

Z. WÓYCICKI.

Aus dem Inst. f. Allg. Botanik
der Universität Warschau.

(eingegangen 30.IX.1934).

ÜBER DIE VON HABERLANDT ENTDECKTEN SPALTÖFFNUNGSABNORMITÄTEN BEI *POPULUS LASIOCARPA*.

In seiner jüngst erschienenen Abhandlung „Zur Physiologie und Pathologie der Spaltöffnungen“ macht Haberlandt anlässlich der Darstellung der abnormen Spaltöffnungsapparate von *Populus lasiocarpa* folgende Bemerkung: „Die benachbarten Epidermiszellen (die nicht als Nebenzellen erscheinen) weisen dann an den Rückenwänden der Schliesszellen ansehnliche, stark lichtbrechende Membranverdickungen auf, die ganz geschichtet sind. „Sie zeigen“ — führt der Autor weiter aus — „mit Phlorogluzin und Salzsäure keine Rotfärbung, sind also nicht verholzt. Auch handelt es sich nicht um eine schleimige Verdickung“¹⁾.

Diese äusserst interessante, unzweifelhaft einen pathologischen Charakter tragende Struktur der Spaltöffnungsapparate, sowie der näher unbestimmte Charakter der scheinbar nur in den benachbarten Zellen auftretenden Membranverdickungen waren es, die mich zu einem näheren Studium dieser Erscheinungen veranlassten, umsomehr als ich in der dendrologischen Sammlung des hiesigen Botanischen Universitätsgartens (in Warszawa) ein geeignetes Objekt dafür fand.

¹⁾ L. c., S. 14. Letzter Satz von mir unterstrichen.

Vor allem konnte ich mich überzeugen, dass in dem mir zur Verfügung stehender Material (August, September) derartige abnorme Spaltöffnungsapparate — wie die nachfolgende Tabelle beweist — sehr oft und zwar nicht nur einzelweise,

Zahl der Spaltöffnungen auf der unteren Epidermis der *Populus lasiocarpa* —
blätter (auf 1 mm²).

	Normale Spaltöffnungen	Spaltöffnungen mit einer obliterierenden Zelle	Spaltöffnungen mit zwei obliterierenden Zellen	Gesamtzahl der Spaltöffnungen
	242	107	69	418
	311	69	107	487
	311	107	69	487
	342	69	107	518
	172	69	207	448
	342	107	69	518
	207	69	172	448
	242	107	107	456
	242	34	107	383
	311	69	69	449
	207	69	34	310
	138	34	34	206
	172	107	107	386
	207	138	107	452
	242	107	0	349
durchsch- schnittlich	246	84	91	421

hie und da, sondern stellenweise sogar in ganzen Gruppen vorkamen. Sie fallen schon in Wasser gleich auf (Abb. 77), noch deutlicher werden sie in Javell'scher Lauge sichtbar; in derselben können die glänzenden, stark lichtbrechenden, geschichteten Verdickungen an den Zellmembranen kaum der Beobachtung entgehen (Abb. 81 u. 85 A).

Die Obliterationen der Schliesszellen tragen bei dieser Pappel denselben mannigfaltigen Charakter wie bei *Salix* (*caprea* $\times$ *viminalis*) $\times$ *americana* (Abb. 81 bei *Haberlandt*). Demnach treten bei *Populus lasiocarpa* — und zwar sogar ziemlich oft — folgenden Anomalien auf: 1) Eine der Schliesszellen wandelt sich in eine gewöhnliche Epidermiszelle um (Abb. 78b); 2) Nur eine der Schliesszellen obliteriert (Abb. 78, 79 a, 84, 86); 3) Beide Schliesszellen obliterieren gänzlich (Abb. 77, 80, 81, 85a) u. s. w.

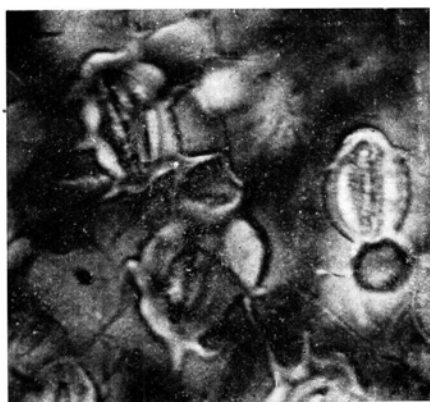


Abb. 77.

Populus lasiocarpa: Pathologische Spaltöffnungsapparate in Leitungswasser.
 $\times \pm 640$.

In sehr vielen Fällen treten in den angrenzenden Zellen gar keine Membranverdickungen auf (Abb. 78, 84, 86). Meistens jedoch bilden die abnormen Spaltöffnungsapparate — in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von *Haberlandt* — den Centralpunkt von Störungen, die sich in dem Auftreten von spezifischen lichtbrechenden Ablagerungen an den Membranen der benachbarten Zellen ausdrücken. Den besten Beweis für diesen Sachverhalt liefern diejenigen Spaltapparate, in denen die Degeneration lediglich eine Schliesszelle umfasst; in derartigen Fällen ist die Bildung der erwähnten Verdickungen ausschliesslich auf das gleich daneben liegende Gebiet beschränkt. (Abb. 79a).

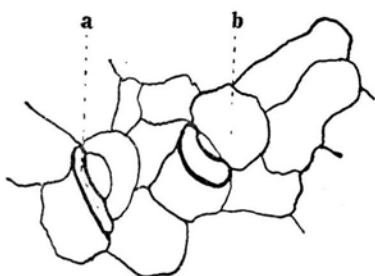


Abb. 78.

Populus lasiocarpa: Zwei Spaltöffnungsapparate. In b Umwandlung einer Schliesszelle in eine gewöhnliche Epidermiszelle; in a Degeneration einer Schliesszelle.

$\times \pm 400$.

Bei der Obliteration beider Schliesszellen weisen die Ablagerungen denselben Charakter auf, wie auf Abb. 82, (c. d.)

bei Haberlandt bzw. wie auf Abb. 79b der vorliegenden Mitteilung, auf der die Membranverdickungen sogar eine Epidermiszelle verlassen. In

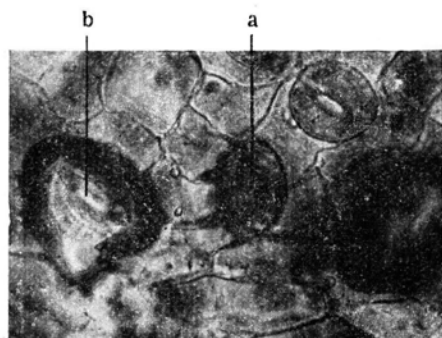


Abb. 79.

Populus lasiocarpa: a) Einseitige Ablagerung in den mit der obliterierten Zelle des Spaltöffnungsapparates benachbarten Zellen. b) Mehrseitige Ablagerung. Eine Epidermiszelle in der unmittelbaren Nachbarschaft der absterbenden Schliesszelle unberücksichtigt. $\times \pm 640$.

zahlreichen Fällen besitzen die erwähnten Ablagerungen eine bohnenförmige (Abb. 80) bzw. polsterförmige Gestalt (Abb. 85a).

Sehr oft treten die Membranverdickungen keilartig auf die radiär von den Schliesszellen verlaufenden Membranen über; in diesem Falle erhält dieses ganze, von der glashellen Substanz überschwemmte Gebiet, eine sternartige Form (Abb. 81).

Über die hier vorherrschenden Verhältnisse unterrichtet am besten ein

Querschnitt durch das Blatt. Aus demselben folgt, dass die Spaltöffnungsapparate von *Populus lasiocarpa* unter die Kategorie IV von Hryniewiecki einzurechnen

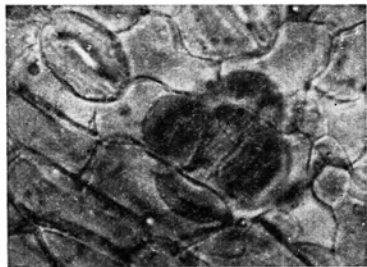


Abb. 80.

Populus lasiocarpa: Bohnenförmige Ablagerungen auf den Membranen allen dem obliterierten Spaltöffnungsapparat angrenzenden Zellen. Präparat in Korallinsoda.

$\times \pm 640$.

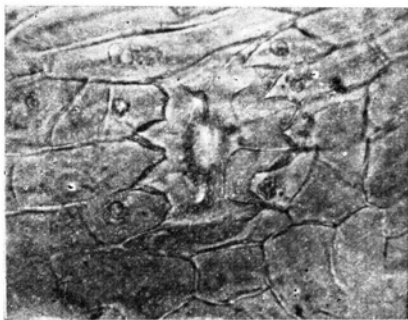


Abb. 81.

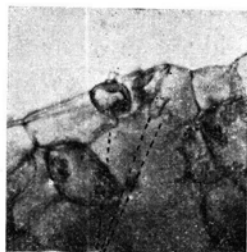
Populus lasiocarpa: Ablagerungen in mit Eau de Javelle behandelten Zellen.

$\times \pm 640$.

ist ¹⁾. Die Nebenzellen bilden hier in der Regel unterhalb der Schliesszellen Ausbuchtungen (Abb. 82a, b, c), die die nach aussen führende Mündung der inneren Atemhöhle stark verengen. In den normal ausgebildeten Spaltapparaten liegt in diesen Ausbuchtungen gewöhnlich der Kern, in den degenerierenden Spaltapparaten dagegen ist die betreffende Ausbuchtung von einer glänzenden Substanz ausgefüllt (Abb. 82a).



A



B



C

Abb. 82.

Populus lasiocarpa: Querschnitte durch die obliterierten Spaltöffnungsapparate.

A und B $\times \pm 640$, C $\times \pm 400$.

Hinzufügend möchte ich bemerken, dass an der Abschlössung oder starken Verringerung der inneren Atemhöhle ebenfalls Parenchymzellen teilnehmen und zwar dadurch, dass sie entweder bloss in der Richtung der Atemhöhle wuchern (Abb. 82c) oder unter die ausgebuchteten Teile der Nebenzellen vorrücken und so den Spalt schliessen. In den degenerierenden Apparaten sind sowohl hier wie dort grössere bzw. kleinere Wandbeläge aus einer glashellen Substanz vorhanden (Abb. 82c).

¹⁾ Hryniewiecki, B. 1914, S. 556.

Der Prozess der Ablagerung der oben genannten Substanz ist jedoch nicht immer bloss auf das Gebiet der Nebenzellen beschränkt. Der hier seinen Ursprung nehmende Impuls kann sich weiter ausdehnen und in diesem Falle bilden sich Stränge (Abb. 83A) bzw. ganze Inseln von Zellen die einseitige (Abb. 83 B, C) (falls die Epidermiszellen am Rande des genannten Gebietes liegen), bzw. mehrseitige (falls die entsprechenden Epidermiszellen tiefer liegen) Membranablagerungen bilden (Abb. 83B).

Die Bildung der gewöhnlich sehr stark lichtbrechenden Substanz ist nicht bloss auf die Epidermiszellen begrenzt;

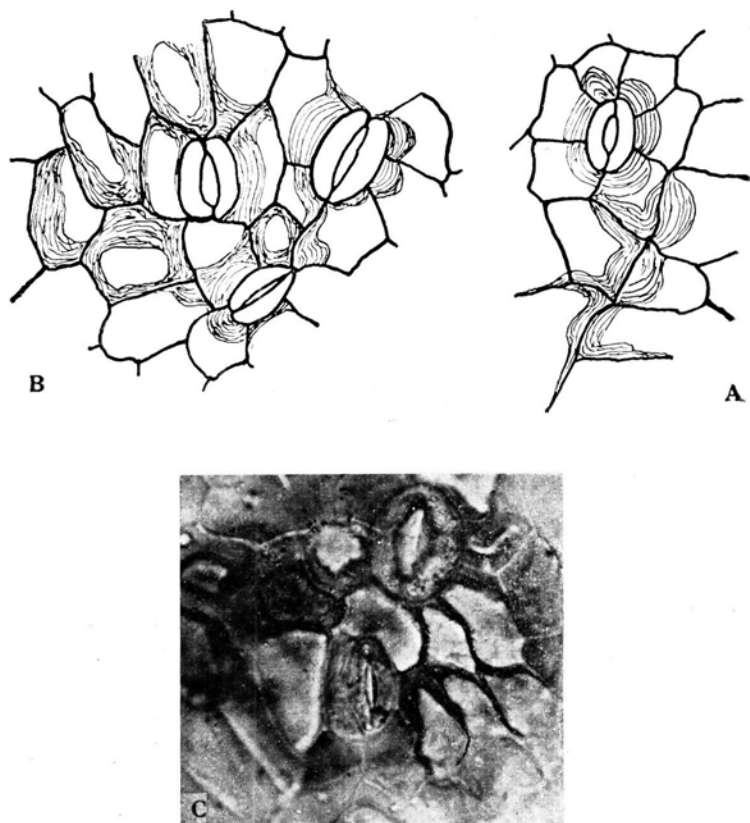


Abb. 83.

Populus lasiocarpa: Stränge (A) bzw. Inseln (B, C) der Zellen der unteren Epidermis mit Ablagerungen der lichtbrechenden Substanz.

A und B $\times \pm 400$, C $\times \pm 640$.

auch in den dicht der Blattoberfläche angereihten Haaren kommt es zu einer Ablagerung der erwähnten Substanz; an den Querwänden der Haare bilden sich dann Ablagerungen, die keilartig auch auf die Längswände herabfließen.

Was den Charakter der oben erwähnten Substanz anbelangt, so ging meine erste Annahme in Anbetracht der negativen Ergebnisse der Haberlandt'schen Analysen dahin, dass es sich um fetthaltige Substanzen, d. h. um Kutinablagerungen handelt. Alle in dieser Richtung ausgeführten Reaktionen schlugen jedoch fehl, ebenso wie die Proben auf Reservezellulose. Die Sudanprobe erwies bloss das reichlichste Auftreten von Fettsubstanzen in den degenerierenden Schliesszellen und in der nächsten Nachbarschaft derselben (Abb. 84).

Erst die mikrochemische Probe auf Schleimsubstanzen ergab, dass wir hier eben mit Schleimsubstanzen zu tun haben, und zwar mit Kalloeschleimen. Sie geben—wenn auch nicht ohne gewisse Abweichungen—alle von Molisch (1913), Tunmann (1913) und Schneider (1922) angeführten Reaktionen: sie lösen sich ohne zu quellen in Natron — bzw. Kalilauge, in 30% Lösung quellen sie allerdings anfangs an und lösen sich gänzlich erst bei dem Auswaschen des Präparates. Die Schliesszellen erfahren dann eine sehr starke Biegung und bilden zwei kontagierende Bogen.

Im Ammoniak quellen sie ohne sich zu lösen. Korallinsoda ruft eine schöne und charakteristische Färbung hervor, dieselbe kommt jedoch nicht sofort zustande sondern erst nach längerer Einwirkung des Farbstoffes (6 — 12 bzw. 24

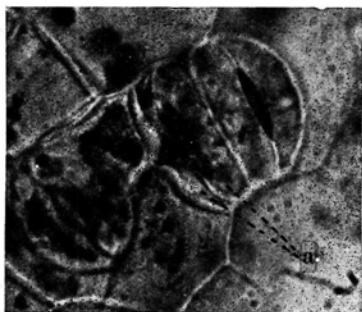


Abb. 84.

Spaltöffnungsapparat von *Populus lasiocarpa*, gefärbt mit Sudan.¹⁾ Fettkügelchen im Plasma der degenerierenden Schliesszelle (a) und in den angrenzenden Zellen.

× ± 1020.

¹⁾ Der Apparat a erinnert in seiner Struktur ganz an den abnormen Spaltöffnungsapparat von *Hosta ovata* (Linsbauer K., 1931, Abb. 6c).

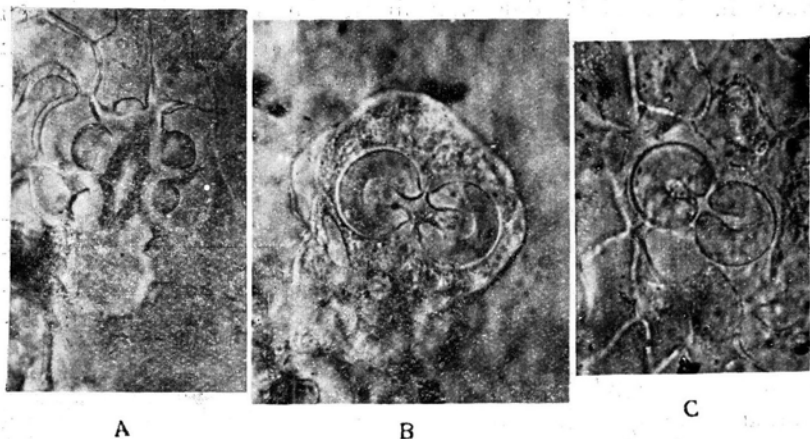


Abb. 85.

— A Degenerierter Spaltöffnungsapparat in Eau de Javelle. — B Derselbe Apparat in 30% KOH. — C Derselbe Apparat nebst den angrenzenden Zellen nach Durchspülung mit Leitungswasser. $\times \pm 640$.

Stunden). In den schwach anquellenden Ablagerungen kommt sehr deutlich die Schichtung zum Vorschein; die dünnen Schichten färben sich viel intensiver als die dicken. Wird das Präparat in der Reagenzflüssigkeit länger (einige Tage lang) liegen gelassen, so verschwindet die Schichtung vollständig. Anilinblau färbt die betreffenden Substanzen (nach vorherigem Bade in 3% Essigsäure bzw. Ameisensäure) grünlich, das aber schnell in Himmelblau übergeht, welches sich dann länger erhält. Die Proben auf andere Schleimarten, Pentose — Pektose — und Zulluloseschleime, fielen deutlich negativ aus.

Dieselben Kallosoeschleime sind mit jenem „homogenen, stark lichtbrechenden Inhalt“ identisch, mit dem zuweilen — wie Haberlandt feststellte — die abgestorbenen Schliesszellen ausgefüllt sind. In den Zellen z. B., die auf Abb. 77 dargestellt sind, verwandelte sich der ganze Zellinhalt in Kallosoeschleim; von dem Protoplast bleiben meistens bloss einige körnige unterbrochene Streifen zurück.

Am besten veranschaulicht den Grad sowie den Charakter der Degeneration eine Vitalfärbung mit Neutralrot. In diesem Falle bleiben die degenerierten und mit der Kallosoesubstanz ausgefüllten Zellen ungefärbt und glänzend, während

in den lebenden Zellen die grossen rosa gefärbten Vacuolen mit mehreren oder einzeln auftretenden kleineren bzw. grösseren intensiv sich rot färbenden tropfigen Fällungen zum Vorschein kommen.

Ohne die Frage im Vornhinein entscheiden zu wollen, ob wir die dargestellten Erscheinungen ausschliesslich den „disharmonischen Plasmaverbindungen“ — wie Haberlandt¹⁾ annimmt — oder mit Küster dem „physiologischen Altern“²⁾ bzw. irgendwelchen anderen Faktoren³⁾ zuzuschreiben haben, darf mit voller Sicherheit festgestellt werden, das wir hier mit Prozessen zu tun haben, die in einer ganz bestimmten Richtung verlaufen und zu einer in dem Auftreten von Kallosumschleimen sich ausdrückenden Degeneration des Protoplasmas führen.



Abb. 86.

Epidermis von *Populus lasiocarpa* in vivo mit Neutralrot behandelt. In den mit der obliterierten Schliesszelle benachbarten Zellen sind keine Substanzablagerungen vorhanden. In der gesunden (normalen) Schliesszelle im Innern der Vacuole, zwei intensiv rotgefärbte Kügelchen.

× ± 640.

LITERATUR.

- Haberlandt G. 1904. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
 — 1934. Sitzber. Preuss. Akad. Wiss. Phys. Math. Kl. X.
 Hryniewiecki B. 1914. Bull. Acad. Sci. de Cracovie.
 Küster E. 1916. Pathologische Pflanzenanatomie. Zweite Auflage. Jena.
 — 1925. „ „ „ Dritte Auflage. Jena.
 — 1929. Pathologie der Pflanzenzelle. Berlin.

¹⁾ Haberlandt G., 1934, p. 3.

²⁾ Küster E., 1929, p. 141.

³⁾ Linsbauer glaubt, dass die ungleiche Entwicklung beider Schliesszellen (d. h. ein Kollaps einer derselben) darauf zurückgeführt werden kann, dass „...können sich doch Unterschiede in den physiologischen Beziehungen zu den Nachbarzellen geltend machen, die sich der Beobachtung und dem Experiment entziehen, aber doch von tiefgreifenden Folgen begleitet sind so dass ihr endgültiges Schicksal ein recht verschiedenes werden kann“. L. c., p. 74. vide auch Küster, 1916, p. 84 — 85 und 1925, p. 111 — 112.

Linsbauer K. 1930, Handb. der Pflanzenanatomie.

— 1931, Ber. der Deutsch. Bot. Ges., 49.

Molisch H. 1913, Mikrochemie der Pflanzen, Jena.

Schneider H. 1922, Die Botanische Mikrotechnik, Jena.

Tunmann O. 1913, Pflanzenmikrochemie, Berlin.
