

# UNTERSUCHUNGEN AN DER BLATTEPIDERMIS DER SELAGINELLEN

Von  
S. GULYÁS

Botanisches Institut der Universität Szeged  
(Dir.: Prof. Dr. P. Greguss)

## Einleitung

Die Literatur der letzten Jahre enthält zahlreiche Arbeiten, die sich mit der Struktur der Epidermis und der Stomen sowie mit deren Entwicklung befassen. Die Epidermis der ungarischen Farne ist von MARÓTI (7), die Stomatypen der Schachtelhalme von KEDVES (5), die der *Cycas*-Arten von GREGUSS (2), die obere Epidermis der *Ginkgo*-Blätter von MAÁCZ (6) und die der Coniferen von FLORIN (1) eingehend untersucht worden. UJHELYI (11) teils neuere Angaben über die Epidermis der *Gramineae*-Familie mit.

Nach den angeführten Arbeiten können auf Grund der Epidermisstruktur Artenbestimmungen vorgenommen werden, welche Tatsache besonders bei der Determination der Blätterabdrücke ausgestorbener Pflanzen von Bedeutung ist.

Nach FLORIN (1) und MARÓTI (7) spiegeln Struktur und Entwicklung der Epidermis und besonders der Stomata auch den natürlichen systematologischen Platz der einzelnen Arten und Familien wider. In Anbetracht der mannigfachen Kategorisierung (Systematisierung) der Selaginellen und des Varietäten- und Formenreichtums innerhalb der Arten erhebt sich die Frage, ob bei diesem Genus mit Hilfe der Epidermismerkmale die Arten — und innerhalb der Arten die Varietäten — voneinander unterschieden werden können, ob sich innerhalb der Familie eine Entwicklungslinie finden lässt, — wie sie z. B. ROLLA und TYRON (9) zwischen den Varietäten und Formen der *Selaginella rupestris* geschaffen haben, die eine Hilfe für die Systematologen oder Paleobotaniker bedeutet. Lässt sich z. B. auf Grund der Epidermis ein Beweis für das System von HIERONYMUS (4) erbringen?

Diese und ähnliche Überlegungen haben mich, als ich die viele Widersprüche enthaltenden Arbeiten von HARVEY—GIBSON (3) und besonders von SATAKE (10) kennen lernte, veranlasst, mich mit der Frage eingehender zu beschäftigen.

## Material und Methoden

Es gelangten 34 Arten und eine Varietät zur Untersuchung, die dem Botanischen Garten der Universität Rostock bzw. der Universität Szeged, sowie den Herbarien der Leningrader und der Budapester Universität entstammen.

Die aus den Herbarien erhaltenen Blätter wurden 24 Stunden in 30%igem Alkohol erweicht und die lebenden Blätter zunächst 20 Minuten in 70%igem Alkohol fixiert. Nach dem Erweichen bzw. Fixieren der Blätter wurden wegen ihrer Kleinheit die Abzüge im Gesichtsfelde des Zytoplasts bei 5—10-facher Vergrößerung mit Hilfe eines Seziermessers und einer Lanzette hergestellt. Die in den Epidermiszellen reichlich vorhandenen Chloroplasten können mittels Einweichen in 50%igem Natriumhypoclorit und 70%igem Alkohol

für je 8 Minuten leicht entfernt werden. Nach der Entfernung der Chloroplasten erfolgte Färbung der Abzüge mit Vesuvin und nach Konservierung mit Glycerin-Gelatine wurden sie untersucht. Es wurde die Epidermis der folgenden Arten bzw. Varietäten aufgearbeitet:

<i>S. apoda</i> MOOREN	<i>S. laevigata</i> BAK.
<i>S. atrovirens</i> LK.	<i>S. lyallii</i> HOOK.
<i>S. binervis</i> LK.	<i>S. magnifica</i> W.
<i>S. boliviana</i> HIER.	<i>S. martensii</i> SPR.
<i>S. bombicina</i> SPR.	<i>S. mearnsii</i> SPR.
<i>S. breynii</i> SPR.	<i>S. mnioides</i> SPR. var. <i>macrophylla</i> BR
<i>S. canaliculata</i> BAK.	<i>S. pectinata</i> SPR.
<i>S. ciliaris</i> SPR.	<i>S. perwaga</i> HIER.
<i>S. cordifolia</i> SPR.	<i>S. philippina</i> SPR.
<i>S. denticulata</i> LK.	<i>S. pubescens</i> SPR.
<i>S. emmeliana</i> GEERT.	<i>S. quardasii</i> HIER.
<i>S. erythropus</i> SPR.	<i>S. serpens</i> SPR.
<i>S. filicina</i> SPR.	<i>S. scandens</i> SPR.
<i>S. flexuosa</i> SPR.	<i>S. uncinata</i> SPR.
<i>S. galeotti</i> SPR.	<i>S. victoriae</i> MOOREN.
<i>S. haematodes</i> SPR.	<i>S. viticulosa</i> KLOTZ.
<i>S. helvetica</i> SPR.	<i>S. wallichii</i> SPR.

*S. willdenovii* BAK.

Die untersuchten 34 Arten und die Varietät gehören nach der Einteilung von HIERONYMUS (4) dem Subgenus *Heterophyllum* an. Bei diesem Subgenus haben wir die obere und untere Epidermis der ventralen Blätter untersucht. Die hierher gehörenden Arten sind — wie bekannt — anisophyll. Am plagiotropen Stengel sind die Blätter in vier Orthostichone geordnet. Die dorsalen Blätter sind klein und mit ihrer Oberseite dem Stengel, mit der Rückseite (abachsiale Seite) aber dem Licht zugekehrt. Diese kleinen, dem Licht bei allen Arten in gleichem Masse ausgesetzten Blätter zeigen nur wenige Arteigenschaften, deshalb haben wir unsere Untersuchungen an der Epidermis der ventralen Blätter vorgenommen, wobei die folgenden Epidermiselemente berücksichtigt wurden:

1. Verlaufsrichtung der radialen Zellwände
2. Form der Zellen,
3. Lokalisation der Stomata.

## Ergebnisse

1. Es wurde festgestellt, dass der Verlauf der radialen Wände der Epidermiszellen ein verschiedener ist (Taf. I).

a) Gerade (z. B. bei *S. canaliculata*, Taf. I, 4) ist der Verlauf, wenn die von dem einem Pol der polyedrischen Zelle zum andern ziehende Radialwand nicht unterbrochen ist.

b) Netzförmig (z. B. *S. atrovirens*, Taf. I, 1), wenn die die beiden benachbarten Pole verbindende Linie dicht gefältelt ist (Amplitudo der Fältchen 1—5  $\mu$ , Wellenlänge 2—6  $\mu$ ).

c) Wellig (z. B. *S. wallichii*, Taf. I, 3), wenn die Polyedrik der Zellen noch erkennbar ist, Amplitudo der Wellen 8—12  $\mu$ , Wellenlänge 7—14  $\mu$ .

d) Schlingelnd (z. B. *S. pubescens*, Taf. I, 2), wenn die Zellen nicht eckig strukturiert sind. Amplitudo der Wellenlinie 12—20  $\mu$ , Wellenlänge 16—22  $\mu$ .

Zwischen den angeführten Typen gibt es Übergänge verschiedenster Art. Diese Formen können — in Abhängigkeit von der Art — an der oberen und auch an der unteren Epidermis vorkommen, doch ist für die obere Epidermis eher der gerade und netzförmige, und für die untere mehr der wellige und der schlingelnde Verlauf typisch.

Der Verlauf der Radialwände von der Basis zur Spitze kann auch innerhalb ein und desselben Blattes variieren. An der Basis ist die Zellwand gewöhnlich glatt, um sich aber gegen die Spitze zu bei den verschiedenen Arten in die obigen Typen zu differenzieren.

2. Die Gestalt der Zellen ist im allgemeinen eine zweifache:

An der oberen Epidermis finden sich reichlich isodiametrische Zellen (Taf. I, 1), während die untere Epidermis (Taf. I, 3—4) eher aus anisodiametrischen Zellen besteht. Innerhalb dieser beiden Formen sind die Abweichungen aber oft so geringfügige, dass eine Unterscheidung der Arten auf dieser Grundlage oft völlig unmöglich ist.

3. Die Arten lassen sich je nach der Anordnung der zwischen den Epidermiszellen befindlichen Stomata in Typen unterteilen, doch sind diese Typen dynamischer Art, da sich zwischen ihnen stets auch Übergänge finden. Um zu einem einheitlichen Bilde zu gelangen, haben wir zur Aufstellung der obigen Typen das mittlere Drittel der etwa 5 cm von der Stengelspitze entfernten Blätter aufgearbeitet. An der unteren Epidermis waren bei den untersuchten Arten die folgenden Stomaanordnungen anzutreffen:

A. a) Streifenförmige Anordnung: nur unterhalb des Blattnerven finden sich Spaltöffnungen in 3—5 Reihen angeordnet (Taf. II, 1), deren Richtung der Längsrichtung des Blattes entspricht. Die entlang den Stomata gelegenen Epidermiszellen unterscheiden sich von den übrigen Zellen, indem sie kleiner sind als diese. Dies ist der Fall z. B. bei *S. boliviana*, *S. breynii*, *S. cordifolia*, *S. emmeliana*, *S. filicina*, *S. flexuosa*, *S. erythropus*, *S. haematodes*, *S. canaliculata*, *S. lyallii*, *S. magnifica*, *S. martensii*, *S. pubescens*, *S. serpens*, *S. perwaga*, *S. scandens*, *S. viticulosa*, *S. wallichii* und *S. willdenovii*.

b) Streifenförmige und marginale Anordnung. Während die Spaltöffnungen teils in der Zone unterhalb des Blattnerven liegen, findet sich je eine Reihe auch an den Blatträndern (Taf. II, 2). Die neben den Stomen befindlichen Zellen sind — mit Ausnahme der randständigen — kleiner und anders geformt als die Epidermiszellen. Die Luftspalte liegen in Längsrichtung des Blattes angeordnet. Hierher gehören z. B. *S. atrovirens*, *S. binervis* und *S. mearnsii*.

c) Dreistreifige Stomenanordnung.

Die Stomata finden sich in der Mitte und beiderseits marginal (Taf. II, 3). Die neben den Stomen gelegenen Zellen unterscheiden sich von den Epidermiszellen. Die Längsrichtung der Stomata stimmt mit der des Blattes überein. Zu diesem Typ gehört beispielsweise *S. mnioides* var. *macrophylla*.

d) Streifenförmige und verstreute Stomenanordnung.

Die Stomata liegen entlang des Blattnerven und über die Blattoberfläche verstreut (Taf. II, 4). Von den Epidermiszellen unterscheiden sich nur die neben den streifenförmig angeordneten Stomen liegenden Zellen. Die Spaltöffnungen liegen der Längsrichtung des Blattes entsprechend. Hierher gehören z. B. *S. bombicina*, *S. ciliaris*, *S. galeotti*, *S. pectinata*, *S. quardasii* und *S. uncinata*.

e) Zentral verstreut liegende Stomata.

Unter den Blattnerven gibt es keine Stomenzone (Taf. II, 5), die Spaltöffnungen liegen über die ganze untere Epidermis verstreut, doch sind sie in der Mehrzahl in der mittleren Blattregion anzutreffen. Morphologisch stehen alle Epidermiszellen einander nahe. Die Richtung der Stomen entspricht der Längsrichtung des Blattes. Diesem Typ gehört z. B. *S. philippina* an.

## f) Verstreute Stomenanordnung.

Die Stomen liegen über die untere Epidermisfläche gleichmässig verstreut (Taf. II, 6), ohne unterhalb des Blattnerven eine Verdichtung zu zeigen, ihre Längsrichtung stimmt gewöhnlich mit der des Blattes überein. Hierher gehören z. B. *S. apoda*, *S. denticulata*, *S. helvetica*, *S. laevigata* und *S. victoriae*.

B. Die obere Epidermis lässt drei verschiedene Formen der Stomenanordnung erkennen:

a) Keine Stomen an der oberen Epidermis haben die folgenden Arten: *S. atrovirens*, *S. apoda*, *S. boliviana*, *S. bobicina*, *S. breynii*, *S. canaliculata*, *S. cordifolia*, *S. denticulata*, *S. emmeliana*, *S. erythropus*, *S. filicina*, *S. flexuosa*, *S. galeotti*, *S. haematodes*, *S. helvetica*, *S. laevigata*, *S. lyallii*, *S. martensii*, *S. mearnsii*, *S. pubescens*, *S. pectinata*, *S. serpens*, *S. perwaga*, *S. scandens*, *S. victoriae*, *S. viticulosa*, *S. wallichii*, *S. willdenovii*.

## b) Marginale Stomenanordnung.

Die Stomata liegen am Blattrande einzeln in eine Reihe geordnet (Taf. II, 8). Hierher gehören z. B. *S. ciliaris*, *S. mnioides* var. *macrophylla*, *S. philippina* und *S. uncinata*.

## c) Verstreute Stomenanordnung.

Die Stomata liegen über die ganze obere Epidermis gleichmässig verteilt (Taf. II, 9). Hierher gehören z. B. *S. binervis*, *S. magnifica* und *S. quardasii*.

In der Umgebung der Stomata sind Nebenzellen nirgends zu beobachten. Die Stomata weisen also — wie RIEBNER richtig feststellte — den Urtyp auf.

Im Laufe des Wachstums der Epidermiszellen werden die Schliesszellen häufig destruiert (Taf. III, 6, 8, 10), aber allerdings nicht bei sämtlichen Arten (Taf. III, 4.) An der Radialwand der Schliesszellen können besonders bei denjenigen Arten, wo die Radialwand der Epidermiszellen netzförmig, geschlängelt oder eventuell wellig verläuft, verschiedene Zeichnungen zustande kommen (Taf. III, 9, 11, 12).

Oft sind die Stomata nicht durch Epidermiszellen getrennt und stehen miteinander in Berührung, nicht selten stehen 2, 3 oder gar 4 beieinander (Taf. III, 1, 2, 3, 4, 5, 7). Die Zahl der zu Gruppen zusammengetretenen Stomata ist für die einzelnen Arten charakteristisch. So ist für die untere Epidermis der *S. cordifolia* die Dreier- oder Vierer-, für *S. canaliculata* eher die Dreier- und für *S. apoda*, *S. atrovirens*, *S. boliviana*, *S. breynii*, *S. filicina*, *S. philippina* und *S. serpens* die Zweiergruppierung typisch.

Die an den Schliesszellen der Spaltöffnungen vorgenommenen Messungen haben gezeigt, dass ihre Grösse weder für die einzelnen Arten, noch für die Typen charakteristisch ist. Über die Messergebnisse und die Entwicklung bzw. Gestaltung der Spaltöffnungen soll an anderer Stelle berichtet werden.

### Besprechung der Ergebnisse

Nach den erhaltenen Untersuchungsdaten können die Arten des *Selaginella*-Genus auf folgender Grundlage gruppiert werden:

1. Anordnungsform der Stomata,
2. Einzelnes oder gruppenweises Auftreten der Stomata,
3. Gestalt der Epidermiszellen und Verlauf ihrer Radialwände.

Eine Gruppierung der Arten auf Grund anderer morphologischer Eigen-

schaften der Epidermis (z. B. Zahl und Anordnung der Papillen und Sklerenchymzellen) war nicht möglich.

Die auf Grund der erwähnten Eigenschaften aufgestellten Artengruppen sind dynamisch, da die morphologischen Merkmale nicht immer scharf voneinander abweichen und auch Übergangsformen vorkommen können.

Die Systematisierung der Selaginellen nach HIERONYMUS (4) ist mit Hilfe der Epidermisstruktur nicht zu bestätigen. HARVEY und GIBSON (3) haben auf Grund der Struktur des Mesophyllums dieser Blätter *Selaginella*-Typen aufgestellt. Unsere Gruppierung an Hand der Anordnung der Spaltöffnungen an der Epidermis steht nicht im Einklang mit der von HARVEY und GIBSON (3) von diesem Mesophyllum ausgehend aufgestellten Gruppierung.

Unter den Stomen gibt es zahlreiche Zwillingengebilde, bei zahlreichen Arten sogar auch Dreier- oder Vierergruppen, und diese sind für die einzelnen Arten charakteristisch.

### Zusammenfassung

1. Eine Unterscheidung der *Selaginella* Arten auf Grund der Epidermis-Merkmale ist nicht immer möglich.

2. Auf Grund der ähnlichen morphologischen Eigenschaften lassen sich unter den einzelnen Arten Typen aufstellen, die aber nicht den systematologischen Kategorien folgen.

3. Verzerrung der Schliesszellen der Stomata sowie Zusammentreten der Stomata zu Gruppen sind häufige Erscheinungen und für die einzelnen Arten charakteristisch.

### Zeichenerklärung:

Radialwand der Epidermis: schl = schlängelnd, wf = wellenförmig, nf = netzförmig, gr = gerade.

Gestalt der Epidermiszellen: i = isodiametrisch, a = anisodiametrisch.

Stomaanordnung: gs = gestreift, gs-m = gestreift-marginal, gs-zs = gestreift und zerstreut, dstr = dreistreifig, z-zs = zentral zerstreut, m = marginal, zs = zerstreut, — = kein Stoma, e = einzeln, p = paarig, zd = zu dritt, zv = zu viert miteinander verwachsen.

### Schrifttum

1. FLORIN, R.: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Almquist & Wiksells, Stockholm (1931).
2. GREGUSS, P.: The leaf epidermis of the Cycadales. Acta Biol. Szeged, 3, 151—164, 1957.
3. HARVEY, R. J. und N. A. GIBSON: Contributions towards a knowledge of the anatomy of the Genus *Selaginella*. Ann. of Bot. 18, 449—466, 1902.
4. HIERONYMUS, G.: Selaginellaceae; in Engler und Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. W. Engelmann, Leipzig (1909).
5. KEDVES, M.: Untersuchung der Spaltöffnungsapparate von *Equisetum*. Acta Biol. Szeged, 4, 149—155, 1958.

6. MAÁ CZ, J. G.: Über die Blattepidermis von *Gingko biloba* L. Acta Biol. Szeged, 4, 403—410, 1956.
7. MARÓTI, I.: Untersuchung der Epidermis von Pteropsida-Blättern mit besonderer Rücksicht auf die einheimischen Arten. Acta Biol. Szeged, 4, 157—163, 1958.
8. RIEBNER, F.: Über Bau und Funktion der Spaltöffnungsapparate bei den Equisetinae und Lycopodiinae. Planta, 1, 260—300, 1926.
9. ROLLA, M. und J. TYRON: *Selaginella rupestris* and its Allies. Ann. Miss. Bot. Gard., 42, 1—99, 1955.
10. SATAKE, Y.: Systematic importance of the epidermal elements in the leaves of the Japanese Selaginellaceae. Bot. Mag. Tokyo, 48, 259—278, 1934.
11. ÚJHELYI, J.: Újabb eljárás a szálláslevelű egyszikűek, különösen a Gramineae család epidermis szövettani vizsgálatához. Bot. Közl. 45, 227—230, 1954.

A r t	Radialwand d. Epid.		Form d. Epid. Zellen		Stomaanordnung	
	Ober- seite	Unter- seite	Ober- seite	Unter- seite	Ober- seite	Unter- seite
1. <i>S. atrovirens</i>	nf	wf	i	a	—	gs-m. e-p.
2. <i>S. apoda</i>	nf	wf	i	a	—	zs. e-p.
3. <i>S. binervis</i>	nf	wf	i	a	zs	gs. m. e.
4. <i>S. boliviana</i>	gr	gr-nf	i	a	—	gs. e-p.
5. <i>S. bombicina</i>	wf	wf	a	a	—	gs-zs. e.
6. <i>S. breynii</i>	wf	wf	i	a	—	gs. e-p.
7. <i>S. canaliculata</i>	gr-nf	gr	a	a	—	gs. e-zd.
8. <i>S. ciliaris</i>	gr	wf	i	a	m	gs-zs. e.
9. <i>S. cordifolia</i>	nf	wf	i	a	—	gs. e-zd-zv.
10. <i>S. denticulata</i>	gr-wf	schl	a	a	—	zs. e.
11. <i>S. emmeliana</i>	nf	gr-nf	i-a	a	—	gs. e.
12. <i>S. erythropus</i>	nf	gr	i-a	a	—	gs. e.
13. <i>S. filicina</i>	nf	wf	i	a	—	gs. e-p.
14. <i>S. flexuosa</i>	nf	wf	i	a	—	gs. e.
15. <i>S. galeotti</i>	schl	wf	a	a	—	gs-zs. e.
16. <i>S. haematodes</i>	gr	gr-nf	i	a	—	gs. e.
17. <i>S. helvetica</i>	wf	wf	a	a	—	zs. e.
18. <i>S. laevigata</i>	gr	wf	i	a	—	zs. e.
19. <i>S. lyallii</i>	schl	schl	a	a	—	gs. e.
20. <i>S. magnifica</i>	nf	gr-nf	i	a	zs	gs. e-p-zd.
21. <i>S. martensii</i>	nf	wf	i	a	—	gs. e.
22. <i>S. mearnsii</i>	nf	wf	i	a	—	gs-m. e.
23. <i>S. mnioides</i> var. <i>macrophylla</i>	wf	wf	a	a	m	dstr. e.
24. <i>S. philippina</i>	gr	wf	i	a	m	z-zs. e-p.
25. <i>S. pubescens</i>	nf	schl	i	a	—	gs. e.
26. <i>S. pectinata</i>	nf	wf	i	a	—	gs-zs. e.
27. <i>S. perwaga</i>	gr-nf	wf	i	a	—	gs. e.
28. <i>S. quardasii</i>	nf	wf	i	a	zs	gs-zs. e.
29. <i>S. scandens</i>	wf	wf	a	a	—	gs. e.
30. <i>S. serpens</i>	nf	nf	i	a	—	gs. e-p.
31. <i>S. uncinata</i>	nf	wf	i	a	m	gs-zs. e.
32. <i>S. victoriae</i>	nf	wf	i	a	—	zs. e.
33. <i>S. viticulosa</i>	nf	gr	i	a	—	gs. e.
34. <i>S. wallichii</i>	gr	wf	i	a	—	gs. e.
35. <i>S. willdenovii</i>	nf	wf	i	a	m	gs. e.

## Tafelerklärung

## Tafel I

1. *S. atrovirens* LK. Obere Epidermis. 200×.
2. *S. pubescens* SPR. Untere Epidermis. 200×.
3. *S. wallichii* SPR. Untere Epidermis. 200×.
4. *S. canaliculata* BAK. Obere Epidermis. 200×.

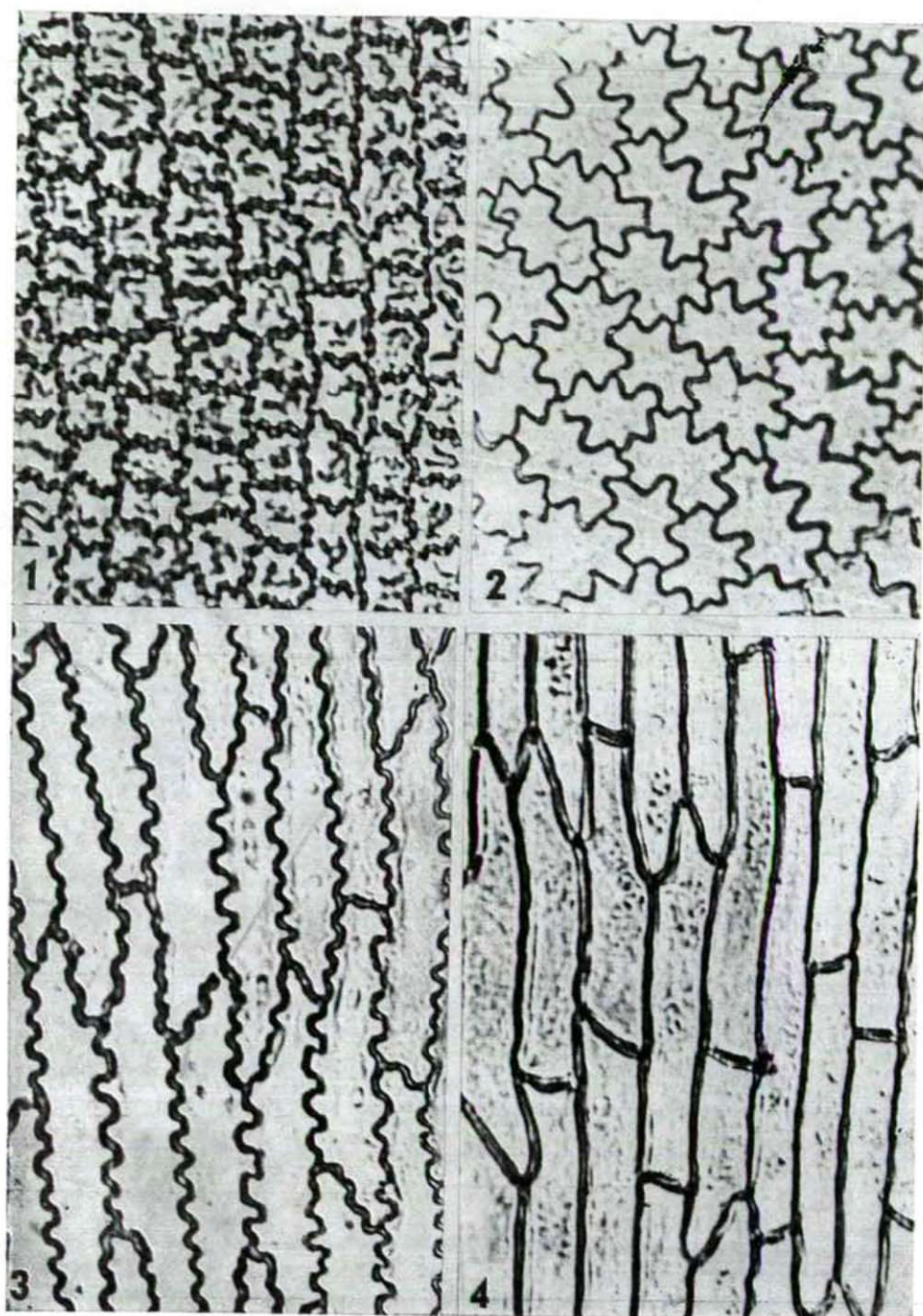
## Tafel II

1. Streifenförmige Anordnung der Stomata.
  2. Streifenförmige und marginale Anordnung der Stomata.
  3. Dreistreifige Anordnung der Stomata.
  4. Streifenförmige und zerstreute Stomenanordnung.
  5. Zentral zerstreut liegende Stomata.
  6. Zerstreute Anordnung der Stomata.
  7. Keine Stomata an der oberen Epidermis nachweisbar.
  8. Marginale Anordnung der Stomata.
  9. Zerstreute Anordnung der Stomata.
- 1—6 = Rückseite, 7—9 obere Epidermis.

## Tafel III

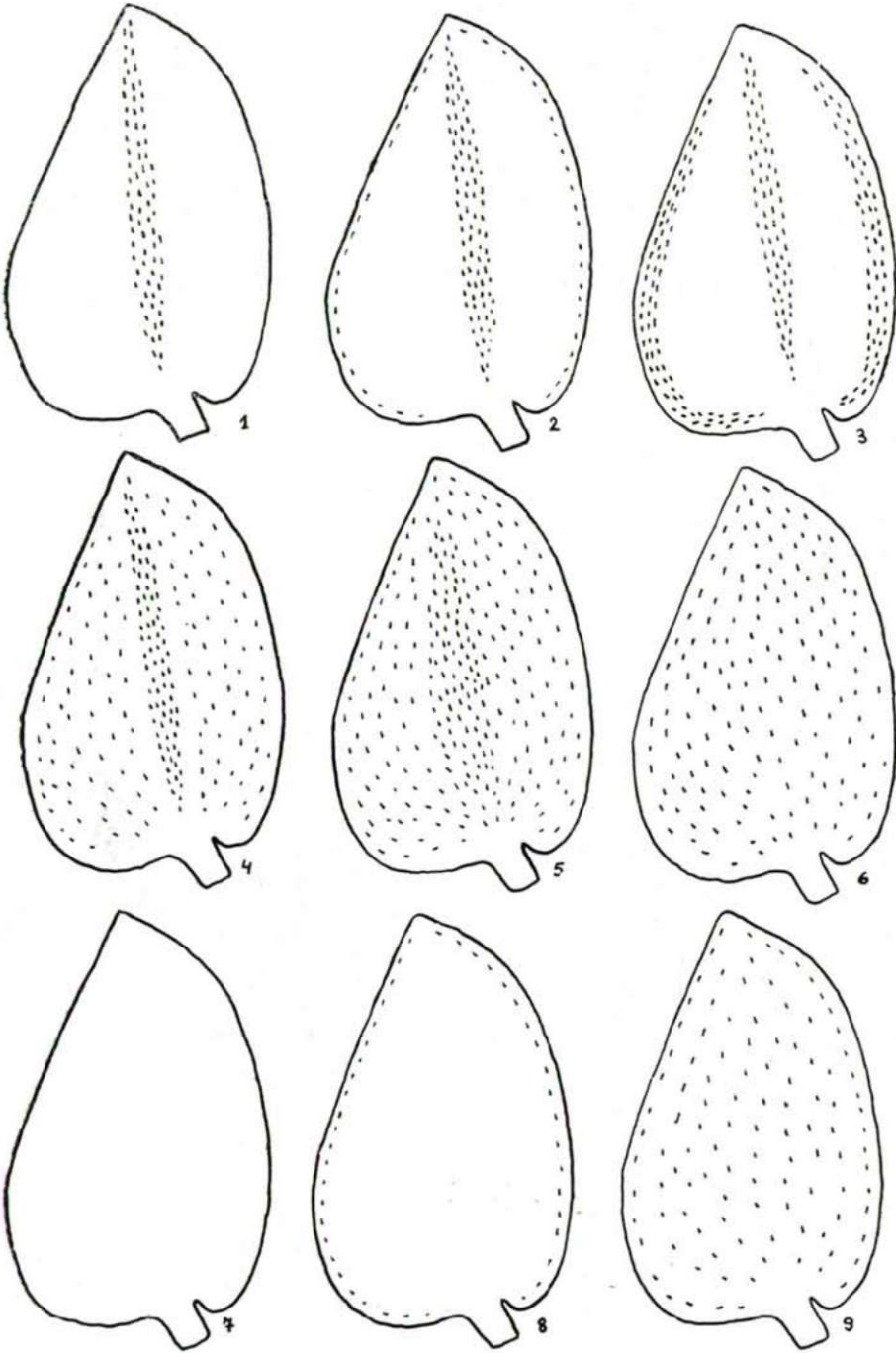
1. *S. atrovirens* L. Zwillingsstoma. Untere Epidermis. 200×.
2. *S. canaliculata* BAK. Zwillingsstoma. Untere Epidermis. 200×.
3. *S. boliviana* HIER. Zwillingsstoma. Untere Epidermis. 200×.
4. *S. pubescens*. Untere Epidermis. 200×.
5. *S. canaliculata* BAK. Untere Epidermis. 200×.
6. *S. quardasii* HIER. Untere Epidermis. 200×.
7. *S. cordifolia* SPR. Untere Epidermis. 150×.
8. *S. martensii* SPR. Untere Epidermis. 200×.
9. *S. mnioides* var. *macrophylla* BRAUN. Untere Epidermis. 200×.
10. *S. quardasii* HIER. Obere Epidermis. 200×.
11. *S. wallichii* SPR. Untere Epidermis. 200×.
12. *S. wallichii* SPR. Untere Epidermis. 200×.

Tafel I.





Tafel II.



Tafel III.

