

Bancher 383

Bancher, E.; 1938. Zellphysiologische Untersuchungen über den Abblühvorgang bei Iris und Gladiolus. (Cell-physiological studies on flower senescence in Iris and Gladiolus) (German). Osterr.Bot.Z. 87: 221-244.

Species: Iris germanica and many others; Gladiolus hybr.

Key words: flower senescence; cell physiology; cytology; osmotic value.

Summary: Two different types of flower fading to be distinguished in Iris:

1. "inrolling-and-melting" type; 2. "corkscrew rolling-and-dessiccating" type.

During fading osmotic values decrease characteristically.

Gladiolus fading takes longer than fading in Iris.

25 references: 1 in English, 24 in German, not of further interest.

STABY - OSU

Osterr. Bot. Zeitschr. 87, 1938: 221-244

Zellphysiologische Untersuchungen über den Abblühvorgang bei *Iris* und *Gladiolus*

Von

Engelbert Bancher (Wien)

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

(Mit 9 Textabbildungen)

Einleitung

Die Blüten verschiedener *Iris*-Arten zeigen einen ganz eigenartigen Abblühvorgang. Beobachtet man etwa eine Blüte von *Iris germanica*, so wird man finden, daß sie sich schon nach einigen Tagen auffällig verändert. Die Blütenblätter werden zuerst, vom Rand her beginnend, glasig durchscheinend und schlaff. Dann rollen sie sich in ganz kurzer Zeit ein und lassen dabei oft einen violetten Saft abtropfen; auf jeden Fall wird es gelingen, den Saft herauszupressen, wenn man die Blüte zusammendrückt. Ich unternahm es, den Abblühvorgang der *Iris*-Blüte näher zu untersuchen. Beobachtung an verschiedenen Arten zeigte, daß auch andere *Iris*-Arten ähnlich wie *I. germanica* abblühen, daß aber auch noch eine weitere Form des Verblühens vorkommt. Es wurde zuerst versucht, die wesentlichen Phasen des Abblühens festzuhalten und zu beschreiben. Weiter wurden neben den morphologischen Veränderungen deren Ursache, nämlich die Zustandsänderungen der einzelnen Zellen, näher untersucht. Tatsächlich fanden sich deutliche physiologische Verschiedenheiten zwischen den Zellen verschieden alter Blüten. Die zwei Arten des Abblühens und einige dabei auftretende zellphysiologische Eigenheiten sollen im folgenden besprochen werden. Um Vergleichsmöglichkeiten zu besitzen, wurden gleichartige Untersuchungen auch an *Gladiolus*-Blüten ausgeführt, da hier, wenn man so sagen will, ein natürlicherer Abblühvorgang stattfindet.

Die Untersuchungen wurden im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien in den Monaten Mai und Juni 1936 und Juni bis August 1937 durchgeführt. Dem Vorstand dieses Institutes, Herrn Professor Dr. KARL HÖFLER, möchte ich an dieser Stelle für die Leitung und das

BANCHER 138

immerwährende lebhaftes Interesse an den Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen stammt von Herrn Professor Dr. FRITZ KNOLL, Direktor des Botanischen Gartens und Institutes der Universität Wien, dem ich auch für die Überlassung der Versuchspflanzen aus dem Botanischen Garten zu Dank verpflichtet bin.

Die *Iris*-Blüte und ihr Abblühvorgang

Die *Iris*-Blüte ist zweifellos eine der interessantesten des ganzen Pflanzenreiches. TROLL (1928) bezeichnet die drei einzelnen Lippen-sektoren als Sekundärblüten, da sie sich blütenökologisch tatsächlich wie einzelne Blüten verhalten und die ganze Blüte demnach den Charakter eines Blütenstandes zeigt.

Zuerst wurde *Iris germanica* genau untersucht (Abb. 1A). Das Aufblühen erfolgt, wie es auch BUXBAUM (1934) beschreibt, um Mitternacht. Es läßt sich jedoch nicht mit Sicherheit der genaue Zeitpunkt angeben, an dem die Blüte als voll erblüht bezeichnet werden kann, da der Abblühvorgang geraume Zeit in Anspruch nimmt. Die mehr oder weniger gestielte Blüte besitzt einen unterständigen, dreifächerigen Fruchtknoten. Über demselben ist sie am Grunde röhrenförmig, indem die Perigonblätter untereinander und mit den Staubblättern verwachsen sind. Die inneren und äußeren Perigonabschnitte sind voneinander auffallend verschieden und wechseln miteinander ab. BUXBAUM schlägt für den inneren Perigonkreis, in Anlehnung an die englische Terminologie, die Bezeichnung „Standarten“, und für den äußeren die Bezeichnung „Lippen“ vor.

Die Lippen bestehen aus einem großen auffallenden Endlappen und einem schmalen unteren Teil, dem Nagel. Der Endlappen ist herabgeschlagen und zeigt eine meist heller oder dunkler violette Zeichnung. Der Nagel ist schmal mit aufwärts gebogenen Rändern, die ihn so zu einer von der Seite unzugänglichen Rinne gestalten. Auf der Oberseite dieses leicht schräg aufwärts gerichteten Abschnitts findet sich ein bis auf den Endlappen reichender, schmaler, bärtiger, aus vielzelligigen Haaren bestehender Mittelstreifen.

Die Standarten sind kräftig entwickelt und bestimmen dadurch sehr stark das Aussehen der Blüte. Sie sind beinahe gleich groß mit den Lippen und breiten sich von einem schmälern Nagel zu einem knittrig gewellten Endlappen aus. Sie stehen aufrecht in der Mitte der Blüte und neigen helmartig gegeneinander. Die Krümmung erfolgt oberhalb der Mitte des Endlappens. Die Standarten zeigen keinerlei auffallende Zeichnung, sondern sind einheitlich blauviolett. Der Umriss aller Blumenblätter ist verkehrt eiförmig.

Die drei Staubblätter — nur der äußere Staubblattkreis ist ent-

wickelt — neigen sich in einem Bogen über die Lippen. Ihre Filamente sind, in der Höhe der Aufspaltung in die einzelnen Abschnitte, in der Perigonröhre befestigt. Die Antheren sind groß und extrors. Die Staubblätter sind von dem eigentümlichsten Teil der *Iris*-Blüte, dem Griffel,

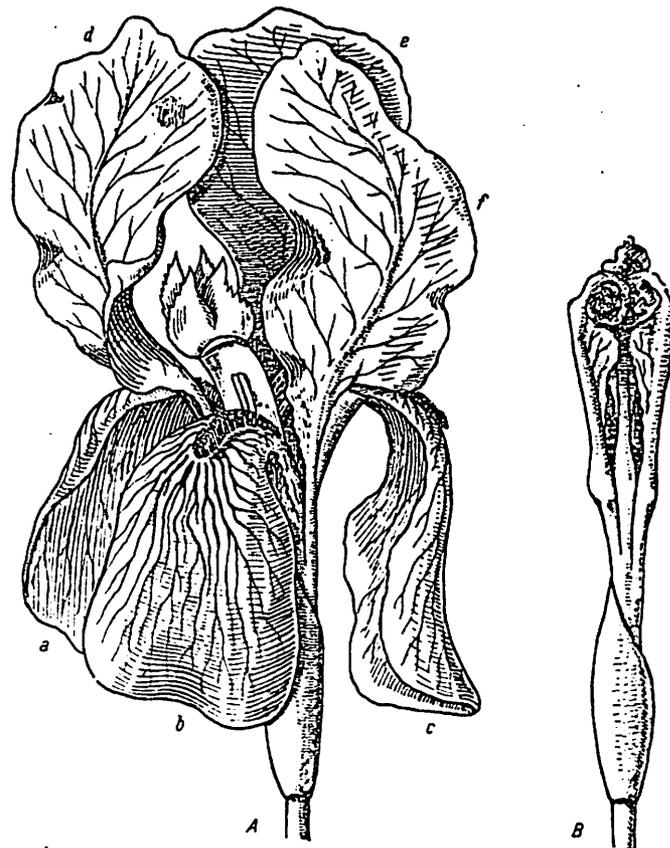


Abb. 1. *Iris germanica*. A voll geöffnete Blüte. a, b, c Lippen; d, e, f Standarten; zwischen den Standarten d und e ist der eine Griffelast mit seinem quergestellten Narbenläppchen deutlich sichtbar. B eingerollte, verflössene Blüte mit aufgerichteten Nägeln

verdeckt. Dieser teilt sich ungefähr in der Höhe der Staubblattinsertion in drei blumenblattartig verbreiterte leicht gewölbte Äste. Diese sind über die Lippen gebogen und gehen in zwei meist schräg aufgerichtete, kurz gefranste Endläppchen über, deren eines das andere übergreift. An der Stelle der Spaltung der Endläppchen liegt an der Unterseite ein drittes ligulaartiges, halbmondförmiges Läppchen, die Narbe. Diese und die Griffeläste haben dieselbe Farbe wie die Standarten.

Gewöhnlich am dritten Tag nach dem Erblühen beginnt die Blüte abzuwelken. Die Blütenblätter werden zuerst wellig, faltig und schlaff, dann zeigen sich auf ihnen zahlreiche glasig durchscheinende Stellen, die an den Rändern besonders häufig sind, gegen die Mitte zu aber abnehmen. Betrachtet man die Zellen einer solchen durchscheinenden Stelle unter dem Mikroskop, so sieht man, daß sie farblos sind, während die Zellen in ihrer Umgebung noch violett sind. Das durchscheinende Aussehen dieser Stellen dürfte wahrscheinlich dadurch entstehen, daß der Zellsaft aus den Zellen austritt und die Interzellularen infiltriert.

Nun beginnen die Endlappen von den Rändern her gegen die obere Epidermis zu sich einzurollen und später dann, nachdem immer größere Teile der Blumenblätter durchscheinend geworden sind, erfolgt eine Einrollung von der Spitze gegen die Basis zu. Diese eben geschilderten Vorgänge spielen sich meist innerhalb eines Tages ab, seltener dauern sie zwei Tage. Die Standarten beginnen meist etwas früher abzuwelken. Die Nägel der Lippen richten sich während dieses Prozesses langsam auf. BUXBAUM führt dies auf ein Wachstum an der Unterseite zurück. Als letztes verfließen die blumenblattartigen Griffeläste und Narbenlappen. Im Endzustand sind die Nägel der Lippen steil aufgerichtet und werden von den zusammengerollten und verflossenen Wülsten der Blumenblätter gekrönt (Abb. 1B). Drückt man eine solche Blüte zusammen, so tritt ein violetter Saft aus; bisweilen tropft dieser auch ohne einen solchen Druck ab. Betrachtet man eine verflossene Blüte unter dem Mikroskop, so sieht man, daß alle Zellen farblos sind, der Zellsaft also ausgeflossen ist. In den Zellen selbst finden sich noch Reste koagulierten Plasmas und die Zellwände haben ein faltiges, schlaffes Aussehen. Der ganze Schnitt erscheint schwach bläulich durch den in den Interzellularen infiltrierten Zellsaft.

Im Laufe der Untersuchungen zeigte es sich, daß im morphologischen und anatomischen Bau, im Verhalten beim Abblühen und in den zellphysiologischen Eigenheiten große Ähnlichkeit zwischen *Iris germanica* und folgenden von mir untersuchten Arten besteht: *I. pallida*, *I. florentina*, *I. sambucina*, *I. variegata* und *I. bohemica*. Als sehr interessant erwies sich, daß alle diese Arten sehr nahe miteinander verwandt sind, sie gehören nämlich systematisch in die Sektion *Pogoniris*. Die Arten dieser Sektion bilden leicht untereinander Bastarde und zeigen in ihrem Bau Xerophytencharakter.

Wie schon früher erwähnt, wurden bei den Untersuchungen auch *Iris*-Arten gefunden, die sich beim Abblühen ganz anders verhalten. Sie zeigen kein Verfließen der Blumenblätter und kein Abtropfen des Zellsaftes. Es waren dies *I. Monnieri*, *I. nepalensis*, *I. notha* und *I. Kaempferi*. Systematisch gehören diese Arten in verschiedene Sektionen der Gattung *Iris*.

Die Blütentracht dieser Arten ist etwas verschieden von der Blütenausbildung der ersten Gruppe, und zwar hauptsächlich bedingt durch die Verkümmern der Standarten (Abb. 2). Diese sind bedeutend kleiner als die Lippen und zeigen eine löffelförmige Gestalt ohne deutliche Absetzung des Nagels. Sie stehen aufrecht, trichterförmig angeordnet, d. h. etwas schräg nach auswärts gerichtet. In der Mitte sind die einzelnen Standarten meist leicht zusammengefalt. Die Lippen sind bedeutend größer und man kann leicht den Nagel, der horizontal angeordnet ist, und den herabgeschlagenen Endlappen unterscheiden. Die Lippen tragen keinen Bart, zeigen dafür aber ein dunkelgefärbtes Saftmal. Die blumenblattartigen Griffeläste und die dreieckigen Narbenlappen zeigen meist die gleiche Farbe wie die Blumenblätter.

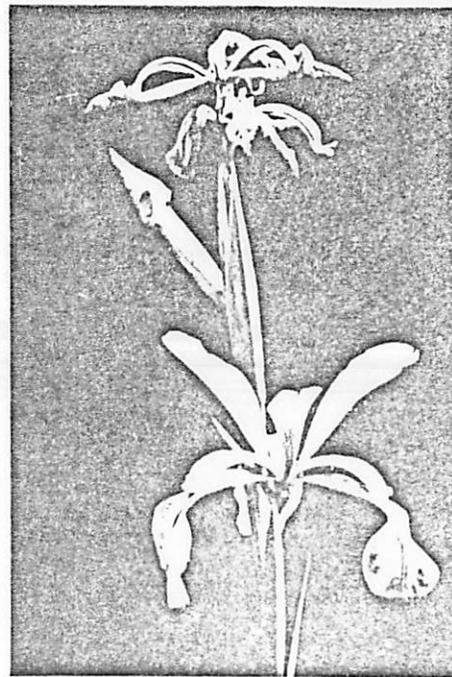


Abb. 2. *Iris notha*. Links Knospe, unten offene Blüte, oben abgestorbene Blüten mit korkzieherartig eingerollten Blütenblättern

Auch bei diesem Typus beginnt die Blüte am dritten Tag abzuwelken. Die Blumenblätter werden schlaff, ohne dabei die glasig durchscheinende Beschaffenheit anzunehmen. Die Standarten falten sich noch mehr um den Mittelnerv zusammen, während die Lippen sich von den Rändern her gegen die obere Epidermis zu einrollen. Die ganze Blüte macht dabei einen verrunzelten Eindruck. Im weiteren Verlauf des Abblühens rollen sich sämtliche Blumenblätter von der Spitze her korkzieherartig ein. An den Griffelästen und Narbenlappen ist keinerlei Veränderung in Form und Lage zu bemerken. Drückt man eine solche Blüte zusammen, so wird es niemals gelingen, einen Saft herauszupressen, höchstens wird sich diese etwas feucht anfühlen. In diesem Zustand beginnt die Blüte langsam zu vertrocknen.

An den Blumenblättern der *Iris*-Blüte sind nach ihrer Form zweierlei Zellen zu unterscheiden. Die Zellen des Nagels und jene an den Hauptnerven zeigen länglich geradlinige Formen, während die übrigen Zellen

des Endlappens unregelmäßig gebuchtete Umrisse aufweisen. Letztere haben gewöhnlich große Kerne, die meist in einer Ausbuchtung der Zelle liegen. Zwischen den länglichen und ausgebuchteten Zellen sind Übergangszellen eingeschaltet, die ihrer Gestalt nach von einer Form zur anderen überleiten. Die Blütenfarbe rührt entweder von homogen im Zellsaft gelöstem Anthocyan her, oder von farbstoffhaltigen Inhaltskörpern. Verschiedene Farbtöne werden dadurch erzielt, daß in den Zellen farbiger Zellsaft und farbstoffhaltige Gebilde nebeneinander zu finden sind.

Ein Querschnitt durch ein Blütenblatt zeigt die oberen Epidermiszellen mit sehr großen Papillen ausgestattet, während diese bei den Zellen der unteren Epidermis etwas kleiner sind. Zwischen beiden Epidermen liegt ein mehrschichtiges Mesophyll mit großen Interzellularen. Der gefärbte Zellsaft befindet sich hauptsächlich in den oberen und unteren Epidermiszellen.

In den Blumenblattzellen der nicht verfließenden Arten finden sich zahlreiche Inhaltskörper. Diese sind von polyedrischer bis runder Gestalt, von verschiedener Größe und können farblos oder auch gefärbt sein. In Zellen von frischen Blüten sind diese Inhaltskörper stark lichtbrechend, während sie in abgewelkten Blütenzellen zu unregelmäßigen größeren Gebilden verfließen erscheinen.

Zellphysiologische Untersuchungen

Als erstes wurde das zellphysiologische Verhalten der beim Abblühen verfließenden Blüten untersucht. Schnitte verschieden alter Blütenblätter von *Iris germanica* wurden dazu verwendet. Es zeigte sich, daß in den Knospen und Blüten knapp nach dem Aufbrechen fast alle Zellen violette Farbe hatten, während in den älteren Blütenblättern sehr viele farblose Zellen auftraten und in den schon gänzlich abgeblühten fast nur mehr die länglichen Zellen entlang der Nerven violett waren.

Diese Schnitte wurden nun in 0,8 Mol Traubenzucker eingelegt und beobachtet. Nach einer Stunde waren alle violetten Zellen plasmolysiert, während die farblosen bis auf wenige Ausnahmen keine Plasmolyse zeigen. In diesen Zellen sieht man meist noch Reste des koagulierten Plasmas liegen. Bei den Ausnahmen, also den lebenden, plasmolysierten farblosen Zellen handelt es sich offenbar um die von TROLL (1928) beschriebenen farbstofffreien Zellen*.

Auch im Plasmolyseverhalten zeigen sich Unterschiede zwischen den einzelnen Altersstufen einer Blüte. Schnitte verschieden alter Blumen-

* TROLL gibt an, daß in den Blütenblättern sich sehr oft farbstofffreie Zellen vorfinden, und daß dadurch die gesamte Farbtintensität des Blütenblattes etwas schwächer erscheint.

blätter von *Iris germanica* wurden in 0,45 Mol Traubenzucker eingelegt und nach einer Stunde beobachtet.

Knospe: Alle Zellen sind violett und haben konkave Plasmolyseformen. Die langgestreckten Zellen sind schwächer plasmolysiert und zeigen Plasmaströmung. Kerne sind zum Teil schon deutlich sichtbar; sie sind rund und strukturlos.

Blüte (frisch): Die Mehrzahl der Zellen ist violett und zeigt konvexe Plasmolyseformen. Manchmal ziehen noch dicke Plasmastränge zur Zellwand (Plasmoschise). Die Kerne sind schon deutlich sichtbar und gegen die Kontur der Protoplasten gedrängt. Einige wölben sich auch schon auf den plasmolysierten Protoplasten vor. Auch hier sind die länglichen Zellen schwächer plasmolysiert als die übrigen.

Blüte (halbwelk; die Blütenblätter sind zum größten Teil schon glasig durchscheinend und an den Rändern schon etwas eingerollt): Die Mehrzahl der Zellen ist farblos. Von den violetten Zellen sind die meisten noch konvex plasmolysiert und zeigen deutlich sichtbare Kerne. Die übrigen Zellen zeigen Tonoplastenstadien. Das aufsitzende Plasma hat noch scharfe Umrisse; bisweilen ist aber schon vakuolige Degeneration desselben zu bemerken. Die Kerne liegen in diesem Plasma und zeigen feinkörnige Struktur; oft sitzen sie aber auch schon außen am Protoplasten auf.

Blüte (welk; die Blütenblätter fast gänzlich eingerollt und verfließen): Fast alle Zellen sind farblos und unplasmolysiert. Einige der gebuchteten Zellen zeigen noch Plasmolyse. Der Zellinhalt hat aber keine scharfen konvexen Außenkonturen mehr; es handelt sich anscheinend um Tonoplaste, auf denen die Reste des veränderten Plasmas und die runden großen Kerne warzenförmig aufsitzen. Die länglichen Zellen zeigen oft noch lebende violette Protoplasten.

Daraus ist zu ersehen, daß offenbar während des Abwelkens eine Viskositätsänderung des Plasmas eintritt. Sicherlich stirbt aber das Plasma schon ab, während der Tonoplast noch intakt ist, und da für diesen das Anthocyan impermeabel ist, sind diese Zellinhalte noch gefärbt. Erst nach dem Absterben des Tonoplasten tritt der Zellsaft aus und in die Interzellularen ein, so daß die Blütenblätter ein eigenartig glasig durchsichtiges Aussehen erlangen. Welche Rolle dabei die Zellmembran spielt, ist bis jetzt noch nicht untersucht; jedenfalls werden die Zellwände der Epidermis nicht aufgelöst, sie verlieren aber ihre Straffheit und erscheinen welligfaltig.

Es war nun auch von Interesse, zu wissen, wie rasch die Zahl der toten Zellen von der Knospe bis zur verwelkten Blüte zunimmt. Es wurde eine Reihe von Schnitten ein und derselben Blüte im Laufe des Verblühens untersucht. Sie wurden mit 0,8 Mol Traubenzucker plasmolysiert und es wurden sodann in einem Quadrat von 150 Mikron Seitenlänge

Tabelle 1

| | Plasmolysierte gefärbte Zellen | Unplasmolysierte entfärbte Zellen | Summe der gezählten Zellen |
|---------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|
| Knospe | 132 | 2 | 134 |
| Blüte (aufbrechend) | 123 | 7 | 130 |
| " (1 Tag alt) | 105 | 25 | 130 |
| " (2 Tage alt) | 72 | 59 | 131 |
| " (3 " ") | 4 | 128 | 132 |

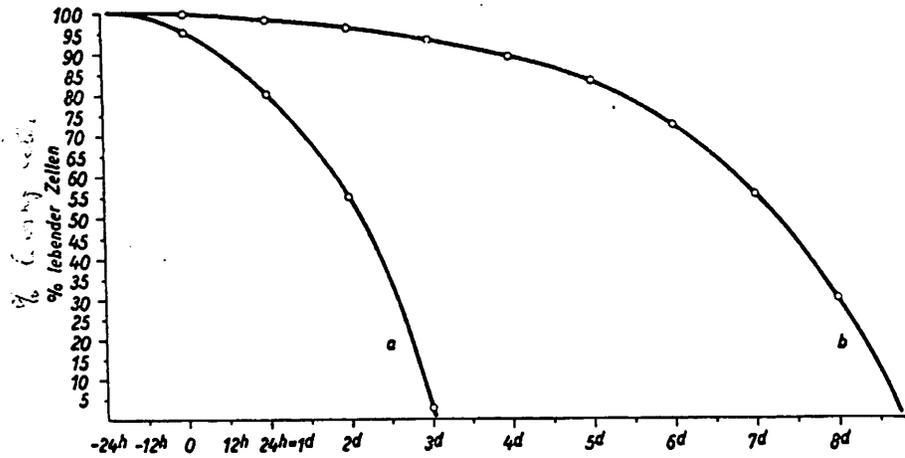


Abb. 3. Absterbekurve der Blütenblattzellen. a *Iris germanica*, b *Gladiolus gandavensis hybridus*. Abszisse: — 24^b bis 0 Knospenstadium, 0 Zeitpunkt des Aufblühens. Ordinate: Lebende Zellen in Prozenten der Gesamtzahl

die plasmolysierten violetten und unplasmolysierten entfärbten Zellen ausgezählt und in Prozenten der Gesamtzahl ausgedrückt (Tab. 1). Es zeigte sich, daß in einer Knospe 24 Stunden vor dem Aufblühen noch alle Zellen leben, d. h. violett und plasmolysierbar sind. Sehr interessant ist, daß beim Aufblühen nur mehr 95% der Zellen leben. Die Zahl sinkt am ersten Tag auf 80% lebender Zellen herab, während an der Blüte makroskopisch noch keinerlei Anzeichen des Welkwerdens zu sehen ist. Am zweiten Tag nimmt die Zahl der lebenden Zellen rasch bis zu 55% ab; nun bemerkt man aber auch schon an einigen Stellen der Blüte, besonders an den Rändern des Endlappens ein eigenartig glasig durchscheinendes Aussehen; gerade hier sind die meisten toten Zellen zu finden. Am dritten Tag, während sich die Blüte einrollt, nimmt die Zahl der lebenden Zellen sehr rasch ab. Mittags wurden noch 35% lebender Zellen gefunden, abends nur mehr 3% (Abb. 3a). Diese 3% sind überdies fast ausschließlich die länglichen Zellen an den Hauptnerven und an der Basis der Blütenblätter. In diesem Stadium sind die Nägel der Lippen

schon ziemlich steil aufgerichtet und die Endlappen gänzlich zusammengerollt.

Die unregelmäßig gebuchteten Zellen sterben früher ab als die länglichen Zellen. Wahrscheinlich ist dies darauf zurückzuführen, daß die langgestreckten Zellen die zuletzt angelegten, d. h. die jüngsten und deshalb die widerstandsfähigsten sind. Andererseits ist die Zahl der toten Zellen an den Rändern größer als gegen die Basis zu.

Während dieser Untersuchungen fiel auf, daß die Zellen der älteren Blütenblätter in 0,8 Mol Traubenzucker früher plasmolysiert waren als die der Knospen und jüngeren Blütenblätter. Dies ließ auf Abnahme des osmotischen Wertes oder Erhöhung der Permeabilität für Traubenzucker schließen. Es wurden nun für verschiedene *Iris*-Arten die osmotischen Werte von der Knospe bis zur verwelkten Blüte verfolgt.

Es zeigte sich von der Knospe bis zum Abwelken der Blüte eine deutliche Abnahme der osmotischen Werte. Schon in der Knospe beginnt ungefähr 12 Stunden vor dem Aufbrechen der osmotische Wert abzunehmen und im Augenblick des Aufblühens ist dieser schon deutlich kleiner als er in der Knospe war. Während der ersten beiden Tage nach dem Erblühen nehmen die osmotischen Werte sehr rasch ab und erst am dritten Tag wird die Abnahme etwas geringer. (Die Messung der osmotischen Werte, wie auch später die Bestimmung der Permeabilität wurde wegen der unregelmäßigen Formen der Zellen auf grenzplasmolytische Weise durchgeführt.)

Iris variegata hat z. B. in der Knospe 24 Stunden vor dem Aufblühen einen osmotischen Wert von 0,65 Mol Traubenzucker. Beim Aufblühen ist dieser schon auf 0,58 Mol herabgesunken. Einen Tag nach dem Aufblühen zeigt sie einen Wert von 0,42 Mol, am zweiten Tag schon nur mehr 0,32 Mol, während die Abnahme im Laufe des dritten Tages nur mehr bis 0,28 Mol ging (Abb. 4b, Tab. 2). (Weitere Senkung der Werte konnte nicht eintreten, da keine lebenden Zellen mehr vorhanden waren.)

Tabelle 2. *Iris variegata*

| | Mol Traubenzucker | | | | | | | | | | | |
|-------------------------|-------------------|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|---|
| | 0,2 | 0,25 | 0,3 | 0,35 | 0,4 | 0,45 | 0,5 | 0,55 | 0,6 | 0,65 | 0,7 | |
| Knospe | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Blüte (aufbrech.) | — | — | — | — | — | — | — | — | ± | ± | ± | ± |
| " (1 Tag alt) | — | — | — | — | ± | ± | + | + | + | + | + | + |
| " (2 Tage alt) | — | — | ± | ± | + | + | + | + | + | + | + | + |
| " (3 " ") | — | ± | ± | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Bei den übrigen untersuchten Arten zeigt sich auch ein ähnlicher Verlauf der Abnahme der osmotischen Werte, nur das Absinken in der Knospe ist schon etwas geringer und auch die Unterschiede zwischen

den ersten beiden Tagen sind nicht mehr so stark wie bei *Iris variegata* (Abb. 4a, c).

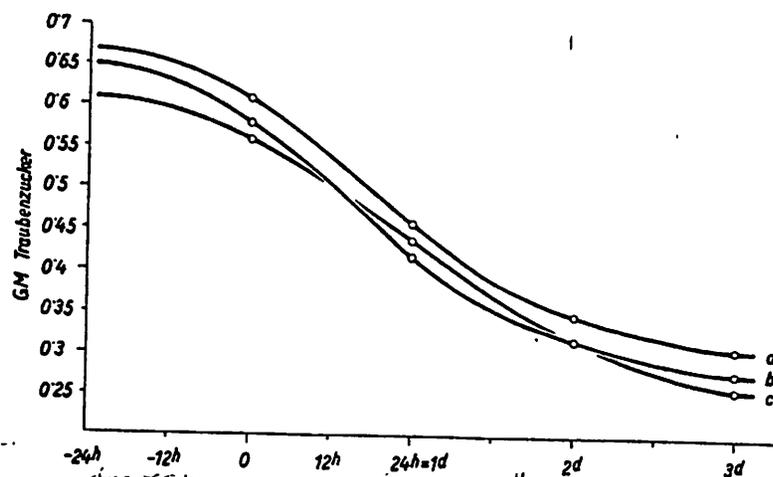


Abb. 4. Absinken der osmotischen Werte bei verfließenden *Iris*-Arten. a) *Iris bohemica*, b) *Iris variegata*, c) *Iris sambucina*. Abszisse: Zeit in Tagen. Ordinate: Osmotische Werte in Grammolekül (GM) Traubenzucker

Auch die osmotischen Werte der unterschiedlichen Zellformen sind verschieden. Die länglichen Zellen zeigen gewöhnlich in allen Altersstufen einen um 0,05 Mol Traubenzucker höheren osmotischen Wert als die gebuchteten. Die Übergangszellen zwischen diesen beiden sind gewöhnlich in ihren osmotischen Werten auch um 0,02 Mol bis 0,03 Mol Traubenzucker höher als die gebuchteten Zellen. Es besteht also ein geringes osmotisches Gefälle von den Rändern des Endlappens zur Mitte und zur Basis.

Für Traubenzucker wurde keine Permeabilitätserhöhung gefunden. Man kann einen mit Traubenzucker plasmolysierten Schnitt einige Tage im Plasmolytikum liegen lassen, ohne daß ein merklicher Rückgang des Plasmolysegrades eintritt. Bei den älteren Blüten tritt eine geringe Schädigung der Zellen auf, es sterben einige während des Versuches ab.

Ganz anders verhält es sich mit Harnstoff. Für diesen tritt eine starke Erhöhung der Permeabilität während des Abwelkens auf. Es sei hier das Ergebnis für eine frische und eine abgewelkte Blüte von *Iris sambucina* angeführt:

Frische Blüte (0,59 Mol Harnstoff): Nach einer Stunde ist Endplasmolyse erreicht. Die Deplasmolyse beginnt zuerst langsam, während der ersten 15 Minuten, um immer rascher fortzuschreiten. Nach ungefähr 45 Minuten sind alle Zellen vollständig deplasmolysiert. 25 bis 30% der Zellen sind im Laufe der Plasmolyse und Deplasmolyse zu-

grunde gegangen, das Plasma koaguliert und der violette Zellsaft ist ausgeflossen.

Welke Blüte (0,33 Mol Harnstoff): Endplasmolyse nach ungefähr 30 Minuten. Die vollständige Deplasmolyse ist schon nach weiteren 15 Minuten erreicht. Die Zahl der geschädigten und toten Zellen beträgt 70 bis 75%. Läßt man den Schnitt weiter in der Lösung, so nimmt die Schädigung rasch zu und nach ungefähr 2 Stunden sind überhaupt keine lebenden Zellen mehr vorhanden.

Tabelle 3. *Iris pallida*
(eingedrungener Harnstoff)

| | Mol Harnstoff | | |
|------------------|---------------|------|------|
| | 5' | 10' | 15' |
| Frische Blüte .. | 0,01 | 0,03 | 0,08 |
| Welke Blüte .. | 0,02 | 0,06 | 0,12 |

Aber nicht nur je älter die Blüte wird, desto höhere Permeabilität zeigt sich, sondern auch in den einzelnen Altersstufen selbst erhöht sich die Harnstoffpermeabilität ziemlich stark (Tab. 3).

Daraus ist wohl leicht zu verstehen, daß Harnstoff sehr stark schädigend auf die Blütenzellen wirkt. In 0,7 Mol Harnstoff sind Knospenzellen nach 15 Stunden alle tot, Zellen von frischen Blüten nach 6 Stunden und Zellen von welken Blüten schon nach 2 Stunden. Legt man Schnitte einer frischen Blüte von *Iris pallida* gleichzeitig in 0,9 Mol Traubenzucker und 1,0 Mol Harnstoff, so zeigt sich, daß nach 5 Stunden in Harnstoff alle Zellen tot sind, während in Traubenzucker noch alle Zellen plasmolysiert und lebend sind.

Wie schon früher erwähnt, wurden im Laufe der Untersuchungen auch *Iris*-Arten gefunden, deren Blumenblätter nicht wie bei *I. germanica* beim Abblühen verfließen und dabei einen Saft abtropfen lassen, sondern deren Blumenblätter sich einrollen und vertrocknen.

Bei den zellphysiologischen Untersuchungen ergaben sich aber keinerlei grundlegende Unterschiede zwischen beiden Gruppen. Man findet, genau wie bei den Arten der ersten Gruppe, ein Absinken der osmotischen Werte von der Knospe bis zur verwelkten Blüte, keine Permeabilität für Traubenzucker und auch erhöhte Harnstoffpermeabilität im Laufe des Abwelkens. In einem unterscheiden sie sich aber wesentlich von den ersteren Arten. Sie zeigen nämlich eigenartige Inhaltskörper, die oft farbstoffführend sind. Auf diese will ich später genauer eingehen, während im nachfolgenden nun einige zellphysiologische Ergebnisse an Arten dieser zweiten Gruppe beschrieben werden sollen.

Die Abnahme des osmotischen Wertes nimmt ungefähr denselben Verlauf wie bei der ersten Gruppe. Erstes Absinken schon in der Knospe, aber nicht so stark wie bei den verfließenden Formen. Dann rasche Abnahme während der ersten beiden Tage und langsamere während des dritten Tages. *Iris Monnieri* zeigt in der Knospe 24 Stunden vor dem

Aufblühen einen osmotischen Wert von 0,56 Mol Traubenzucker. Während des Aufblühens ist der Wert 0,52 Mol, im Laufe des ersten Tages sinkt er auf 0,42 Mol, am zweiten Tag auf 0,32 Mol und am dritten bis auf 0,27 Mol Traubenzucker. Es konnte auch noch zu Mittag des vierten Tages ein Wert gemessen werden und dieser betrug 0,26 Mol Traubenzucker (Abb. 5c, Tab. 4).

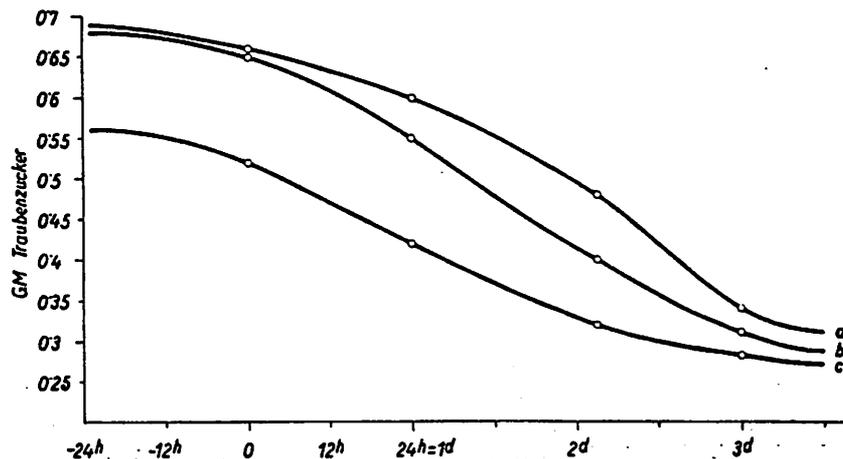


Abb. 5. Absinken der osmotischen Werte bei vertrocknenden *Iris*-Arten. a *Iris nepalensis*, b *Iris notha*, c *Iris Monnieri*

Tabelle 4. *Iris Monnieri*

| | Mol Traubenzucker | | | | | | | | | |
|------------------------|-------------------|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|
| | 0,2 | 0,25 | 0,3 | 0,35 | 0,4 | 0,45 | 0,5 | 0,55 | 0,6 | 0,65 |
| Knospe | — | — | — | — | — | — | — | ± | + | + |
| Blüte (aufbrechend) .. | — | — | — | — | ± | ± | ± | ± | + | + |
| „ (1 Tag alt)..... | — | — | — | — | ± | ± | ± | ± | + | + |
| „ (2 Tage alt)..... | — | — | ± | ± | + | + | + | + | + | + |
| „ (3 „ „)..... | — | ± | ± | ± | + | + | + | + | + | + |
| „ (4 „ „)..... | — | ± | ± | ± | + | + | + | + | + | + |

Für *Iris notha* und *I. nepalensis* wurden ebenfalls die osmotischen Werte gemessen. Bei beiden Arten zeigen die Knospenzellen einen bedeutend höheren osmotischen Wert als bei *I. Monnieri* (nämlich *I. notha*: 0,68 Mol und *I. nepalensis*: 0,69 Mol Traubenzucker). Auch das Absinken bis zum Aufbrechen der Blüte ist geringer. Die weitere Abnahme erfolgt für *I. notha* im Laufe des zweiten Tages am schnellsten (0,15 Mol), während die Werte am ersten (0,1 Mol) und am dritten Tag (0,09 Mol) langsamer zurückgehen (Abb. 5b). *I. nepalensis* zeigt einen ganz anderen Verlauf. Die Abnahme ist am ersten Tag am schwächsten, sie beträgt nur 0,06 Mol,

am zweiten schon bedeutend stärker (0,12 Mol) und am dritten Tag zeigt sich ein Absinken um 0,14 Mol Traubenzucker (Abb. 5a).

Harnstoff wirkt genau so wie bei der ersten Gruppe schädigend und permeabilitätserhöhend. Die Schädigung ist aber nicht so stark wie bei den verfließenden Formen. Nach 10 Stunden waren bei frischen Blüten von *Iris Monnieri* nur 20%, bei *I. notha* 40% der Zellen tot, während in derselben Zeit bei *I. sambucina* (verfließende Art) keine lebenden Zellen mehr zu sehen waren. Die Permeabilität scheint hier aber etwas stärker erhöht zu sein (Tab. 5).

Tabelle 5. *Iris Monnieri*

| | Plasmolyse | Deplasmolyse |
|-------------------|------------|---------------|
| | nach | nach weiteren |
| Knospe | 40' | 30' |
| Blüte (frisch) .. | 25' | 15' |
| „ (welk) .. | 10' | 5' |

Schließlich wurden noch die schon früher erwähnten, bei diesen Arten so zahlreich vorkommenden Inhaltkörper der Epidermiszellen an *Iris*

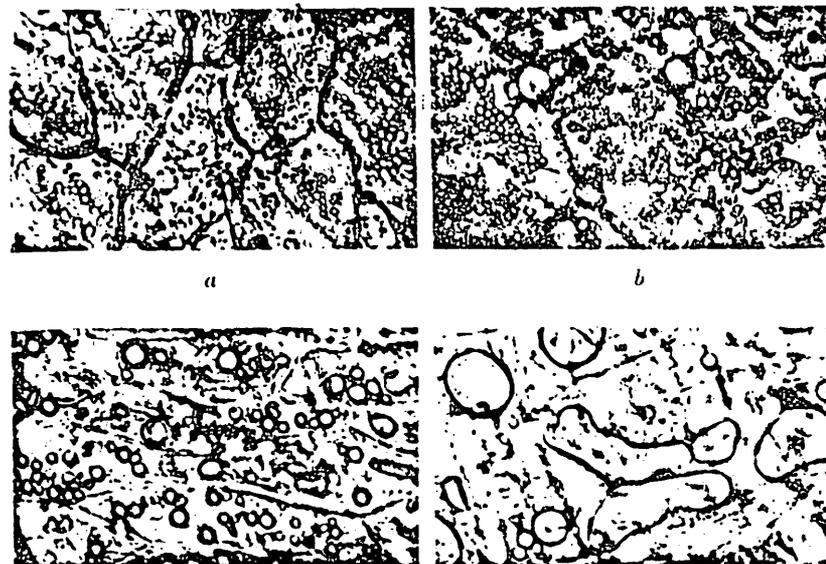


Abb. 6. Inhaltkörper der Zellen von *Iris Monnieri* und *Iris nepalensis*. a Knospenzellen, b frische Blütenzellen (1. Tag), c halbwelke Blütenzellen (2. Tag), d tote Blütenzellen (3. Tag).

Monnieri und *I. nepalensis* genauer untersucht. Während sie bei *I. Monnieri* gelbe Farbe zeigen, — die Blüten dieser Art sind gelb —, waren sie

bei *I. nepalensis* farblos, — die Blüten dieser Art sind farblos. In den verschiedenen Altersstufen zeigten sich ganz unterschiedliche Bilder dieser Inhaltskörper. In den Knospenzellen sind diese Gebilde sehr zahlreich vorhanden und füllen die ganze Zelle aus. Sie sind klein, von eckiger bis runder Gestalt und wenig stark lichtbrechend (Abb. 6a). In den jüngeren Blütenzellen schließen sie sich zu größeren Einheiten zusammen, indem sich die einzelnen Körnchen aneinander abplatteten (Abb. 6b). Im Laufe des zweiten Tages sind alle Gebilde kugelig geworden und sehr stark lichtbrechend. Die früher beschriebenen zusammengesetzten Einheiten wurden zu großen und die Einzelgebilde zu kleineren Kugeln (Abb. 6c).

Legt man alle die bis jetzt beschriebenen Zellen in ein Plasmolytikum, so lassen diese sich plasmolysieren. Betrachtet man Schnitte einer abgewelkten Blüte, so sind die stark lichtbrechenden Inhaltskörper eigenartig verändert. Sie haben ihre kugelige Gestalt verloren und zeigen unregelmäßig verflossene Formen, die bisweilen sogar pseudopodienartige Anhänge besitzen können. Versucht man solche Zellen zu plasmolysieren, so gelingt dies nicht mehr (Abb. 6d). Es dürfte sich bei diesem Verfließen offenbar um eine postmortale Erscheinung handeln.

Es wurde nun an Schnitten verschieden alter Blumenblätter von *Iris Monnieri* und *I. nepalensis* das mikrochemische Verhalten jener Gebilde untersucht:

Sudan III und Scharlachrot: Alle Inhaltskörper deutlich rot gefärbt. Alkohol: Inhaltskörper bis auf ganz geringe korrodierte Reste vollständig aufgelöst.

Konz. Essigsäure: Inhaltskörper bis auf geringe Reste aufgelöst.

Chloroform: Inhaltskörper bis auf geringe Reste aufgelöst; in jungen Blüten noch einige vollständig erhalten.

Anilin: Inhaltskörper restlos aufgelöst.

Aceton: Geringe Reste von Inhaltskörpern noch vorhanden.

Pyridin: Korrodierte Reste von Inhaltskörpern noch vorhanden.

Petroläther: Inhaltskörper zum Großteil noch vorhanden, meist zu größeren Kugeln zusammengefloßen; in jungen Blüten noch viele kleine Kügelchen.

Benzol: Inhaltskörper noch sehr zahlreich vorhanden.

Äther: Inhaltskörper nur noch in jungen Blüten in größerer Anzahl vorhanden.

Xylol: Inhaltskörper vorhanden, besonders in jungen Blüten zu größeren kugeligen oder formlosen Gebilden zusammengefloßen.

Glyzerin: In jungen Blüten zahlreiche kleine kugelige oder größere unregelmäßige Inhaltskörper; in den älteren Blüten große, unregelmäßige, fädige Auswüchse bildende Inhaltskörper. Kurzes Aufkochen mit Glyzerin ruft keine Änderungen hervor, nur sind dann in den jungen Blüten die kleinen Kügelchen oft zu Ketten aneinandergereiht.

Alkoholische Brillant-Cresylblaulösung: Nach ungefähr 20' haben in den Randzonen 5—10% der kleinen Kügelchen die Farbe gespeichert. Die großen Kugeln und unregelmäßigen Gebilde speichern auch nach längerer Einwirkungszeit der Lösung die Farbe nicht.

Mit Jodjodkali geben diese Inhaltskörper eine gelbe bis gelbbraune Farbe; setzt man nun konz. Schwefelsäure dazu, so wird diese Farbe rasch rotbraun. (Die gelbgefärbten Inhaltskörper von *Iris Monnieri* geben mit Jodjodkali eine tief saftgrüne Färbung; bei Zusatz von konz. Schwefelsäure wird diese dunkelrotbraun.)

Führt man den Versuch mit Digitoninlösung aus, wie ihn BRUNSWIK (1922) beschreibt, so zeigen sich genau die gleichen nadelförmigen Kristalle in scheibenförmiger Anordnung wie er sie beobachtet hat.

Die *Gladiolus*-Blüte und ihr Abblühvorgang

Um die eigenartigen, beim Verblühen von *Iris* beobachteten Erscheinungen stärker hervorzuheben, wurde noch ein anderes Objekt aus der näheren Verwandtschaft, aber mit normalerem und länger andauerndem Abblühprozeß, untersucht. Als Versuchspflanze wurde *Gladiolus gandarensis hybridus* hort. verwendet.

Die sechs Blütenblätter von *Gladiolus* bilden in ihrem unteren Teil eine enge Perigonröhre, die dann in einen trichterförmigen oberen Teil übergeht. An der Übergangsstelle ist die Büte ziemlich stark gebogen, so daß die drei unteren Perigonblätter, die zu einer Art Labellum ausgebildet sind (BUXBAUM), fast horizontal stehen und dadurch der ganzen Blüte ein zygomorphes Aussehen geben. Diese drei unteren Perigonabschnitte sind auch etwas länger und schmaler als die übrigen und besitzen ein dunkler gefärbtes Saftmal, das ungefähr die Mitte jedes Blütenblattes einnimmt und von einem gelben Saum umgeben ist. Das diesen Abschnitten gegenüberliegende Blütenblatt ist gaumenartig gewölbt, größer als alle übrigen Perigonabschnitte und zu einer Art Oberlippe umgestaltet (BUXBAUM). Die beiden seitlichen Blütenblätter haben mittlere Größe. Alle Perigonabschnitte sind stumpf verkehrt eiförmig, ihre Ränder greifen übereinander und ihre freien Enden sind etwas rückgeschlagen. Der Griffel ist lang, gebogen und teilt sich am Ende in drei kurze, lappenförmige Narbenäste. Die drei Staubblätter liegen dicht nebeneinander unter dem Griffel knapp unterhalb der Oberlippe. An *Gladiolus* lassen sich zwei verschiedene Blütendiagramme aufstellen je nach der Verteilung der inneren und äußeren Perigonabschnitte auf die einzelnen Blütenteile.

Der Abblühvorgang bei *Gladiolus* ist viel langsamer als bei *Iris*. Erst ungefähr am fünften Tag nach dem Aufblühen zeigen sich die ersten Zeichen des Welkwerdens. Die drei untersten Perigonabschnitte verlieren ihre Rückkrümmung, werden schlaff und klappen gegen die noch turgeszenten Seitenblätter und Oberlippe. Das Welken beginnt immer von den Rändern her. Am nächsten Tag zeigen auch schon die Seitenblätter Verlust der Rückkrümmung und Schlaffwerden, während die Oberlippe noch verhältnismäßig stark turgeszent ist. Am siebenten Tag sind schon alle Blütenblätter schlaff, zusammengeklappt, und die ganze

Blüte ist überhängend geworden. Ein vollständiges Einrollen der ganzen Blütenblätter wie bei *Iris* wurde nicht beobachtet, sondern nur die Ränder zeigen eine ganz schwache Einrollung. Diese Stellen sind auch meist schon vertrocknet. Die ganze Blüte macht einen verrunzelten Eindruck. Am achten Tage ist die welke Blüte oft schon so stark überhängend, daß ihre Spitze unter der Höhe der Basis liegt. Der Vertrocknungsprozeß schreitet nun rasch von der Spitze zur Basis vor. Beim Berühren rascheln die Blütenblätter an den Enden schon, während sie sich am Grunde noch etwas feucht anfühlen. Am neunten bis zehnten Tag ist die Blüte meist schon strohtrocken. Diese trockenen Blüten sind aber nicht farblos, sondern zeigen besonders an der Spitze eine lebhaft rote Färbung. Während des ganzen Abblühvorgangs wurde keinerlei Austritt, weder eines gefärbten noch eines ungefärbten Saftes beobachtet.

Der anatomische Bau der *Gladiolus*-Blütenblätter stimmt im wesentlichen mit dem der *Iris*-Blütenblätter überein. Wir finden wieder die gebuchteten, die länglichen und die Übergangszellen; desgleichen erscheint auch das Anthocyan genau so homogen im Zellsaft verteilt, nur war es bei den untersuchten *Gladiolus*-Blüten stets von roter Farbe. Ein Querschnitt durch ein Blütenblatt zeigt gleichfalls die oberen und die unteren Epidermiszellen mit verschiedenen großen Papillen ausgestattet und zwischen beiden ein mehrschichtiges Mesophyll. Der gefärbte Zellsaft ist nur in den Epidermiszellen vorhanden. Inhaltkörper wie bei einigen *Iris*-Arten konnten an *Gladiolus* nicht beobachtet werden.

Zellphysiologische und zytologische Untersuchungen

Als erstes wurde nun auf die gleiche Weise wie bei *Iris* die perzentuelle Zunahme der toten Zellen während des Verblühens untersucht. Es ergaben sich dabei etliche Unterschiede gegenüber *Iris*. Bei *Gladiolus* sind beim Aufblühen nur ganz wenige Zellen tot (Abb. 3b, Tab. 6). Weiter nimmt die Zahl der toten Zellen nur ganz langsam zu. Am ersten Tag nach dem Aufblühen wurden 2% toter Zellen gezählt und die folgenden Tage zeigten, wie aus der Kurve ersichtlich ist, 4% bzw. 7% und 11%. Wenn sich die ersten Zeichen des Welkwerdens an der Blüte zeigen, also am fünften Tag, sind erst ungefähr 17% der Zellen abgestorben und diese hauptsächlich an den Rändern, denn bei *Gladiolus* treten genau wie bei *Iris* auch hier die ersten toten Zellen auf. Nun beginnt mit dem Fortschreiten des Welkprozesses auch die Zahl der toten Zellen rascher zuzunehmen. Am sechsten Tag sind 28%, am siebenten 45%, am achten 70% der Zellen tot. Die letzte, am Abend des neunten Tages vorgenommene Messung ergab noch ungefähr 6% lebender Zellen. Am zehnten Tag wurde keine lebende Zelle mehr gefunden; zu diesem Zeitpunkt ist die Blüte schon gänzlich vertrocknet.

Tabelle 6

| | Plasmolysierte gefärbte Zellen | Unplasmolysierte entfärbte Zellen | Summe der gezählten Zellen |
|---------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|
| Knospe | 234 | 1 | 235 |
| Blüte (aufbrechend) | 238 | 2 | 240 |
| „ (1 Tag alt) | 237 | 5 | 242 |
| „ (2 Tage alt) | 231 | 9 | 240 |
| „ (3 „ „) | 221 | 17 | 238 |
| „ (4 „ „) | 216 | 27 | 243 |
| „ (5 „ „) | 200 | 42 | 242 |
| „ (6 „ „) | 173 | 67 | 240 |
| „ (7 „ „) | 142 | 99 | 241 |
| „ (8 „ „) | 72 | 166 | 238 |
| „ (9. Tag abends) | 13 | 226 | 239 |

Diese langsame Sterblichkeit der Zellen, die sich auch auf einen bedeutend längeren Zeitraum ausdehnt, bedingt ein anderes Verhalten des Zellsaftes bei *Gladiolus* als bei *Iris*. Er infiltriert die Interzellularen, wenn überhaupt, nicht in so starkem Maße und tropft daher auch nicht ab. Nach Absterben des Plasmas und Freiwerden des anthocyanhaltigen Zellsaftes scheint eine Eindickung desselben infolge Verdunstung vor sich zu gehen. Dieser eingedickte rote Zellsaft lagert sich nun in den Papillen der Epidermiszellen ab und verleiht dadurch auch noch der trockenen Blüte ein färbiges Aussehen.

Folgende Versuche veranlaßten obige Annahme: Schnitte rot gefärbter Teile einer trockenen Blüte wurden mit Paraffinöl und destilliertem Wasser infiltriert. In den mit Paraffinöl infiltrierten Schnitten zeigte sich, sowohl in Aufsicht als auch in Seitenansicht, in den Epidermispapillen ein intensivrotes Gebilde, das dieselben vollständig erfüllte. In den mit Wasser infiltrierten Schnitten konnten zwar die gleichen Gebilde beobachtet werden, doch wurden diese bald langsam farbloser und verschwanden schließlich vollständig. Nach einiger Zeit konnte in keiner Zelle mehr ein derartiges Gebilde gesehen werden, dafür waren aber das Wasser und der darin befindliche Schnitt leicht rosa gefärbt. Diese roten Gebilde — der eingedickte Zellsaft — haben sich wieder verflüssigt, was sie natürlich nur in Wasser, nicht aber in Paraffinöl konnten, und waren so imstande, aus den Zellen auszutreten. Weiters wurden Schnitte untersucht, deren Zellen zum Teil schon tot waren, während die anderen noch lebten. Diese Schnitte wurden nun mit destilliertem Wasser, Paraffinöl und Glycerin infiltriert.

In den mit Wasser infiltrierten Schnitten waren die toten Zellen bald farblos, infolge Auflösung der Zellsaftballen, während die lebenden Zellen homogen gefärbt erschienen. Die Paraffinölschnitte zeigten in den Papillen der toten Zellen die schon früher erwähnten intensivroten Zellsaftgebilde,

während die lebenden Zellen zur Gänze, aber etwas schwächer, rot gefärbt waren. In den mit Glycerin infiltrierten Schnitten wurden, wie in Paraffinöl, dieselben roten Gebilde an der Papillenstelle der toten Zelle gefunden, während die lebenden Zellen Konkav- bis Krampfpasmolyse aufwiesen. Die Beobachtung der toten Epidermiszellen samt Papillen in Seitenansicht zeigte desgleichen deutlich die Auflösung der roten Zellsaftballen im Wasser, während sie in Paraffinöl und Glycerin unverändert erhalten blieben und die Papille vollständig erfüllten. Die lebenden Zellen dagegen zeigten in Wasser und Paraffinöl eine vollständige Erfüllung der Epidermiszelle samt Papille mit rotem Zellsaft, während in Glycerin auch in der Seitenansicht die verschiedensten Plasmaabhebungen und Plasmolyseformen bis zur Konvexplasmolyse verfolgt werden konnten. Man kann daher wohl annehmen, daß es sich bei diesen roten Ballen in den Papillen

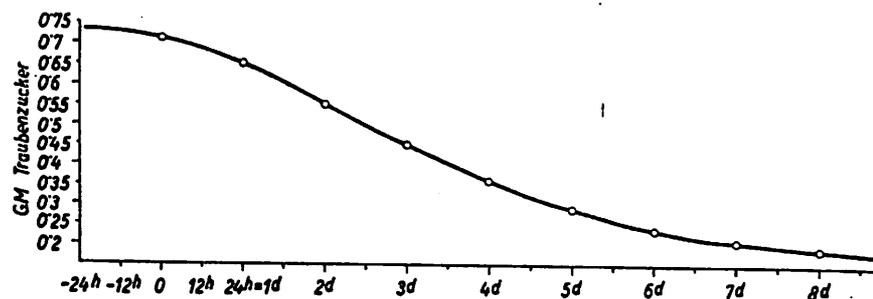


Abb. 7. Absinken der osmotischen Werte bei *Gladiolus gandavensis hybridus*

der toten Zellen um tote unplasmolysierbare Gebilde handelt; sie sind höchstwahrscheinlich aus dem anthocyanhaltigen Zellsaft durch Verdunstung entstanden.

Die Untersuchungen der osmotischen Werte bei *Gladiolus* ergaben genau so wie bei *Iris* ein Absinken derselben im Laufe des Verblühens (Abb. 7). Der Wertverlust beim Aufblühen ist nur sehr gering und beträgt 0,02 Mol Traubenzucker. Durch Vergleich der Sterblichkeitskurve (Abb. 3 b) mit der osmotischen Wertkurve (Abb. 7) ergibt sich die interessante Tatsache, daß der Verlauf beider Kurven nicht gleichsinnig ist. In den ersten fünf Tagen, während die Zellen nur langsam absterben, sinken die osmotischen Werte sehr rasch von 0,71 Mol bis auf 0,29 Mol Traubenzucker. In den folgenden Tagen, wenn die Zahl der toten Zellen sehr rasch zunimmt, ist nur eine geringe weitere Abnahme der osmotischen Werte von 0,29 Mol auf 0,18 Mol Traubenzucker zu vermerken. Die rascheste Abnahme zeigt sich zwischen dem ersten und dem vierten Tag, wo die Werte täglich um 0,1 Mol Traubenzucker sinken. Der erste Tag selbst zeigt eine Abnahme von 0,06 Mol und der vierte um 0,09 Mol Traubenzucker. Am fünften Tag nimmt der osmotische Wert um 0,07 Mol, am sechs-

ten um 0,03 Mol, am siebenten um 0,02 Mol und am achten Tag um 0,01 Mol Traubenzucker ab.

Im Laufe dieser zellphysiologischen Untersuchungen konnten verschiedene interessante cytologische Beobachtungen gemacht werden, die nun im nachfolgenden kurz erwähnt werden sollen. Infiltriert man Schnitte älterer Blütenblätter mit destilliertem Wasser oder mit Leitungswasser, so zeigt ein Großteil der Zellen nach wenigen Minuten schon Spontankontraktion der Vakuolen; derartiges konnte dagegen an jungen Blüten nicht beobachtet werden. Es dürfte sich daher hier wie bei den Versuchen WEBERS (1930) an *Thea japonica* um eine „Alterserscheinung“ der Blütenzellen handeln. Auch in Paraffinöl wurde diese spontane Vakuolenkontraktion beobachtet, so daß sie also schon in der Zelle vorhanden war und nicht erst durch das Wasser ausgelöst wurde wie in den *Ligustrum*-Versuchen von HENNER (1934). Dieser gibt auch bei *Ligustrum* einen bedeutend niedrigeren osmotischen Wert der Zellen mit Vakuolenkontraktion an. Zusammenfassend sagt er: „Der Vorgang der Spontankontraktion ist also hier verbunden mit einer bedeutenden Senkung des osmotischen Werts“. Diese Tatsache bestätigt nun auch HARTMAIR (1937) in einer Mitteilung über Vakuolenkontraktion bei *Allium*. Da nun auch bei den alten Blüten von *Gladiolus* der osmotische Wert gegenüber den frischen Blüten sehr stark vermindert ist (s. Abb. 7), so hängt dieses Absinken vielleicht mit dem Auftreten der spontanen Vakuolenkontraktion bei den älteren Blüten irgendwie zusammen. HENNER konnte bei seinen Untersuchungen an verschiedenen Blütenblattzellen zwei Typen der Kontraktion, nämlich eine „schwache“ und eine „starke“ Vakuolenkontraktion unterscheiden. An *Gladiolus* gelang es nun, oft sogar in einem Schnitt, beide Typen zu beobachten. Vom zweiten Typus waren nur immer ganz wenige Zellen vorhanden, aber nicht nur stets in der Nähe des Wundrandes, sondern meist sogar in der Mitte des Schnittes; doch gewöhnlich schienen die umgebenden Zellen irgendwie geschädigt oder waren sogar tot. Diese stark kontrahierten Zellen sterben nach einiger Zeit ab. Vom ersten Typus waren gewöhnlich die Hälfte der Zellen. Bei diesen wurde kein Absterben während längerer Zeit beobachtet. Es dürfte sich daher bei dieser „schwachen“ Kontraktion wie bei *Thea japonica* um eine physiologische „Alterserscheinung“ der Blütenblätter handeln, während die „starke“ als eine „prämortale“ Erscheinung aufzufassen wäre.

In den mit Wasser infiltrierten Schnitten von ungefähr zwei bis drei Tage alten Blüten von *Gladiolus* wurden in den Buchten der Zellen häufig Vakuolen beobachtet, die den Anschein erwecken, als ob in den Zellen eine konkave Vakuolenkontraktion vorhanden sei. Diese Vakuolen können verschieden groß sein und in größerer oder kleinerer Menge in einer Zelle vorkommen. Sie sind meist optisch leer bis auf Tröpfchen und Körnchen,

die sich immer in lebhafter BROWNSCHER Molekularbewegung (im folgenden kurz „B. M. B.“) befinden. Diese Tröpfchen und Körnchen sind oft so groß, daß drei bis vier eine ganze Vakuole ausfüllen und einander bei ihrer B. M. B. hindern; andererseits können sich die ganz kleinen Körnchen wieder zu größeren Aggregaten zusammenschließen. In Knospen- und ganz jungen Blütenzellen konnten sie nicht entdeckt werden. Zuerst finden sie sich nur in wenigen Zellen, treten in geringer Anzahl auf und sind verhältnismäßig klein. Je älter die Blüte aber wird, desto häufiger treten sie auf und desto größer werden sie; sie können sogar so groß werden, daß eine solche Vakuole fast ein Drittel der ganzen Zelle einnimmt.

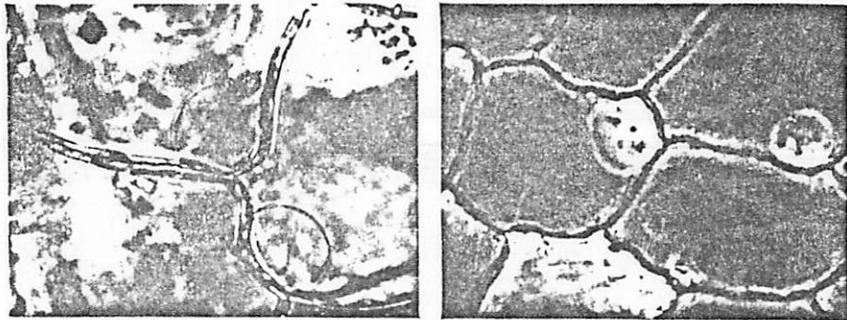


Abb. 8. *Gladiolus gandavensis hybridus*. Blütenzellen mit „Cytoplasmavakuolen“. *a* in doppelt destillierten Wasser, *b* in Neutralrot (1:1000), Cytoplasmavakuolen ungefärbt

Gewöhnlich befinden sich aber in jeder Zelle ein bis zwei größere und mehrere kleinere Vakuolen (Abb. 8a).

SCHARINGER (1936) beschreibt solch ähnliche Gebilde an *Delphinium cultorum* Voss und bezeichnet sie als „intravakuoläre Cytoplasmakugeln“; die darin in B. M. B. suspendierten Tröpfchen sind nach seinen Untersuchungen lipoide Öltröpfchen. Gleichartige Versuche zeigten, daß die bei *Gladiolus* gefundenen Vakuolen nicht identisch sind mit den von SCHARINGER beschriebenen „Cytoplasmakugeln“. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot (1:1000) und Methylenblau (1:10000) bleiben diese Vakuolen samt den darin in B. M. B. befindlichen Tröpfchen und Körnchen ungefärbt, während der Zellsaft deutlich die Farbstoffe speichert (Abb. 8b), genau wie bei *Delphinium cultorum* Voss. Es sind demnach auch keine Zellsaftvakuolen, sondern „Cytoplasmavakuolen“. Die Tröpfchen, Körnchen und Aggregate dagegen färben sich weder mit Sudan III noch mit Scharlachrot und sind auch in Alkohol nicht löslich. Es sind daher keine lipoiden Öltröpfchen, sondern „Mikrosomen“, deren chemische Natur fraglich

bleibt. Um die Lage dieser „Cytoplasmavakuolen“ in der Zelle festzustellen, wurden die Blütenblattschnitte mit 1,0 Mol Traubenzucker plasmolysiert. Nach einer Stunde zeigen alle lebenden Zellen kugelige plasmolysierte Protoplasten (Abb. 9); diese „Cytoplasmavakuolen“ liegen nun in der auf dem „Tonoplasten“ aufsitzenden Plasmahaube und sind daher nicht „intravakuolär“ wie die „Cytoplasmakugeln“ bei *Delphinium cultorum* Voss.

Bei den Vitalfärbungsversuchen mit Methylenblau wurden in den Schnitten nach längerer Einwirkungsdauer des Farbstoffes im Mesophyll intensiv blau gefärbte, langgestreckte und anders als die umgebenden Zellen gestaltete Idioblasten beobachtet. Die übrigen Zellen der Epidermis und des Mesophylls waren dann schon abgestorben und farblos. In Knospen- und ganz jungen Blütenzellen konnten keine solche Idioblasten beobachtet werden.

Mit zunehmendem Alter der Blüte wird auch die Zahl und Größe dieser Idioblasten bedeutend größer. Da die Vermutung vorlag, es könnte sich um Gerbstoffidioblasten handeln, wurden dementsprechende mikrochemische Untersuchungen (MOLISCH 1923) vorgenommen, die folgende Ergebnisse aufwiesen:

Methylenblau (1:10000): 20 Minuten nach der Infiltration beginnt die Blaufärbung der Idioblasten sichtbar zu werden; sie wird immer deutlicher, während die umgebenden Zellen ungefärbt bleiben.

1% Coffeinelösung: 5 Minuten nach der Infiltration zeigt sich nur in den Idioblasten ein feinkörniger Niederschlag, der immer größer und dichter wird, bis die ganze Idioblastenzelle von einem grauen, dichten, einheitlich körnigen Niederschlag erfüllt ist.

Konz. KCr_2O_7 : 10 Minuten nach der Infiltration bildet sich ein dichter, dunkelbrauner, körniger Niederschlag.

2n $FeCl_3$: 15 Minuten nach der Infiltration erscheinen die Idioblasten hellgelb gefärbt, während ihre Umgebung fast farblos ist; bald aber bildet sich ein lockerer, bräunlichgrüner, körniger Niederschlag.

Diese *Gladiolus*-Idioblasten dürften demnach wirklich Gerbstoffidioblasten sein, die ja in Blütenblättern häufig zu finden sind (MOLISCH).

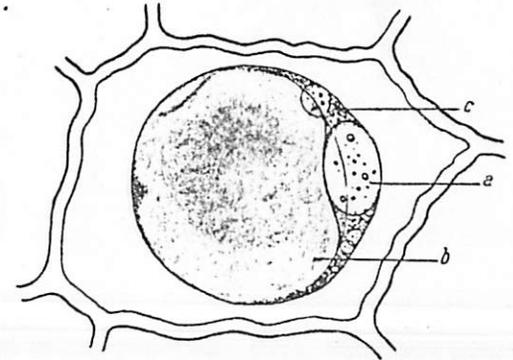


Abb. 9. *Gladiolus gandavensis hybridus*. Blütenzelle mit 1,0 Mol Traubenzucker plasmolysiert. *a* „Cytoplasmavakuole“ mit „Mikrosomen“ in BROWNSCHER Molekularbewegung, *b* Zellsaftvakuole, *c* Plasma

Zusammenfassung

Die untersuchten *Iris*-Arten zeigen zwei verschiedene Abblühformen. Bei der einen Gruppe werden die Blumenblätter glasig durchscheinend infolge Infiltration der Interzellularen mit Zellsaft; dann rollen sie sich von den Rändern gegen die Mitte und Basis zu ein und lassen schließlich einen violetten Saft abtropfen. Die zweite Gruppe zeigt kein Durchscheinendwerden der Blumenblätter und keinen Saftaustritt; diese rollen sich nur korkzieherartig ein und vertrocknen schließlich.

Trotz der Verschiedenheit im Abblühen zeigen sich im zellphysiologischen Verhalten wesentliche Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen.

Das Absterben der Zellen tritt schon vor dem Aufblühen auf und nimmt im Verlaufe des Abwelkens rasch zu; insbesondere am dritten Tag gehen mehr als die Hälfte der Zellen zugrunde, und dies ist wohl auch der Grund für den raschen Verlauf des Abblühprozesses bei *Iris*.

Die osmotischen Werte zeigen eine charakteristische Abnahme von der Knospe bis zur verwelkten Blüte. Schon in der Knospe ist ein Absinken zu beobachten, das bei den Arten mit verfließenden Blütenblättern stärker ist als bei den anderen. Nun erfolgt gewöhnlich eine rasche Abnahme der osmotischen Werte im Laufe der ersten beiden Tage, während sie am dritten Tag bedeutend langsamer ist. Eine Ausnahme bildet *Iris nepalensis*, bei der langsame Abnahme der osmotischen Werte am ersten und schnellere am zweiten und dritten Tag beobachtet wurde.

Je älter die Blüte wird, desto höher ist die Harnstoffpermeabilität des Plasmas ihrer Zellen; aber auch für die einzelnen Altersstufen zeigt sich im Laufe der Versuche eine pathologische Erhöhung der Permeabilität für Harnstoff, die bei älteren Blüten größer ist als bei jungen. Harnstoff wirkt desgleichen sehr schädigend auf die Zellen, besonders bei den Arten der ersten Gruppe; je älter die Blüte, desto größer die Schädigung.

Die *Iris*-Arten mit nicht verfließenden Blütenblättern zeigen eigenartige Inhaltkörper, die entweder farblos oder farbstoffführend sind, stark lichtbrechend werden und in toten Zellen unregelmäßig zerflossene Formen annehmen.

Gladiolus zeigt eine länger dauernde Abblühfolge als *Iris*. Dabei verfließen und rollen sich die Blütenblätter nicht ein, sondern vertrocknen nur; sie verlieren aber auch nicht vollständig ihre Färbung. Dies ist dadurch bedingt, daß der Zellsaft nicht zur Gänze aus den Zellen austritt, sondern während des Vertrocknens sich in den Epidermispapillen ablagert.

Beim Aufblühen sind nur ganz wenige Zellen tot. Die Zahl der toten Zellen nimmt nur langsam zu und beschleunigt sich erst gegen Ende des Abblühprozesses.

Die osmotischen Werte zeigen wie bei *Iris* ein Absinken von der Knospe zur welken Blüte. Der Wertverlust in der Knospe ist nur sehr gering.

Die Zellen alter Blütenblätter zeigen bei *Gladiolus* eine „schwache“ und eine „starke“ Spontankontraktion der Vakuolen. Bei ersterer scheint es sich um eine wirkliche physiologische „Alterserscheinung“ der Blütenzellen zu handeln, während letztere als „prämortale“ Erscheinung gedeutet wurde. In Knospen- und jungen Blütenzellen wurde keine solche Spontankontraktion der Vakuolen beobachtet; diese dürfte daher wahrscheinlich irgendwie mit dem Absinken der osmotischen Werte in alten Blütenzellen zusammenhängen.

In den Epidermiszellen der *Gladiolus*-Blüte finden sich zahlreiche „Cytoplasmavakuolen“, die verschieden große in Brownscher Molekularbewegung befindliche „Mikrosomen“ enthalten. Je älter die Blüte, desto häufiger treten sie auf und desto größer werden ihre Ausmaße.

Im Mesophyll älterer *Gladiolus*-Blüten wurden Gerbstoffidioblasten beobachtet, die in jungen Blüten nicht zu finden waren.

Am meisten Interesse dürfte das Verfließen der *Iris*-Blüte beim Abblühen erwecken; daher sei noch einiges über diesen Abblühvorgang gesagt. Die Blütenblattzellen der *Iris*-Blüte sind wenig widerstandsfähig und sterben leicht und schnell ab; ihr Plasma geht nämlich bald zugrunde, denn es ist, sozusagen, von vornherein auf Kurzlebigkeit berechnet. Es ist daher auch selbstverständlich, daß sich insbesondere die Permeationseigenschaften in wenigen Tagen ändern werden. Der Tonoplast ist meist noch etwas widerstandsfähiger. Stirbt dieser aber auch ab, so tritt der anthocyanhaltige Zellsaft aus, der durch den intakten Tonoplasten nicht permeieren konnte, und infiltriert die Interzellularen. Dies verleiht den Blütenblättern das glasig durchscheinende Aussehen, solange noch wenig Zellen absterben und daher nicht allzuviel Zellsaft austritt. Die Zellen setzen aber gleichzeitig auch ihre osmotischen Werte herab und verlieren ihren Turgor, was wieder die Einrollung der Perianthblätter bedingt. Diese findet von den Rändern her statt, weil hier nämlich zuerst die Zellen absterben; ein geringes osmotisches Gefälle besteht gegen die Mitte und Basis der Blütenblätter zu.

Im letzten Abschnitt des Verblühens tritt ein Massensterben von Zellen auf — im Laufe eines Tages stirbt mehr als die Hälfte der Zellen ab — und große Mengen von Zellsaft werden dadurch frei. Da dieser nun aber nicht zur Gänze von den Interzellularen aufgenommen werden kann, so ist die Folge davon ein „Zerfließen“ der Blumenblätter und desgleichen auch ein Abtropfen der überschüssigen Zellsaftflüssigkeit.

Schriftenverzeichnis

- NR
- Brunswik, H., 1922: Der mikrochemische Nachweis der Phytosterine und von Cholesterin als Digitoninsteride. Ztschr. wiss. Mikroskopie, 39, 316.
- Buxbaum, F., 1934: *Iridaceae*. In: KIRCHNER, LOEW u. SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, 3. Abt., S. 820. Stuttgart.
- Chambers, R. u. Höfler, K., 1931: Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa*. Protoplasma, 12, 338.
- Diels, L., 1930: *Iridaceae*. In: ENGLER, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., 15a.
- Fitting, H., 1915: Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. wiss. Bot., 56, 1.
- , 1917: Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihr Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrb. wiss. Bot., 57, 553.
- Gicklhorn, J. u. Weber, Fr., 1926: Über Vakuolenkontraktion und Plasmolyseform. Protoplasma, 1, 427.
- Hartmair, V., 1937: Über Vakuolenkontraktion in Pflanzenzellen. Protoplasma, 28, 582.
- Haeckel, J., 1931: Über Iridaceen. Flora, N. F., 25, 1.
- Henner, J., 1934: Untersuchungen über Spontankontraktion der Vakuolen. Protoplasma, 21, 81.
- Höfler, K., 1930: Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse. Jahrb. wiss. Bot., 73, 300.
- , 1931: Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen. (Mikrochirurgische Versuche zum Hautschichtenproblem.) Ber. Dtsch. botan. Ges., 49, 79.
- , 1932a: Zur Tonoplastenfrage. Protoplasma, 15, 462.
- , 1932b: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. Dtsch. botan. Ges., 50, 53.
- Küster, E., 1927: Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. Protoplasma, 1.
- , 1929: Pathologie der Pflanzenzelle. Protoplasma-Monographien, 3.
- , 1935: Die Pflanzenzelle. Jena.
- Molisch, H., 1923: Mikrochemie der Pflanze. Jena.
- Scharinger, W., 1936: Cytologische Beobachtungen an Ranunculaceen-Blüten. Protoplasma, 25, 404.
- Schoenichen, W., 1922: Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. Leipzig.
- Schumann, K., 1904: Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena.
- Troll, W., 1928: Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte. Berlin.
- Tunmann, O., 1931: Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl., bearb. von L. ROSENTHALER. Berlin.
- Weber, Fr., 1930a: Vakuolenkontraktion und Protoplasmaentmischung in Blütenblattzellen. Protoplasma, 10, 598.
- , 1930b: Vakuolenkontraktion und Vitalfärbung von Blütenzellen. Protoplasma, 11, 312.