses an den Schnitten läßt also noch nicht mit genügender Sicherheit erkennen, daß eine solche Verschlußhaut auch vor der Herstellung des Präparates nicht vorhanden war. Die von Hiller angegebene Methode der Isolierung der Kutikula mit Schwefelsäure erwies sich ebenfalls als unbrauchbar, da bei der Anwendung dieser Substanz keine zur Klärung der Frage verwendbaren Reste übrig bleiben. Ich suchte deshalb, dem Problem mit Hilfe der Färbetechnik näher zu kommen. Zu diesem Zwecke machte ich vorsichtig mit freier Hand Flächenschnitte von passendem Material und legte sie in eine kräftige wässerige Lösung von Methylenblau (oder Gentianaviolett). Ich ließ den Farbstoff so lange auf die Schnitte einwirken, bis sie fast undurchsichtig schwarz aussahen. Nach flüchtigem Auswaschen in Wasser untersuchte ich dann die Ränder des Schnittes dort, wo alle Epidermiszellen quer (parallel zu ihrer Außenfläche) durchschnitten waren. An diesen Stellen sah man die Epidermislöcher, wo sie unten an keine Parenchymwände grenzten, rein weiß in der blauschwarzen (oder schwarzvioletten) Umgebung. Selbst feinste kutikulare Häutchen hätten bei der allgemeinen Überfärbung der Zellenelemente in diesen Farbstoffen eine deutliche Farbe annehmen müssen. Der Zweifler könnte noch sagen: Vielleicht ist aber der Farbstoff auch schon beim flüchtigen Abspülen der Schnitte zum Teile sogleich ins Wasser übergetreten, so daß die vorhandenen Häutchen sich wieder entfärbten? Diesem Einwand sind wohl die meisten Färbemethoden preisgegeben, so daß ich versuchte, die Frage auf einem ganz anderen Wege zu beantworten. Ich überlegte folgendermaßen: Wenn die Epidermislücken wirklich von einer Haut bedeckt wären, dann müßte es möglich sein, bei Flächenschnitten an jenen kritischen Stellen über den Interzellularen der Epidermis feste, undurchsichtige Körperchen aufzulagern, ohne daß sie in die darunter liegenden Interzellularspalten hinabsinken. Der Nachweis, ob diese Körperchen noch im Niveau der Epidermisaußenfläche, also auf der Kutikula liegen, oder am Grunde der Lücke, ließe sich natürlich mit Hilfe der optischen Einstellung leicht durchführen. Zur Erreichung dieses Zieles stellte ich mir aus Koniferenholz feinstes Holzkohlenpulver her, das ich mit Wasser zu einer dünnen Aufschlämmung vermischte. Dann wurde ein möglichst umfangreicher Flächenschnitt der zu prüfenden Epidermis mit seiner Schnittfläche auf einen Objektivträger gelegt, ein Tropfen der Aufschlämmung in die Mitte des Schnittes gebracht und ein Deckglas

daraufgelegt. Bei der mikroskopischen Untersuchung solcher Präparate sah ich an den kritischen Stellen des Objektes die kleinen schwarzen Kohleteilchen stets in den Grund der Lücken hinabgesunken, keines sah ich schwebend in der Höhe der möglicherweise dort vorhandenen Kutikula. Bemerkenswert war dabei das Verhalten der größeren, spießförmigen Kohlesplitter: in vielen Fällen sanken diese in die Lücke hinein, berührten mit einem Ende deren Grund, ragten aber mit dem anderen Ende so aus dem Loche heraus, wie eine Mörserkeule aus einem Mörser herauszustehen pflegt. Diese längeren Splitter zeigten also deutlich an, daß die Lücken in ihrer ganzen Länge frei und oben (außen) offen waren. Die mikroskopische Untersuchung solcher Fälle vertrieb den letzten Zweifel, der hier noch vorhanden sein konnte: Die Lücken der Epidermis sind also vollständig frei von einer darüber gespannten Kutikula.

Wie steht es nun mit dem Nachweis, daß die Epidermislücken mit den subepidermalen Interzellularräumen in Verbindung stehen? Dieser Nachweis läßt sich leicht an Handschnitten erbringen. So wurde auch die Zeichnung der Figur 2 gewonnen. Will man sich den Zusammenhang der Epidermislücken mit den darunterliegenden Durchlüftungskanälen recht anschaulich machen, so kann dies in folgender Weise geschehen. Aus frischem, gut turgeszentem Spathamaterial stellt man sich mit freier Hand Flächenschnitte der betreffenden Epidermen her, achtet dabei aber sehr darauf, daß die Schnitte nicht irgendwie geknickt werden. Auch soll beim Schneiden ihre freie Außenfläche trocken bleiben. Einen solchen Schnitt läßt man (mit der Schnittfläche nach unten) auf einem passend großen Wassertropfen des Objektträgers schwimmen. Dann betrachtet man möglichst rasch den so angebrachten Schnitt ohne Deckglas mit einem langbrennweitigen Objektiv (Apochromat) und einem starken Kompensationsokular. (Dies ist nötig, um bei stärkerer Vergrößerung arbeiten zu können, ohne daß sich die Frontsläche des Objektives durch die von der freien Wasserfläche aufsteigenden Dämpfe mit Tau beschlägt.) Hat man die mikroskopische Beobachtung rasch genug begonnen, so sieht man, daß aus den Epidermislücken bald kugelige Wassertropfen hervorquellen, die sich schnell vergrößern, mit benachbarten zusammenfließen und schließlich die ganze Epidermisoberfläche derartig überschwemmen, daß nur mehr die Kuppen der Epidermispapillen aus dem Wasser hervorragen. Zu solcher Betrachtung wählt man sich am besten die Mitte eines großen, unversehrten Schnittes, damit nicht die am Rande des Schnittes langsam gegen die Mitte weiterschreitende Benetzung der Schnittoberseite die Untersuchung stört. Da die Interzellularen des Mesophylls in unmittelbarem Zusammenhange mit den Spaltöffnungen der Kesselaußenfläche

stehen, ist somit der Nachweis erbracht, daß ein direkter Gasaustausch zwischen der Außen- und Innenluft des Kessels auf dem Wege Spaltöffnungen der Außenseite —> Interzellularen —> Epidermislücken der Innenfläche (oder umgekehrt) möglich ist.

Für die Beurteilung der zuletzt angeführten Möglichkeit ist es von Bedeutung, die Größe der Epidermislücken mit der Fläche der Epidermis, in der sie vorkommen, zu vergleichen. Die folgende Tabelle gibt für Arum maculatum und A. italicum einige Messungsergebnisse wieder, wobei für jede Kesselregion zwei Messungen verschiedener Epidermisstellen angeführt sind.

Es betrugen die Querschnittsflächen der Lücken (also die in der Flächenansicht der Epidermis sichtbaren Lochflächen) in Prozenten der gesamten Fläche:

Epidermislücken	bei A. maculatum	bei A. italicum
in der obersten Region des Kessels,	17	17
knapp unter dem Spathahals	17	17 ¹)
in der mittleren Region des	4	7
Kessels	5	9
in der unteren Region, wo noch Lücken sichtbar waren	3 3	2 3

Im Spathahalse selbst war die Prozentzahl der Lückenfläche bereits geringer als knapp darunter. Sie betrug bei A. italicum 6% und 8% (an zwei verschiedenen Stellen).

Aus den oben mitgeteilten Zahlen sieht man, daß die Lücken unmittelbar unter dem verengten Halsteil der Spatha ihre größte Ausdehnung erfahren. Die Epidermis ist dort nahe daran, ein "Sternparenchym" zu werden, wie wir es z. B. vielfach in den Querwänden der großen Durchlüftungskanäle im Blatt und Stamm von Juncus-Arten finden. Hinsichtlich der Wirkung auf benachbarte Luftmassen ist die Lückenepidermis ja auch tatsächlich ein Aerenchym. Es fragt sich nur, ob wir diese Ausbildung der Epidermis als "Anpassung" an bestimmte Verhältnisse der Umwelt auffassen können oder nicht.

Wir wissen, daß sich bei der Verbrennung der Stärke, die bis zum "Aufblühen" der Spatha in der Keule (appendix) und in den darunterliegenden Achsenteilen gespeichert wird, sehr viel Kohlendioxyd bildet.

¹⁾ Die genaue Übereinstimmung aller vier Messungsergebnisse ist natürlich ein Zufall.

Infolge seiner Schwere wird dieses bei ruhiger Luft in den Kessel hinabsinken und dort den daselbst befindlichen (gefangenen) Insekten die Atemluft verschlechtern. Die Insekten müssen aber am nächsten Tage ihr Gefängnis wieder gesund und flugtüchtig verlassen, wenn eine wirksame Bestäubung dieser selbststerilen Pflanzen bewirkt werden soll. Jedenfalls werden sich die Epidermislücken in der spaltöffnungslosen Innenfläche, entsprechend ihren früher beschriebenen Eigenschaften, am Gasaustausch und damit an der Beseitigung des Kohlendioxyds beteiligen. Man könnte also sagen, es sei dies eine "raffinierte Anpassung", daß die Pflanze den Mangel an Spaltöffnungen an der Innenseite einfach durch Bildung von Epidermislücken ausgleicht. Doch ist das "Raffinement" nicht gar so imponierend, wenn man den Sachverhalt näher prüft. Würde unsere menschliche Technik einen Raum herstellen, aus dem von oben her eindringendes Kohlendioxyd rasch seinen Abfluß findet, so würde sie die Lüftungsöffnungen, die dem genannten Zwecke dienen sollen, am Boden des Raumes in größter Ausbildung anbringen. Was tut aber unsere Pflanze? Sie bringt sie dort an, wo sie in dieser Hinsicht am wenigsten notwendig sind, also oben, und am Boden des Kessels, wo sie am nötigsten wären, fehlen sie ganz. Dazu kommt, daß die Spatha in der Kesselregion tütenförmig zusammengerollt ist, wobei die Ränder dieser "Tüte" aber nicht gasdicht aneinanderschließen wenngleich sie den im Kessel gefangen gehaltenen Insekten den Austritt völlig unmöglich machen. Es ist deshalb auch ein Gasaustausch zwischen den aufeinander liegenden Blatträndern des Kesselabschnittes möglich und vielleicht rascher und ausgiebiger durchführbar als quer durch das Gewebe der Kesselwand bei noch so günstig wirkenden Epidermislücken.

Schließlich seien noch einige Worte über die Entstehung dieser so merkwürdigen Lücken gesagt. Die Angaben, die von Kraus darüber gemacht wurden, stimmen völlig mit dem überein, was ich bei den genannten Arum-Arten gesehen habe. Die Epidermislücken der Kesselinnenseite entstehen verhältnismäßig früh, während die Spatha noch vollständig geschlossen ist und dem noch unentwickelten Blütenstande enge anliegt. Wenn sich der Kessel allmählich erweitert und den sich zuende entwickelnden Blüten freien Raum gewährt, dann treten auch die Epidermislücken durch weiterschreitende Spaltung der Mittellamellen der benachbarten Zellen immer mehr auseinander. Daß wir es hier mit einem besonderen Fall tangentialen Wachstums zu tun haben, ist klar. Doch bleibt uns dabei noch eines unverständlich: wie können die Löcher den in Figur 1 gezeichneten Umriß bekommen und ihn dauernd erhalten, obwohl sie ringsum von gut turgeszenten Zellen umgeben sind? Viele der Lücken sind ja fast kreisrund! Jedenfalls haben

wir es hier mit der gleichen Art der Gewebedehnung zu tun, die dem Sternparenchym seine charakteristische Beschaffenheit verleiht.

* *

Die vorliegenden Darlegungen können wir in folgende Sätze kurz zusammenfassen: Die Lückenepidermis der Arum-Spatha ist bis jetzt die einzige Angiospermenepidermis, bei der eine regelmäßige Durchlochung ohne Vermittlung von Schließzellen sicher nachgewiesen wurde. Durch die siebartige Beschaffenheit der Epidermis werden hier die Interzellularkanäle des Mesophylls bloßgelegt, so daß nun auf dem Wege quer durch das Blattgewebe ein Gasaustausch leicht möglich ist. Dieser Gasaustausch betrifft sowchl den Gaswechsel innerhalb des Gewebes der Kesselwand, als auch die Erneuerung der im Kesselhohlraum eingeschlossenen, die Blüten umspülenden Luft. Man kann somit die Epidermislücken der spaltöffnungslosen Arum-Kesselwand als "Ersatz" für jene funktionstüchtigen Spaltöffnungen anderer Aroideen-Kessel betrachten, denen Epidermislücken fehlen. Als solches Gegenbeispiel wurde der Kessel von Sauromatum guttatum angeführt.

Botanisches Institut der Deutschen Universität in Prag, im April 1923.

Nachträge zur Monographie der Gattung Taraxacum. Von Heinrich Handel-Mazzetti (Wien).

In den 16 Jahren, die seit dem Erscheinen meiner "Monographie der Gattung Taraxacum" 1) verslossen sind, ist in mehreren Ländern über die Embryologie und in Skandinavien und Nord-Amerika über die Systematik der Gattung gearbeitet worden, und auch ich habe viel einschlägiges Material zur Revision und Bestimmung erhalten und Gelegenheit gehabt, ausländische Arten in der Natur zu beobachten. Was für die Systematik und Entwicklungsgeschichte von Wichtigkeit ist, habe ich immer im Auge behalten und, da es nicht mehr unbedeutend ist, erscheint es mir nun angebracht, diese Nachträge zusammenzustellen.

Wenn ich mich dabei auf das beschränke, was nach meiner Fassung der Art neu ist, so geschieht es deshalb, weil es keinen Zweck hätte, die Arbeiten Dahlstedts und Lindbergs einfach nachzudrucken, aber auch in der Überzeugung, daß die Apogamie in der Gattung

¹⁾ Leipzig und Wien, F. Deuticke, 1907.

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: 1923

Band/Volume: 072

Autor(en)/Author(s): Knoll Fritz

Artikel/Article: Über die Lückenepidermis der Arum -Spatha. 246-254