

Bibliothek Niggli 553

ENCYKLOPÆDIE DER NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. W. FÖRSTER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR. A. LADENBURG, DR. ANT. REICHENOW,
PROF. DR. SCHENK, GEH. SCHULRATH DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. W. VALENTINER, PROF. DR. A. WINKELMANN,
PROF. DR. G. C. WITTSTEIN.

ERSTE ABTHEILUNG, 52. LIEFERUNG.

ENTHÄLT:

HANDBUCH DER BOTANIK.
ZWANZIGSTE LIEFERUNG,



BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1887.



Erste Abtheilung. — Zweiundfünzigste Lieferung.

Inhalt: Fortsetzung des »Handbuchs der Botanik«. Band III. 2. Hälfte. »Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle« von Dr. A. ZIMMERMANN. (Seite 559—686).

ZBIORY SLASKIE

EK 389 PS 14

Kapitel 9.

Vermehrung und Metamorphosen der Chromatophoren.

Während man bis vor Kurzem allgemein annahm, dass die Chromatophoren auch durch direkte Differenzirung aus dem Cytoplasma entstehen können und sich nur in älteren Organen durch Theilung vermehren, haben es die Untersuchungen von SCHMITZ, SCHIMPER und A. MEYER wahrscheinlich gemacht, dass niemals eine Neubildung von Chromatophoren stattfindet und dass sich dieselben ebenso wie die Zelle selbst und der Zellkern ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Ich verzichte hier darauf, die älteren Beobachtungen, die eine direkte Entstehung der Chromatophoren aus dem Cytoplasma darthun sollen, zu besprechen. Dieselben sind einerseits ohne Kenntniß von dem Vorhandensein der Leukoplasten angestellt und außerdem haben unsere Instrumente und Präparationsmethoden in den letzten Decennien eine solche Vervollkommenung erfahren, dass jene älteren Beobachtungen den neueren Untersuchungen gegenüber nur sehr zweifelhaften Werth haben.¹⁾

Dass die Chromatophoren sich nun in der That in vielen Fällen durch Theilung vermehren, ist relativ leicht zu constatiren und wurde auch speciell für die Chloroplasten der *Characeen* schon 1846 von NÄGELI nachgewiesen. NÄGELI zählte nämlich die Chloroplasten zunächst in noch nicht ausgewachsenen Zellen, in denen die Chlorophyllkörper sich aber bereits scharf gegen das Cytoplasma abhoben und ungefähr gleiche Grösse besassen, so dass eine Neubildung derselben in diesen Zellen jedenfalls nicht mehr stattfinden konnte. Er bestimmte dann auch die Zahl der in ausgewachsenen Zellen enthaltenen Chloroplasten und da diese stets eine ganz bedeutend grössere war, als in den jüngeren Zellen musste offenbar während der Zellstreckung eine Vermehrung der Chloroplasten durch Theilung stattgefunden haben. Für eine solche spricht denn auch die Gestalt der Chloroplasten in jugendlichen Zellen; man findet in diesen nämlich neben kreisrunden Chloroplasten stets auch solche die verschieden stark in die Länge gestreckt sind und bei denen sich zum Theil auch schon in der Mitte eine Einschnürung gebildet hat, die verschieden tief in die Mitte hineinragt und die natürlich schliesslich zur Theilung der Chromatophoren führen muss.

Ueber die Theilung der Chromatophoren der Algen hat neuerdings SCHMITZ (VIII, 90) umfassendere Untersuchungen angestellt. Er unterscheidet zwei verschiedene Theilungsarten des Chromatophors, die jedoch in der mannigfachsten Weise an den verschiedenen Chromatophoren combinirt sein können.

Bei dem ersten Theilungsmodus, der Theilung durch »Durchschnürung«, soll eine mittlere Zone des etwas in die Länge gestreckten Chromatophors zu einem mehr oder weniger zarten Strange ausgezogen werden, durch dessen Zerreißen der Chloroplast schliesslich in zwei Stücke zerlegt wird.

Bei der zweiten Theilungsweise, der Theilung durch »Zerschneidung«, soll die Zertheilung mehr simultan erfolgen und es sollen ferner in der in der Theilungsebene gelegenen Querzone zunächst meist sehr zarte Fibrillen auftreten, durch deren Zerreißen erst das Chromatophor zerlegt wird. Da diese Fibrillen jedoch nur an Pikrinsäure-Material beobachtet wurden, muss es erst noch durch

¹⁾ Eine kurze kritische Zusammenstellung der einschlägigen älteren Literatur findet sich übrigens bei SCHIMPER (III, 11—15).

weitere Untersuchungen entschieden werden, ob dieselben nicht einfach als Kunstprodukte aufzufassen sind.

Durch einfache Einschnürung findet nun höchst wahrscheinlich auch stets die Theilung der scheibenförmigen Chloroplasten der höheren Gewächse statt. Abweichend verhalten sich nur, wie von MIKOSCH entdeckt wurde, die Chloroplasten von *Hartwegia comosa*. Bei diesen bildet sich während der Längsstreckung in der Mitte derselben eine vollkommen farblose homogene Querzone aus, durch deren Spaltung dann die Theilung der Chloroplasten bewirkt wird. Irgend welche faserige Struktur lässt sich übrigens nach den übereinstimmenden neueren Untersuchungen von MEYER (I, 60) und SCHIMPER (III, 192) innerhalb der farblosen Querzone nicht beobachten.

Kann es nun auch nach den soeben mitgetheilten Beobachtungen nicht zweifelhaft erscheinen, dass die Vermehrung der Chromatophoren in vielen Fällen jedenfalls durch Theilung bewirkt wird, so dürfen wir aus denselben aber natürlich noch nicht folgern, dass eine Neubildung der Chromatophoren überhaupt nicht stattfindet. Um das letztere nachzuweisen, war es offenbar nothwendig, die Chromatophoren während der ganzen Lebensperiode der Pflanzen zu verfolgen, und namentlich war zu zeigen, dass auch in den Meristemzellen und in den Fortpflanzungsorganen die Chromatophoren stets vorhanden sind und sich ebenfalls ausschliesslich durch Theilung vermehren. Dieser Nachweis wurde nun zuerst von SCHMITZ (VIII, 105) für eine grosse Anzahl von Algen, die den verschiedensten Familien entstammten, mit voller Sicherheit geführt. Der genannte Autor konnte bei diesen nicht nur in den Meristemzellen, sondern auch in den verschiedenen Fortpflanzungsorganen das Vorhandensein von vollkommen scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzten Chromatophoren nachweisen. Er konnte ferner beobachten, dass bei der Keimung der Fortpflanzungszellen durch Wachsthum und Theilung der in ihnen enthaltenen Chromatophoren die Chromatophoren des jungen Keimlings entstehen.

Die grössten Schwierigkeiten machten in dieser Beziehung die Meristemzellen und die Centralzelle des Carpogons der Characeen. Doch ist es SCHMITZ (VIII, 109 und 126) schliesslich gelungen auch in der Scheitelzelle von *Chara foetida* wohl abgegrenzte, sehr kleine, scheibenförmige Chromatophoren, die in dem betreffenden Falle äusserst schwach gefärbt waren, in lockerer wandständiger Schicht im Protoplasma mit Sicherheit zu unterscheiden. Ebenso gelang es ihm auch in der Centralzelle jugendlicher Carpogone verschiedener Characeen kleine, vollständig farblose scheibenförmige Chromatophoren nachzuweisen, die allerdings in der reifen mit Plasma und Stärkekörnern vollkommen erfüllten Centralzelle nicht mehr sichtbar waren.

Abweichend verhalten sich nur in vielen Fällen die männlichen Sexualzellen, die nach SCHMITZ (VIII, 122) häufig die Chromatophoren ganz verlieren sollen (so bei den Characeen, Florideen). Bei allen diesen Algen bleiben aber in den weiblichen Sexualzellen die Chromatophoren stets erhalten und es ist also auch in diesen Fällen eine Uebertragung der Chromatophoren von der Mutterpflanze auf die nächstfolgende Generation ermöglicht.

Mit weit grösseren Schwierigkeiten, als bei den Algen, ist die lückenlose Verfolgung der Chromatophoren bei den Cormophyten verbunden. Doch sind auch bei diesen namentlich durch SCHIMPER eine grosse Anzahl von Beobachtungen gemacht worden, die es als höchst wahrscheinlich erscheinen lassen, dass diese sich ebenso verhalten, wie die Algen.

Was zunächst die vegetativen Meristemzellen der Phanerogamen anlangt, so konnte SCHIMPER sogar in einigen Fällen lebhaft grün gefärbte Chroma-

tophenen in diesen nachweisen, so in den Wurzeln von *Asolla* und *Lemna* und bei den Luftwurzeln zahlreicher Orchideen. Bei einer weit grösseren Zahl von Monocotylen und Dicotylen beobachtete er ferner Leukoplasten in allen Zellen des Vegetationspunktes der Stengel und Wurzeln. Allerdings waren dieselben in vielen Fällen von äusserst geringer Grösse und ihr Nachweis um so schwieriger, als die Leukoplasten in den plasmareichen Zellen sich nur äusserst wenig abhoben und auch durch Tinktionsmittel keineswegs in gleich günstiger Weise wie die Zellkerne sichtbar gemacht werden konnten. Als besonders günstiges Beobachtungsmaterial empfiehlt SCHIMPER den Stammscheitel von *Impatiens parviflora* und die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*.

Dass nun auch in den allerjüngsten Zellen eine Neubildung der Leukoplasten nicht erfolgt, wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass die Leukoplasten in ein und derselben Zelle stets nahezu von derselben Grösse sind, eine scharfe Umgrenzung zeigen und endlich häufig Einschnürungen besitzen, die auf eine gleiche Theilung, wie wir sie bei den ausgebildeten Chloroplasten bereits besprochen haben, hindeuten. Wenn man ferner jüngere und ältere Zellen vergleicht, so kann man beobachten, wie von Zelle zu Zelle die Grösse der Chromatophoren allmählich zunimmt und so von den kleinen Leukoplasten im Vegetationspunkte ein ganz allmälicher Uebergang zu den ausgewachsenen Chloroplasten stattfindet. Zur Illustration dieser Verhältnisse mag die nach SCHIMPER'schen Zeichnungen copierte Fig. 13 dienen, die die Entwicklung der Chloroplasten im Stengel von *Tradescantia albiflora* darstellt. In den Zellen des Scheitelmeristemes (Fig. I) sind nur sehr winzige Leukoplasten (1) enthalten; dieselben haben in Fig. II bereits etwas an Grösse zugenommen; die bedeutend ältere Zelle Fig. III zeigt namentlich zahlreiche Theilungsstadien des Leukoplasten, die aber immer noch bedeutend kleiner sind als die ausgebildeten Chloroplasten (Fig. IV).

Ferner hat nun SCHIMPER (I, 3) auch bereits 1883 in zahlreichen jungen Embryonen das Vorhandensein von Leuko- oder Chloroplasten constatirt. So konnte er z. B. bereits in einem achtzelligen Embryo von *Linum usitatissimum* kleine Chloroplasten mit aller Sicherheit beobachten. Ebenso lassen sich auch in reifen Samen Chloro- und Leukoplasten häufig mit voller Sicherheit nachweisen, und wenn auch dieser Nachweis in der kleinzeligen, mit Plasma dicht erfüllten Vegetationsspitze im Embryo reifer Samen nicht gelang, so dürfen wir wohl hierauf um so weniger grosses Gewicht legen, als jener Nachweis vor der Reife sich auch hier erbringen liess.

Es blieb also nur noch zu entscheiden, ob auch im Embryosack und der Eizelle bereits Chromatophoren vorhanden sind und es verdient somit um so mehr unser Interesse, dass SCHIMPER neuerdings (III, 5—7) auch in diesen Chromatophoren nachgewiesen hat. Er beobachtete nämlich Leukoplasten in den

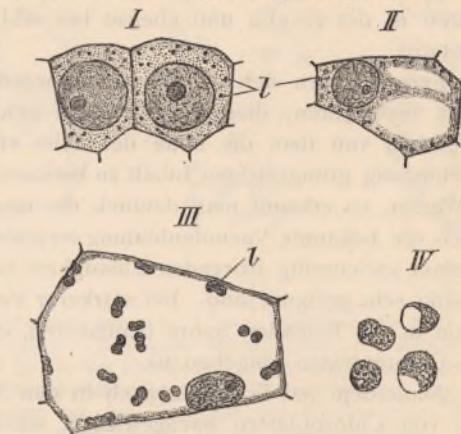


Fig. 13. (B. 549.)

Tradescantia albiflora. I Zellen aus dem Scheitelmeristem. II und III aus wachsenden Theilen des Stengels; 1 Leukoplasten. IV Ausgewachsene Chloroplasten. (800.) Nach SCHIMPER.

Eizellen von 3 systematisch sehr entfernt stehenden Gattungen (*Hyacinthus non scriptus*, *Daphne Blagayana* und *Torenia asiatica*); bei der letzteren Art gelang auch leicht die Nachweisung der Leukoplasten im Embryosack. Damit ist nun aber das Vorhandensein von Chromatophoren auch während des ganzen Verlaufes der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Phanerogamen erwiesen.

Bezüglich der Moose und Gefässkryptogamen hat nun endlich SCHIMPER (III, 7) bei *Atrichum undulatum* und *Anthoceros laevis* das Vorkommen von Chromatophoren in der Eizelle und ebenso bei zahlreichen Moosen in der Scheitelzelle constatirt.

Ferner lassen sich die Chromatophoren auch in den Sporen von *Equisetum* leicht beobachten; dieselben scheinen zwar bei mässiger Vergrösserung einen abgesehen von dem die Mitte der Zelle einnehmenden grossen Zellkerne ganz gleichmässig grüngefärbten Inhalt zu besitzen. Zerdrückt man nun aber die Sporen in Wasser, so erkennt man deutlich die rundlichen Chloroplasten, die sich sofort durch die bekannte Vacuolenbildung verändern; es ist deshalb ratsam, dieselben in einer gleichzeitig fixirenden Flüssigkeit zu zerdrücken, wozu ich MÜLLER'sche Lösung sehr geeignet fand. Bei stärkerer Vergrösserung kann man übrigens auch schon in der lebenden Spore beobachten, dass der Zellkern von 2–3 Schichten von Chloroplasten umgeben ist.

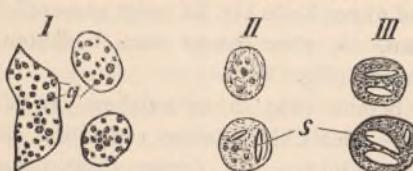
Ausserdem hat SCHIMPER auch in den Sporen von *Osmunda* das Vorhandensein von Chloroplasten nachgewiesen, während ältere Autoren annahmen, das in diesen und anderen Farnsporen das Chlorophyll an wolkige Plasmamassen gebunden sei.

Mag es nun nach den vorliegenden Untersuchungen vielleicht noch nicht als vollkommen sichergestellt betrachtet werden können, dass eine Entstehung der Chromatophoren durch directe Differenzierung aus dem Cytoplasma niemals stattfindet, die Vermehrung derselben vielmehr stets durch Theilung schon vorhandener Chromatophoren bewirkt wird, so können wir diese Ansicht doch wohl mindestens als sehr wahrscheinlich bezeichnen.

Metamorphosen der Chromatophoren.

Unter den Metamorphosen der Chromatophoren sind namentlich diejenigen von Interesse, bei denen ein Uebergang in eine andere Art derselben stattfindet. In dieser Beziehung ist nun zunächst hervorzuheben, dass die Chromatoplasten im Allgemeinen das Endglied bei diesen Metamorphosen bilden, dass sie aber sowohl aus Leukoplasten, wie aus Chloroplasten entstehen können und dass diese selbst sehr häufig wechselseitig in einander übergehen.

Ausnahmsweise findet jedoch auch eine Verwandlung von Chromatoplasten in Chloroplasten statt. Dies ist z. B. sehr leicht zu beobachten bei den fertilen Sprossen von *Equisetum arvense*. Diese führen sowohl in dem Parenchym des Stengels als auch der Scheide zunächst Chromatoplasten, die durch grosse rothgefärbte Grana ausgezeichnet sind (cf. Fig. 14, I); untersucht man nun aber ältere



(B. 550.) Fig. 14.

Equisetum arvense. I. Chromatoplasten aus dem Parenchym des Stengels. II. Id. aus der Blattscheide in der Umwandlung zu Chloroplasten begriffen. III. Chloroplasten aus einer ergrünten Blattscheide, s Stärkekörner, g Grana. (1400).

Blattscheiden, die auch schon äusserlich hellgrün gefärbt erscheinen, so findet man in ihnen ganz normale Chloroplasten (Fig. 14, III), die häufig Stärkeinschlüsse (s) enthalten. Dass nun diese in der That aus den zuerst beobachteten Chromatoplasten hervorgegangen sind, geht daraus mit aller Evidenz hervor, dass es gar nicht schwer ist, alle Uebergangsstadien aufzufinden, in denen die Zahl und Grösse der rothen Grana immer mehr abnimmt und ganz allmählich die grüne Farbe auftritt, so zwar, dass man schon ziemlich intensiv grüngefärbte Chromatophoren antreffen kann, die noch einige rothe Kugelchen enthalten (Fig. 14, II).

Ebenso sicher lässt sich nun umgekehrt auch die Verwandlung der Chloro- und Leukoplasten in Chromatoplasten verfolgen und zwar pflegt bei dieser Umwandlung, wie die Untersuchungen von MEYER und SCHIMPER ergeben haben, die Aenderung resp. das Auftreten des Pigmentes den Gestaltungsveränderungen vorauszugehen, sodass man meist in jungen Blüthen und Früchten Chromatoplasten antrifft, die ihrer Gestalt nach mit den Leuko- und Chromatoplasten, aus denen sie sich entwickelt haben, noch vollkommen übereinstimmen, während erst in späteren Entwicklungsstadien die Chromatoplasten die mannigfachen oben geschilderten Gestalten zeigen.

Als Beispiel für diese Metamorphosen mag die in Fig. 15 abgebildete Entwicklungsgeschichte der Chromatoplasten von *Tropaeolum aduncum* dienen. Die selben entstehen nach den Untersuchungen von SCHIMPER (I, II) aus deutlich grüngefärbten Chloroplasten, die in Fig. I u. II dargestellt sind. In den in Fig. III abgebildeten Chromatophoren findet sodann der Uebergang zwischen den Chloro- und Chromatoplasten statt; dieselben besitzen bereits nur noch eine blass hellgrüne Farbe. Das etwas ältere Stadium IV zeigt bereits zackige Umrissse der Chromatoplasten, diese erreichen jedoch erst in Fig. V ihre definitive Grösse.

Eine Entstehung der Chloroplasten aus den Leukoplasten haben wir bereits beschrieben und es lässt sich der gleiche Process in zahlreichen Fällen leicht beobachten, da ja in den jugendlichen Zellen meist nur Leukoplasten enthalten sind. Im Allgemeinen ist diese Verwandlung mit einer beträchtlichen Grössenzunahme des Chromatophors verbunden.

Auf einer interessanten Metamorphose der Chloroplasten beruht schliesslich noch die abweichende winterliche Färbung vieler perennirender grüner Pflanzenteile. Dieselbe lässt sich namentlich bei den Coniferen-Nadeln und den Blättern von *Buxus* schön beobachten, die im Winter an allen den Licht ausgesetzten Theilen verschiedene Farbtöne zwischen ziegelgelb und dunkel carminrot zeigen, im Frühling aber ihre ursprüngliche grüne Farbe wieder annehmen. Ich kann hier auf die physiologische Ursache dieser Erscheinung nicht näher eingehen, bemerke nur, dass dieselbe nach den Untersuchungen von HABERLANDT und WIESNER auf der combinirten Wirkung von Licht und Kälte beruht.

Während man nun früher annahm, dass in den entfärbten Blättern eine



Fig. 15. (B. 551.)

Tropaeolum aduncum. I Junge Epidermiszelle mit Chloroplasten. II Ältere Chloroplasten, s Stärkekörper. III Id. in der Umbildung zu Chromatoplasten begriffen. IV In Ausbildung begriffene Chromatoplasten. V Chromatoplasten aus der Epidermis des Kelches einer halboffenen Blüthe. (800.) Nach SCHIMPER.

gänzliche Zerstörung der Chloroplasten stattgefunden hätte und dass im Frühjahr eine Neubildung derselben durch Differenzirung aus dem Cytoplasma heraus eintrete, findet nach den neueren Untersuchungen von SCHIMPER (III, 166) ein Verschwinden der Chloroplasten niemals statt; vielmehr konnte derselbe auch in den ziegelroth gefärbten Blättern von *Buxus*, sowie in den untersuchten Coniferenblättern scharf begrenzte Chromatophoren nachweisen. Dieselben hatten allerdings ihren Chlorophyllfarbstoff zum Theil verloren und es waren ausserdem in denselben häufig noch schön carminrothe Tröpfchen sichtbar, die im Frühjahr wieder verschwanden.

Kapitel 10.

Einige weitere Organe des Plasmakörpers.

In diesem Kapitel sollen der Reihe nach einige Organe des Plasmakörpers beschrieben werden, die zwar unter sich sehr verschiedenartig sind, deren Vereinigung in ein Kapitel mir aber bei den sehr lückenhaften Kenntnissen, die wir über die meisten derselben besitzen, am zweckmässigsten erschien.

1. Die Ciliën.

Als Ciliën, Geisseln oder Wimpern bezeichnet man die fadenförmigen Gebilde, die sich in der Pflanzenwelt nur an den Schwärmsporen und Spermatozoen vorfinden und durch ihre Schwingungen die freie Ortsbewegung derselben bewirken.

Häufig sind die Ciliën so zart, dass sie, namentlich wenn sie in lebhafter Bewegung begriffen sind, selbst mit Hilfe der besten Objektive nicht mehr deutlich wahrgenommen werden können. Ihre Beobachtung gelingt in diesen Fällen am besten, wenn man sie mit Jodlösung oder Osmiumsäure zur Ruhe bringt und fixirt. Von KOCH (I) wurde auch zur Beobachtung der Ciliën die Mikrophotographie mit Vortheil verwandt.

Bezüglich der Zahl sowie auch der Anheftungsweise der Ciliën kommen bei den verschiedenen Pflanzen grosse Verschiedenheiten vor. So ist z. B. bei den Zoosporen von *Vaucheria* die gesamte Körperoberfläche mit Ciliën bedeckt; die von *Oedogonium* besitzen an dem farblosen vorderen Ende einen Kranz von Wimpern, während die von *Cladophora* und *Saprolegnia* ebendaselbst nur zwei, die von *Euglena* nur eine Wimper tragen. Die Schwärmsporen von *Achlya*, sowie auch die der *Fucoideen* sind endlich dadurch ausgezeichnet, dass bei ihnen die beiden Wimpern etwas rückwärts von der Spitze angeheftet sind, und dass von denselben stets die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist.

Bei ein und derselben Art ist die Zahl und Anheftungsweise der Ciliën meist constant, doch kommen in dieser Beziehung auch zuweilen Abweichungen vor (cf. FALKENBERG I, 194). Häufig zeigen auch systematisch nahestehende Gattungen ein gleiches Verhalten: so sind z. B. die Schwärmer der verwandten Gattungen *Olpidiopsis*, *Woronina* und *Rozella* nach FISCHER (I, 11) abweichend von allen andern Pilzen dadurch ausgezeichnet, dass bei ihren Schwärmsporen eine kürzere nach vorn schwingende Cilië an der Spitze, eine längere nach hinten gerichtete dagegen seitlich am hinteren Ende entspringt. Auf der anderen Seite schwankt jedoch nach ZOPF (I, 8) bei den Schwärfern der niederen Myctozoen die Zahl der Ciliën zwischen 1 und 3, und es sind dieselben auch in der verschiedensten Weise inserirt.

Die Spermatozoen der Algen verhalten sich im Allgemeinen bezüglich der Ciliën den Schwärmsporen der betreffenden Species analog (cf. FALKENBERG I, 198); dahingegen besitzen die Spermatozoen von *Vaucheria* nur 2 Ciliën, von denen die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist, während die relativ grossen Schwärmsporen dieser Alge, wie bereits bemerkt wurde, auf ihrer ganzen Oberfläche mit Ciliën bedeckt sind.

Die Spermatozoen der *Characeen* und ebenso auch die der *Muscineen* besitzen 2 Ciliën am vorderen Ende, während die Spermatozoen der Gefäskryptogamen sowohl bezüglich der Zahl als auch der Insertionsweise der Ciliën eine grössere Mannigfaltigkeit zeigen. Ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass die Spermatozoen von *Selaginella* und *Pilularia* ebenfalls 2, die der *Farne* und von *Marsilia* aber eine bedeutend grössere Anzahl von Ciliën besitzen, die sämmtlich dem vorderen Ende inserirt sind; die Samenfäden von *Isoetes* tragen endlich an beiden Enden lange Ciliën.

In ihrer chemischen Zusammensetzung stimmen die Ciliën wohl im Allgemeinen stets mit dem Cytoplasma überein. Am genauesten untersucht wurden in dieser Hinsicht die Ciliën verschiedener Spermatozoen von ZACHARIAS (V, 828). Nach den Untersuchungen dieses Autors ist bei diesen die grösste Masse der Ciliën löslich in angesäuerte Pepsinlösung, aber unlöslich in 10% Kochsalzlösung und in concentrirter Salzsäure; sie verhalten sich demnach wesentlich anders als die Hauptmasse der Spermatozoen, die nach ZACHARIAS zum grössten Theil aus Nuclein besteht.

Ueber das zum Theil abweichende Verhalten der Ciliën der Spaltpilze vergl. ZOPF (III, 14).

Die Vermehrung der Ciliën erfolgt, soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten stets durch Neubildung aus dem Cytoplasma, niemals aber durch Theilung, wie bei dem Zellkern und den Chromatophoren. Die Art der Entstehung wurde neuerdings von FISCH (III, 52 u. 94) bei einigen Flagellaten, bei denen die Ciliën beim Beginn der Zelltheilung eingezogen werden, näher verfolgt. Er beobachtete namentlich bei *Codosiga Botrytis*, dass, nachdem die Einschnürung der Zellen an der Spitze begonnen, in jeder Hälfte zunächst ein schmaler langer Kegel entsteht, der dann allmählich zur neuen Cilië anwächst.

Ueber die Entstehung der Ciliën bei den Spermatozoen liegen einige neuere Untersuchungen vor, nach denen dieselben ebenfalls aus dem Cytoplasma hervorgehen (cf. GOEBEL I, 421).

Von Interesse ist es noch, dass die Ciliën in vielen Fällen eine sehr grosse Empfindlichkeit gegen verschiedene äussere Agentien, namentlich gegen Sauerstoffmangel besitzen; so werden wenigstens nach KLEBS (II, 26) die Ciliën der meisten *Euglenen* bei Sauerstoffmangel abgeworfen, bei Sauerstoffzutritt aber von neuem gebildet.

Schliesslich mag noch hervorgehoben werden, dass bei den Schwärmsporen von *Vaucheria* nach den Beobachtungen von SCHMITZ (VI, 4) und STRASBURGER (VI, 88) eine auffällige Beziehung zwischen den Ciliën und den Zellkernen besteht, insofern von jedem Zellkerne, die bei *Vaucheria* der äussersten farblosen Schicht der Schwärmsporen eingebettet sind, 2 Ciliën ausgehen. Im Uebrigen sind jedoch irgend welche Beziehungen zwischen den Kernen und Ciliën nicht bekannt.

2. Der Augenfleck.

Die meisten Schwärmsporen der Algen, namentlich die der *Pandorineen*, *Protococcaceen*, *Confervaceen*, *Ulvaceen*, *Oedogoniaceen*, *Coleochaetaceen* und *Phaeophyceen*, besitzen meist in ihrem vorderen farblosen Ende einen röhlichen oder bräun-

lichen Körper, der in der Literatur allgemein als Augenfleck bezeichnet wird. Derselbe findet sich ausserdem constant bei den grünen Euglenen.

Eine genauere Untersuchung des Augenfleckes wurde bislang nur von KLEBS (II, 30) bei den Euglenen unternommen. Bei diesen liegt der Augenfleck stets an der Wandung der Hauptvacuole und bildet eine mehr oder weniger gekrümmte Scheibe, die häufig unebene Umrisse besitzt, sich aber gegen das Cytoplasma stets scharf abhebt.

Der feinere Bau des Augenfleckes stimmt nach KLEBS mit dem der Chromatophoren überein: er besteht aus einer plasmatischen Grundmasse, der der rothe Farbstoff in Tropfenform eingelagert ist. Dieser Farbstoff, der von COHN als Haematochrom bezeichnet wurde, besitzt eine Anzahl auffallender Farben-reactionen: er färbt sich schwarzblau mit Jod und mit Eisenchlorid, indigblau mit concentrirter Schwefelsäure, himmelblau mit Salpetersäure. Die gleichen Reactionen zeigen jedoch auch wie neuerdings von ROSTAFINSKY (I) hervorgehoben wurde, die in den Sporen verschiedener Algen (*Sphaeroplea* u. a.) und Pilze (vieler *Uredineen*) vorkommenden oelartigen Tropfen, sodann auch verschiedene Chromoplasten (z. B. die in den Antheridien der *Characeen*). Es ist jedoch noch nicht sicher festgestellt, ob die in diesen Gebilden enthaltenen Farbstoffe alle identisch sind. Ebensowenig lässt sich zur Zeit die Frage entscheiden, ob das Haemato-chrom mit dem Chlorophyll in genetischer Beziehung steht, wie dies meistens angenommen wird.

Die Vermehrung der Augenflecke wurde bisher ebenfalls nur bei den Euglenaceen untersucht, wo dieselben stets auch in den Dauerzellen erhalten bleiben. Die Vermehrung soll hier nach KLEBS stets durch Zweitteilung geschehen. Der Augenfleck verhält sich also auch in dieser Beziehung den Chromatophoren ganz analog, und es dürfte die Vermuthung nahe liegen, dass derselbe einfach als ein metamorphosirter Chloroplast, als Chromoplast, zu betrachten sei. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch der Umstand, dass sowohl bei den Schwärmsporen als auch bei den Euglenen ausser dem Augenfleck stets noch normale Chloroplasten in jeder Zelle enthalten sind, zu denen der Augenfleck in keiner genetischen Beziehung zu stehen scheint. Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird sich allerdings erst durch eine genaue Untersuchung über die Entstehung des Augenfleckes bei den Algenschwärmsporen gewinnen lassen. Jedenfalls spricht aber die scharfe Sonderung des Augenfleckes von den Chloroplasten dafür, dass derselbe eine andere Function wie diese besitzt, und es schien mir desshalb auch geboten, denselben von den Chromatophoren ganz zu trennen.

Mit Rücksicht auf die Function verdient es Beachtung, dass sich ein Augenfleck nur in frei beweglichen Zellen findet. Von Interesse ist auch die von KLEBS (II, 31) constatierte Thatsache, dass der Augenfleck bei manchen Euglenen eine grosse Empfindlichkeit gegen mechanischen Druck und gegen die Einwirkung gewisser Alkaloide, wie Strychnin, besitzt. Ob jedoch der Augenfleck als ein bei der Lichtempfindung wesentlich mitwirkendes Organ aufzufassen sei, wie dies auch neuerdings wieder von KLEBS angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

3. Die irisirenden Plasmaplatten verschiedener Meeresalgen.

Eigenthimlich irisirende Platten finden sich nach den Untersuchungen von BERTHOLD (V, 485) in den oberflächlichen Zellen einiger Meeresalgen, die in Folge dessen im lebenden Zustande in den verschiedenartigsten Farben schimmern.

Für das Gedeihen der betreffenden Pflanzen sind sie jedoch höchst wahrscheinlich dadurch von Bedeutung, dass sie die hinter ihnen gelegenen Chromatophoren vor zu intensiver Beleuchtung schützen. So hat denn auch BERTHOLD die Plasmaplatten von *Chylocladia claviformis* in diffusem Lichte schon nach wenigen Tagen verschwinden sehen, während sie bei intensiverer Beleuchtung sich von neuem bildeten.

Die Plasmaplatten der genannten Alge, die von BERTHOLD am genauesten untersucht wurden, bestehen aus einer stark lichtbrechenden Masse, der kleine Körnchen von etwas verschiedener Grösse eingebettet sind. In der Profilansicht lassen sie ferner eine Streifung erkennen, die der Flächenausdehnung der Platten parallel läuft und somit auf einen Aufbau derselben aus verschiedenen Lamellen hinweist. Gegen das Cytoplasma sind die Plasmaplatten stets scharf abgegrenzt; sie liegen bei beleuchteten Exemplaren stets den freien Aussenwänden der Zellen an.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Lamellen und Körnchen lassen sich keine genaueren Angaben machen, doch ist es nach den von BERTHOLD ausgeführten Reactionen höchst wahrscheinlich, dass sie beide mindestens zum grössten Theile aus proteinartigen Stoffen bestehen.

Aehnlich verhält sich nach BERTHOLD (V, 699) auch *Cystosira ericoides* u. a. spec., nur sind die Plasmaplatten hier kleiner und stets in Mehrzahl in jeder Zelle enthalten; sie liegen jedoch ebenfalls stets der Aussenwand derselben an.

Ueber die optische Wirkungsweise der Plasmaplatten lassen sich nach den in dieser Hinsicht vorliegenden sehr lückenhaften Untersuchungen keine genaueren Angaben machen, nur soviel scheint sicher gestellt, dass Fluorescenz nicht die Ursache des optischen Effektes der Plasmaplatten ist.

4. Die Bakteroiden der Leguminosenknöllchen.

In den Zellen der an den meisten Leguminosenwurzeln auftretenden Knöllchen waren schon von verschiedenen Autoren verschiedenartig gestaltete Körper beobachtet, aber allgemein für Pilze gehalten. Von BRUNCHORST (I), wurde nun aber neuerdings sehr wahrscheinlich gemacht, dass diese Gebilde als normale Bestandtheile der Knöllchenzellen und als die eigentlich funktionirenden Organe der Knöllchen anzusehen seien. Wegen ihrer Aehnlichkeit mit Bakterien hat BRUNCHORST für dieselben die Bezeichnung Bakteroiden vorgeschlagen.

Die Bakteroiden sind nun bei den verschiedenen Pflanzen verschiedenartig geformt: sie sind bald rundlich, bald stabförmig, bald auch nach Art eines Y verzweigt. Die Wurzelknöllchen ein und derselben Species enthalten jedoch stets gleichgestaltete Bakteroiden, abgesehen davon, dass dieselben im Laufe ihrer Entwicklung gewisse Gestaltveränderungen, namentlich eine beträchtliche Größen-zunahme, erleiden können.

Die Bakteroiden bestehen aus Proteinstoffen und verhalten sich gegen Tinctionsmittel ganz wie Bakterien.

Ihre Function ist noch nicht sicher festgestellt; nach den Erörterungen von BRUNCHORST ist es jedoch am wahrscheinlichsten, dass sie durch ferment-artige Zersetzung organischer Stickstoffverbindungen die Verarbeitung derselben zu Eiweissstoffen ermöglichen.

5. Die Wimperkörper der Characeen.

Im Anschluss an die Bakteroiden mögen an dieser Stelle auch die sog. Wimperkörper der Characeen kurz besprochen werden, die man leicht be-

obachten kann, wenn man z. B. eine Internodalzelle von *Nitella flexilis* durchschneidet und den Inhalt auspresst. Man findet dann in diesem neben dem Zellkern stets die kugelrunden Wimperkörperchen, die sich dadurch, dass sie an ihrer ganzen Oberfläche mit zarten Wimpern bedeckt sind, leicht von den Zellkernen unterscheiden lassen, während sie sich gegen Tinctionsmittel ganz ähnlich wie diese verhalten.

Obwohl nun die Wimperkörperchen schon 1849 von GÖPPERT und COHN (I, 686) untersucht wurden, ist die Natur derselben auch jetzt noch vollkommen zweifelhaft. So wurden dieselben noch vor Kurzem von SCHMITZ für parasitäre Organismen erklärt, während BERTHOLD (IV, 59) sie einfach für Ausscheidungen aus dem Zellsaft anspricht. Leider geben beide Autoren nicht an, auf welche Beobachtungen sie ihre Ansicht stützen. Da mir eingehendere Untersuchungen über die Wimperkörperchen zur Zeit nicht möglich waren, muss ich mich hier auf einige kurze Angaben über dieselben beschränken.

Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, dass es mit den verschiedenartigsten Tinctionsmitteln nicht gelang, irgend welche Differenzirungen an den Wimperkörperchen zu beobachten; dieselben sind ferner von sehr verschiedener Grösse und zwar finden sich im Allgemeinen in den ältesten Zellen auch die grössten Wimperkörperchen, doch kommen auch in ein und derselben Zelle sehr bedeutende Schwankungen in der Grösse vor. Sie sind unlöslich in kochender Kalilauge und Salpetersäure, werden dagegen von conc. Schwefelsäure gelöst, mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod zeigen sie unter keinem Umstande Blaufärbung, gegen das polarisierte Licht verhalten sie sich gänzlich indifferent.

Schliesslich will ich in diesem Kapitel noch nachträglich hervorheben, dass BERTHOLD (V, 702 und IV, 59) neuerdings in den Zellen einiger Thallophyten (*Bryopsis*, *Vaucheria*, *Saprolegnia*) fädige, häufig mit torulösen Aufreibungen versehene Gebilde beobachtet hat, die stets im plasmatischen Wandbeleg derselben enthalten sind und in der lebenden Zelle Bewegungen und Gestaltveränderungen zeigen. Sie bestehen aus Proteinstoffen, werden von Wasser sofort desorganisiert, lassen sich aber mit Osmiumsäure, Jod und Sublimat fixieren. Auch in den Haarzellen einiger Phanerogamen fand BERTHOLD ähnliche Gebilde, meist jedoch nur jene kugelförmigen Körper, die im Obigen bereits als Mikrosomen (cf. pag. 504) bezeichnet wurden. BERTHOLD hält diese Gebilde für Analoga der von FLEMMING in thierischen Zellen nachgewiesenen fadenförmigen Differenzierungen (cf. pag. 505).

Kapitel II.

Die Proteinkörper und Proteinkristalloide.

1. Die Proteinkörper.

Die Proteinkörper oder Aleuronkörper (Kebermehl nach Th. HARTIG) sind im Samen sämmtlicher Phanerogamen enthalten und bilden in diesen den bei weitem grössten Theil des stickstoffhaltigen Reservemateriale. Ob differenzierte Proteinkörper auch in anderen Reservestoffbehältern eine allgemeine Verbreitung besitzen, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht mit genügender Sicherheit entscheiden (cf. Th. HARTIG I, 120).

Die Entdeckung der Proteinkörper verdanken wir Th. HARTIG, der dieselben im Jahre 1855 zuerst beschrieben hat. Da sie zum Theil in Wasser löslich sind, beobachtete dieser Autor die Proteinkörper namentlich in Öl oder concentrirtem

Glycerin. Zweckmässiger ist es jedoch in den meisten Fällen die Proteinkörper vor der Beobachtung zu fixiren, was sehr vortheilhaft durch ca. 2% alkoholische Sublimatlösung geschehen kann, die zuerst von PFEFFER (II) zu diesem Zwecke angewandt wurde. Dasselbe lässt sich auch sehr gut durch eine concentrirte Lösung von Pikrinsäure in absolutem Alkohol erreichen, nur werden durch diese die Globoide (s. u.) gelöst. Die mit Pikrinsäure fixirten und gelb gefärbten Proteinkörper lassen sich direct in Canadabalsam conserviren.

Die Proteinkörper erscheinen meist als farblose, mehr oder weniger runde Körper, die ungefähr gleiche Lichtbrechung wie Stärkekörper besitzen. Nur in wenigen Fällen sind die Proteinkörper gefärbt; so beschreibt schon HARTIG (I, 109) gelbe, braune, grüne, rosenrothe und blaue Proteinkörper (cf. ferner TRECUL I, 254 und PFEFFER II, 486).

Die Grösse der Proteinkörper ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene; doch sind im Allgemeinen in den stärkeführenden Samen kleinere Proteinkörper enthalten, als in den ölhaltigen. Uebrigens zeigen auch in einer und derselben Zelle die Proteinkörper nicht unerhebliche Größenunterschiede. Bei einer Anzahl von Pflanzen, wie *Vitis*, *Bertholletia* etc., findet man auch, dass in jeder Zelle ein Proteinkorn enthalten ist, das sich von den übrigen durch viel bedeutendere Grösse unterscheidet (cf. Fig. 16, IV, 3). Dasselbe wurde von Th. HARTIG als Solitär bezeichnet; wie wir noch näher sehen werden, verhalten sich diese Solitäre bei manchen Pflanzen auch bezüglich der in ihnen enthaltenen Einschlüsse abweichend von den übrigen Proteinkörnern.

Ganz eigenartig verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von BECK (I, 563) die Samen verschiedener Leguminosen (*Vicia*, *Faba*, *Pisum* etc.); dieselben besitzen nämlich am Stiele der Cotyledonen einen grünlich gefärbten Fleck (Aleuronfleck nach BECK), in dem die Epidermisschichten häufig fast ganz von einem einzigen grüngelb gefärbten Proteinkorne erfüllt sein sollen.

Eine genauere Prüfung der Proteinkörper zeigt nun, dass dieselben keineswegs in ihrer ganzen Masse aus einer homogenen Substanz bestehen, dass der Grundmasse derselben vielmehr verschiedenartige Einschlüsse eingebettet sind; diese können sogar in vielen Fällen den bei weitem grössten Theil des Proteinkornes ausmachen. Der äusseren Erscheinung und auch der stofflichen Zusammensetzung nach lassen sich drei verschiedene Arten von Einschlüssen unterscheiden:

Proteinkristalloide, amorphe Globoide und echte Krystalle. Bevor wir jedoch auf diese Körper näher eingehen, wollen wir zunächst die chemischen und morphologischen Eigenschaften der die Einschlüsse umgebenden Grundmasse der Proteinkörper (Hüllmasse nach PFEFFER II) kurz besprechen.

1. Die Grundmasse.

Von PFEFFER (II, 434) wurde zuerst der exakte Nachweis geliefert, dass jedenfalls die grösste Menge der Grundmasse der Proteinkörper durch Proteinstoffe gebildet wird und dass namentlich fettartige, in Alkohol und Aether lösliche Verbindungen in den Proteinkörpern gänzlich fehlen.

Zwischen den verschiedenen Pflanzen bestehen jedoch insofern gewisse Abweichungen, als die Grundmasse bei manchen in Wasser vollkommen löslich ist (*Paeonia*, *Ricinus*), bei anderen nur zum Theil (*Tropaeolum majus*, *Pinus pinea*); bei wieder anderen ist die Grundmasse des Proteinkornes ganz unlöslich in Wasser, wie z. B. bei *Elaeis* (cf. PFEFFER II, 447 u. 452).

Nach neueren Untersuchungen von VINES (I—III) verhält sich die Grundmasse der Proteinkörper auch noch gegen andere Reagentien verschieden bei

verschiedenen Pflanzen. So ist dieselbe bei manchen Proteinkörnern, die in Wasser unlöslich sind, vollständig löslich in 10% Natriumchloridlösung (*Lupinus hirsutus*), bei anderen ist sie dagegen in dem genannten Reagens nur zum Theil löslich. Unter den letzteren sind dann wieder solche, bei denen die Grundmasse in 1% Sodalösung löslich ist (*Pulmonaria mollis*), bei anderen ist sie dagegen nur in verdünnter Kalilauge löslich (*Anchusa officinalis*).

In allen Fällen lässt sich aber die Grundmasse der Proteinkörner durch zum mindesten 12-stündige Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser unlöslich machen. Das Gleiche lässt sich nach PFEFFER (II, 431) auch durch Eintragen der Proteinkörner in Alkohol, der eine Spur Schwefelsäure enthält, bewirken. Der genannte Autor schliesst hieraus, dass die Löslichkeit der Grundmasse in Wasser durch die Anwesenheit eines Kaliphosphates in denselben hervorgebracht werden soll, das durch die Schwefelsäure zersetzt und unwirksam gemacht wird.

Die Grundmasse der Proteinkörner bleibt jedoch auch nach der Behandlung mit Sublimat noch leicht löslich in verdünnter Kalilauge; diese Fähigkeit verliert sie aber, wenn die Proteinkörner nach der Fixirung mit Sublimat in Wasser gekocht werden.

Ausser den Proteinstoffen scheinen nach den Untersuchungen PFEFFER's (II, 441) in den Proteinkörnern einiger Pflanzen noch geringe Mengen anderer Substanzen enthalten zu sein, die auch nach der Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser löslich sind. Ueber die chemische Beschaffenheit dieser Stoffe lässt sich jedoch nichts Sichereres angeben.

Von Interesse ist es, dass die Proteinkörner von *Paeonia*, bei denen namentlich in den mittleren Schichten des Endosperms die Grundmasse den bei weiten grössten Theil der Proteinkörner ausmacht, unter Umständen auch Schichtung zeigen können. PFEFFER (II, 499) beobachtete dieselbe namentlich als er Proteinkörner der genannten Pflanzen nach ca. 6-stündiger Digestion mit schwefelsäurehaltigem Alkohol in Wasser brachte. Nach den Untersuchungen von PFEFFER wird diese Schichtung durch das Vorhandensein von 2 verschieden leicht löslichen Proteinstoffen im Korn hervorgebracht.

Nach aussen sowohl als auch gegen die Einschlüsse ist die Grundmasse der Proteinkörner durch ein zartes Häutchen abgegrenzt, das sich durch seine Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren von der übrigen Substanz des Proteinkernes unterscheidet, wie aber bereits von PFEFFER (II, 449) nachgewiesen wurde, ebenfalls aus eiweissartigen Stoffen besteht. Man kann dasselbe am besten beobachten, wenn man die Grundmasse oder die Einschlüsse durch Zusatz von sehr verdünnter Kalilauge, Essigsäure oder Salzsäure ganz allmählich auflöst.

2. Die Krystalloide.

Die Krystalloide besitzen in den unveränderten Proteinkörnern, die man z. B. in Oel beobachtet, denselben Brechungsindex wie die Grundmasse derselben und heben sich in Folge dessen gar nicht gegen diese ab. Nach der Quellung der Proteinkörner in Wasser treten die Krystalloide aber stets deutlich hervor, da die Grundmasse in Folge stärkerer Wasseraufnahme weit mehr an Dichtigkeit verliert.

Die Krystalloide bestehen, wie leicht durch die bekannten mikrochemischen Reactionen nachgewiesen werden kann, aus Eiweissstoffen; sie sind in Wasser stets unlöslich, werden aber wie die Grundmasse der Proteinkörner von sehr verdünnter Kalilauge leicht gelöst.

Es sind nun übrigens keineswegs in den Proteinkörnern aller Samen Proteinkrystalloide anzutreffen; immerhin sind doch schon eine ganze Anzahl von Pflanzen bekannt, deren Samen krystalloidhaltige Proteinkörner besitzen (cf. PFEFFER II, 489); es verhalten sich in dieser Beziehung oft ganze Familien gleichartig, so sind z. B. alle untersuchten Coniferen, Euphorbiaceen und Cucurbitaceen durch den Besitz von Proteinkrystalloiden ausgezeichnet. Häufig verhalten sich aber auch systematisch sehr nahe stehende Species in dieser Hinsicht verschieden.

Meist ist nur ein einziges Krystalloid in einem Proteinkorn vorhanden, doch kommen hiervon Ausnahmen vor, so bei *Ricinus*, wo sehr häufig 2 oder 3 Krystalloide in einem Proteinkorn enthalten sind (cf. Fig. 16, I). Sehr zahlreiche Krystalloide finden sich häufig in den Proteinkörnern von *Elaeis*.

Auf die krystallographischen und physikalischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide werde ich am Ende dieses Kapitels zu sprechen kommen.

3. Die Globoide.

Die Globoide haben bei der Beobachtung in Oel das Aussehen von Vacuolen, weil sie einen geringeren Brechungsindex wie dieses besitzen. Sie lassen sich am besten beobachten, wenn man an entfetteten Präparaten mit sehr verdünnter Kalilauge die Grundmasse des Proteinkernes und eventuell auch die in diesem enthaltenen Krystalloide in Lösung bringt. Es bleiben dann in dem früher von dem Proteinkorn eingenommenen Raume nur die Globoide und Krystalle zurück. Zur Unterscheidung dieser kann verdünnte Essigsäure¹⁾ mit Vortheil angewendet werden, von der die Globoide leicht gelöst werden, während die alsbald näher zu besprechenden Krystalle in Essigsäure unlöslich sind.

Zu demselben Zwecke kann auch die Untersuchung im polarisierten Lichte dienen, da die amorphen Globoide optisch isotrop sind, die Krystalle aber bei gekreuzten Nicols im Polarisationsmikroskop hell aufleuchten, wie man dies

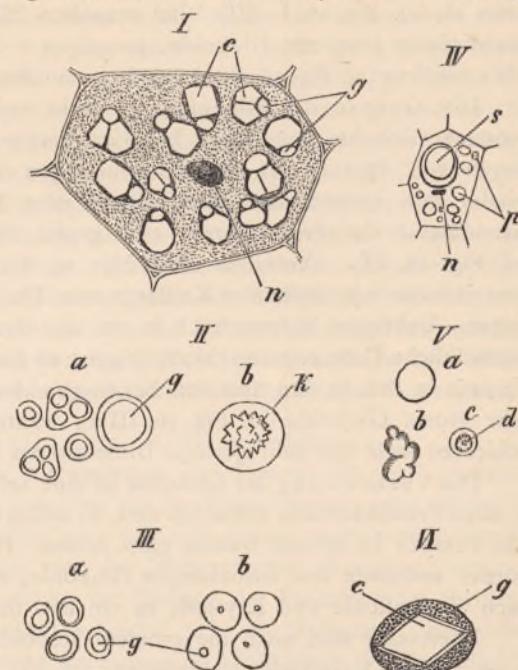


Fig. 16.

(B. 552.)

I Endospermzelle von *Ricinus communis*; c Krystalloide, g Globoide, n Zellkern (530). II Proteinkörper von *Silybum marianum*; a mit Globoiden (g), b mit Krystaldruse (k) (530). III Proteinkörper von *Paeonia*; a aus den äusseren, b aus den inneren Schichten, g Globoide (530). IV Zelle aus dem Samen von *Vitis vinifera*; s Solitär mit Globoid, p gewöhnliche Proteinkörper (250). V Globoide aus Proteinkörnern von *Vitis*; c mit einer Krystalldruse (d) im Innern (250). VI Solitär von *Elaeis guineensis*; g Globoide, c Krystalloid (250).

¹⁾ Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass zur schnellen Lösung der Globoide nur verdünnte (etwa 1%) Essigsäure dienen kann, da dieselben in concentrirter Essigsäure bedeutend schwerer löslich sind.

z. B. an den grossen Globoiden und Krystallen aus dem Samen von *Vitis vinifera* leicht beobachten kann.

Die Gestalt der Globoide weicht im Allgemeinen nur wenig von der Kugelform ab (cf. Fig. 16, I—III). Bei manchen Pflanzen finden sich jedoch auch sehr mannigfaltig gestaltete Globoide; so zeigen z. B. die von *Bertholletia excelsa* und *Vitis vinifera* (cf. Fig. 16, V, b) häufig biscuitförmige und traubenförmige Gestalten.

Die Grösse der Globoide schwankt zwischen sehr weiten Grenzen. Die grössten Globoide finden sich bei *Vitis vinifera*, wo ihr Durchmesser nach Messungen von PFEFFER (II, 465) 10μ betragen kann. In anderen Fällen sind sie wieder von unmessbarer Kleinheit, so ist z. B. bei *Elaeis* in der gesammten Grundmasse des Proteinkernes eine grosse Menge winziger Globoide vertheilt (cf. Fig. 16, VI). Dieselben sind hier so klein, dass sie nach Auflösung der Proteinmasse mit verdünnter Kalilauge zum Theil sehr lebhafte Molecularbewegung zeigen. Uebrigens können auch in ein und demselben Samen die Globoide ganz beträchtliche Grössenunterschiede zeigen; so finden sich z. B. im Endosperm von *Paeonia* in den in den äusseren Zellenschichten enthaltenen Proteinkörnern stets sehr grosse Globoide (cf. Fig. 16, III a), während die Globoide in den inneren Schichten stets nur sehr geringe Dimensionen besitzen (Fig. III b).

Die Verbreitung der Globoide ist eine sehr grosse und wenn sie auch nicht in allen Proteinkörnern enthalten sind, so sollen sie doch nach den Untersuchungen von PFEFFER in keinem Samen ganz fehlen. Die Krystalloide führenden Proteinkörner enthalten fast ausnahmslos Globoide; nur bei *Aethusa cynapium* kommen auch Krystalloide und Krystalle in ein und demselben Proteinkorne vor.

Interessant sind noch die grossen Globoide von *Vitis vinifera*, die häufig in ihrem Innern Krystalldrusen enthalten (cf. Fig. 16, V, c).

Die chemische Zusammensetzung der Globoide wurde zuerst von PFEFFER (II, 472 ff.) festgestellt; nach den Untersuchungen dieses Autors bestehen dieselben aus dem Calcium- und Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling.

Die Gegenwart von organischer Substanz in den Globoiden folgt zunächst aus der That, dass isolierte Globoide beim Glühen auf dem Deckglas sich stark schwärzen. Der nach starkem Glühen schliesslich ganz weiss werdende Rückstand ist unlöslich in Wasser, löst sich aber wie das unversehrte Globoid leicht und ohne Aufbrausen in verdünnten Säuren. Ferner hat PFEFFER (II, 476) die Verwandlung dieses amorphen Rückstandes in die charakteristischen Krystalle von phosphorsaurer Ammonmagnesia nach Zusatz von ammoniakalischer Chlorammoniumlösung beobachtet; hieraus folgt gleichzeitig die Anwesenheit von Phosphorsäure und Magnesia in den Globoiden. Calcium wurde von PFEFFER durch Zusatz einer ammoniakalischen Chlorammonium-Lösung und oxalsarem Ammonium zu den unveränderten Globoiden nachgewiesen, das die ganz allmähliche Bildung von Calciumoxalat-Krystallen bewirkte.

4. Krystalle.

Echte Krystalle besitzen in den Proteinkörnern eine bedeutend geringere Verbreitung als die Globoide. Sie sind jedoch immerhin noch ziemlich häufig anzutreffen und zwar meist nur in solchen Proteinkörnern, die keine weiteren Einschlüsse enthalten. Auch sind nur ausnahmsweise (z. B. bei *Lupinus luteus* nach PFEFFER II, 467) in ein und derselben Zelle Krystalle und Globoide führende Proteinkörner anzutreffen.

Die Beobachtung der Krystalle gelingt am sichersten in der Weise, dass man zunächst mit sehr verdünnter Kalilauge die Proteinsubstanzen in Lösung bringt und dann durch verdünnte Essigsäure das Globoid auflöst.

Die Krystalle erscheinen meist in Form von Drusen, doch kommen auch nicht selten nadelförmige Krystalle vor, ausnahmsweise auch wohl ausgebildete Prismen oder klinorhomische Tafeln. Bei manchen Pflanzen zeigt der Solitär abweichende Gestalt, so bei *Silybum marianum*, wo sich im Solitär eine grosse Krystalldruse befindet, während die anderen Proteinkörper nadelförmige Krystalle enthalten. Ebenso findet man bei *Lupinus luteus* nur in dem Solitär eine wohl ausgebildete rhombische Tafel, während die übrigen Proteinkörper kleine Globoide einschliessen.

Wie namentlich von PFEFFER nachgewiesen wurde, bestehen die Krystalle stets aus Calciumoxalat; auf die zu diesem Nachweis dienenden mikrochemischen Reactionen werden wir alsbald zu sprechen kommen. Bemerken will ich nur noch, dass die Calciumoxalatdrusen in den meisten Fällen einen aus Proteinstoffen bestehenden Kern enthalten, der nach PFEFFER (II, 471) durch Auflösen der Drusen in verdünnter Salzsäure, die etwas Jod aufgelöst enthält, nachgewiesen werden kann.

Entstehung und Auflösung der Proteinkörper.

Die Bildung der Proteinkörper, die ebenfalls von PFEFFER (II, 507) genauer untersucht wurde, beginnt erst zu einer Zeit, wo der Samen bereits seine definitive Grösse erreicht hat: es kann dieselbe auch vor sich gehen, wenn unreife Samen vor der Bildung der Proteinkörper von der Mutterpflanze abgetrennt werden. Die Einschlüsse werden sämmtlich vor der Bildung der Proteinkörper angelegt und erst beim Eintrocknen des Samens scheidet sich die Hüllmasse um diese herum aus. Von Interesse ist es, dass Entstehung und Wachsthum der Krystalloide gleichzeitig erfolgt. Nach PFEFFER hat dies darin seinen Grund, »dass mit der Besetzung der Kaliphosphate die Proteinstoffe in Wasser unlöslich werden und nun zum Wachsthum der Krystalle verwandt werden können, während das entstehende Erdsalz der gepaarten Phosphorsäure zur Vergrösserung der Globoide dient.«

Die Auflösung der einzelnen Theile des Proteinkernes bei der Keimung geschieht mit sehr verschiedener Geschwindigkeit (cf. PFEFFER II, 529). Die Hüllmasse geht nämlich schon bei der Quellung der Samen im Plasmakörper derselben auf, während die Lösung der Krystalloide etwas langsamer erfolgt, aber doch schon vollendet ist, bevor die Samenlappen aus dem Endosperme hervorbrechen.

Die Lösung der Globoide ist dagegen erst beendet, wenn der betreffende Keimling bereits einige Laubblätter entwickelt hat, während die krystallinischen Einschlüsse von oxalsaurem Kalk stets ungelöst bleiben.

2. Die Proteinkristalloide.

Ausser den bereits früher erwähnten Fällen, wo sich Proteinkristalloide in besonders differenzierten Organen des Plasmakörpers befinden (im Zellkern cf. pag. 525, in den Chromatophoren pag. 557, in den Proteinkörnern pag. 570), ist nur noch eine geringe Anzahl von Fällen bekannt, wo dieselben direkt dem Cytoplasma eingebettet sind, zum Theil sogar im Zellsaft enthalten sein sollen.

So wurden zuerst von BAILEY in den Knollen von *Solanum tuberosum* würzelförmige Körper aufgefunden, von denen COHN (II) mit Hilfe der bekannten Proteinreactionen nachwies, dass sie aus Eiweissstoffen bestehen. Sie finden sich hier namentlich in den unter den peripherischen Korkschichten gelegenen Zellen, wo sie meist in Form von sehr regelmässigen Hexaëdern auftreten. Ausserdem wurden sie später von SORAUER (I) auch in den jungen Trieben der Kartoffel-

knollen beobachtet, und zwar sollen bei diesen namentlich in den Köpfchenzellen der schnell vergänglichen Drüsensaare ein schön ausgebildetes Krystalloid enthalten sein.

Sodann hat G. KRAUS (I) in der Epidermis der Blätter von *Polypodium irroides* meist octaëderähnliche Körper aufgefunden, die in allen wesentlichen Reactionen mit den erwähnten Proteinkristalloiden übereinstimmen (cf. Fig. 17, K).

Ueber ihre physiologische Bedeutung fehlt es gänzlich an Anhaltspunkten.

Dasselbe gilt von den neuerdings von WARMING (cf. JUST, Jahresber. f. 1877, pag. 308) im Embryosack verschiedener Cycadeen beschriebenen meist spindelförmigen Gebilden, die jedoch höchst wahrscheinlich ebenfalls als Proteinkristalloide anzusehen sind.

Proteinkristalloide sind ferner noch nach den Untersuchungen von F. von HÖHNER (I, 589) in den Schleimschlüchen der primären Rinde von *Abies pectinata* und *Nordmanniana* enthalten¹⁾.

Endlich fehlen dieselben aber auch bei den Thallophyten nicht. So hat KLEIN (II), in zahlreichen Meeresalgen Proteinkristalloide nachgewiesen und zwar namentlich bei Florideen, doch außerdem auch bei einigen grünen Meeresalgen.

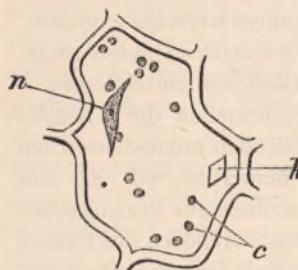
Die Kristalloide sind bei diesen Algen nach den Angaben von BERTHOLD (IV, 57) stets im Zellsaft enthalten.

Nicht in diese Kategorie gehören dagegen wohl die erst in den abgetöteten Zellen vieler Florideen durch Reagentienwirkung hervorgerufenen sogenannten Rhodosperminkristalloide (cf. darüber KLEIN II.).

Bei Pilzen wurden Proteinkristalloide ebenfalls zuerst von KLEIN (III, 337) aufgefunden und zwar in den Stielzellen der Sporangien von *Pilobolus*. Später hat dann VAN TIEGHEM (I, 24) nachgewiesen, dass Kristalloide aus eisweissartiger Substanz in den Sporangienstielen fast aller Mucorineen anzutreffen sind und dass sie bei diesen auch in den die Zygospore tragenden Schlüchen vorkommen. Ausser dem fand VAN TIEGHEM (I, 32) Proteinkristalloide nur noch bei einem auf *Mucor* schmarotzenden Ascomyceten, den derselbe als *Dimargaris crystalligena* bezeichnet.

Da die Kristalloide bei den Pilzen wie für *Pilobolus* schon von KLEIN nachgewiesen und für die übrigen von VAN TIEGHEM bestätigt wurde, auch nach der vollständigen Reife der Sporen noch erhalten bleiben, von diesen also jedenfalls niemals aufgenommen werden, so können sie offenbar nicht dieselbe Function wie die Kristalloide der Proteinkörper besitzen; es scheint vielmehr geboten, so lange nicht eine andere Bedeutung derselben nachgewiesen ist, sie mit VAN TIEGHEM einfach als Sekrete zu betrachten. Anders scheinen sich jedoch die Proteinkristalloide der Algen zu verhalten; wenigstens beobachtete KLEIN (II, 28) bei *Acetabularia* eine Auflösung derselben zur Zeit der Sporenreife.

¹⁾ Erwähnt werden mögen an dieser Stelle auch die von MOLISCH (I) als Proteinkörper bezeichneten theils spindelförmigen, theils auch ringförmigen Gebilde, die dieser Autor in der Epidermis verschiedener *Epiphyllum* spec. aufgefunden hat. Ihre chemische Zusammensetzung lässt sich leider nach den von MOLISCH angeführten Reactionen nicht bestimmen; doch ist aus ihrer Löslichkeit in absolutem Alkohol und Aether zu schliessen, dass sie nicht aus Proteinstoffen bestehen.



(B. 553.) Fig. 17.

Epidermiszelle der Blattunterseite von *Polypodium irroides*. K Proteinkristall, n Zellkern, c Chloroplasten (250).

Erwähnen will ich noch, dass VAN TIEGHEM die Substanz der Kristalloide der Pilze als Mucorin bezeichnet, ohne jedoch irgend welche genaueren Angaben über die speziellen Eigenschaften des Mucorins machen zu können.

Physikalische Eigenschaften der Proteinkristalloide.

In ihren physikalischen Eigenschaften stimmen die Proteinkristalloide in vieler Beziehung mit den echten Kristallen vollkommen überein und sind auch häufig mit der grösstmöglichen Regelmässigkeit ausgebildet; sie unterscheiden sich von diesen aber namentlich durch ihre Quellungsfähigkeit und durch die nicht vollkommene Constantz der an ihnen auftretenden Winkel. Diese Unterschiede scheinen mir denn auch wichtig genug, um die von NAEGELI eingeführte Bezeichnung derselben als Kristalloide zu rechtfertigen; ich will jedoch bemerken, dass namentlich in der neuesten Zeit verschiedene Autoren die Proteinkristalloide wieder als Eiweisskrystalle bezeichnen.

Was nun zunächst die Gestalt und krystallographischen Eigenschaften der Proteinkristalloide anlangt, so wurde bereits bemerkt, dass die be echten Kristallen unter gleichen äusseren Bedingungen bekanntlich stets constanten Winkel bei den Kristalloiden häufig eine gewisse Inconstanz zeigen. Zuerst wurde diese Thatsache von NAEGELI (VI) nachgewiesen, ebenso hat dann auch SCHIMPER (VI, 135) bei den Kristalloiden aus dem Samen von *Musa Hillii* Winkelschwankungen, die jedenfalls ausserhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler lagen, constatirt. Immerhin betragen diese Schwankungen doch stets nur wenige Grade, und es stimmen die Kristalloide im Uebrigen mit den echten Kristallen der Form nach vollkommen überein.

Bei einigen Kristalloiden ist es sogar möglich gewesen, das Krystallsystem, dem sie einzuordnen wären, festzustellen; bei den meisten sind allerdings wegen ihrer Kleinheit und unregelmässigen Ausbildung genauere Bestimmungen noch nicht gelungen.

Genauer bekannt sind bis jetzt namentlich durch die Untersuchungen von SCHIMPER (VI) reguläre und hexagonale Formen.

Dem regulären Krystallsystem gehören einerseits die Kristalloide aus verschiedenen Proteinkörpern (*Ricinus*, *Viola* etc.), andererseits diejenigen der Kartoffelknollen an, und zwar sind bei beiden auch tetraedrisch-hemiédrische Formen beobachtet. Die Kristalloide der Kartoffelknollen besitzen jedoch am häufigsten Würfelgestalt, nur ausnahmsweise finden sich an ihnen Octaëderflächen oder die Flächen eines Tetraëders. Die in den Proteinkörpern enthaltenen Kristalloide besitzen dagegen meist Octaëderform, häufig abgestumpft durch Hexaëderflächen, doch sollen nach SCHIMPER bei *Ricinus* häufig auch Tetraëderflächen auftreten.

Unter den hexagonalen Kristalloiden unterscheidet SCHIMPER drei verschiedene Arten, die jedoch sämmtlich der rhomboédrischen Hemiedrie angehören.

Zu den Kristalloiden der ersten Art gehören die aus dem Samen von *Bertholletia* und zahlreichen anderen Pflanzen; bei ihnen findet sich namentlich ein Rhomboëder sehr häufig, bei dem der spitze Winkel der Flächen nahezu 60° ($60,5^\circ$ nach SCHIMPER) beträgt. Häufig ist dieses Rhomboëder auch mit der Basis kombiniert, solche Kristalloide können dem regulären Octaëder sehr ähnlich werden. Endlich findet sich bei den Kristalloiden dieser Art auch ein zweites Rhomboëder, das dem regulären Hexaëder vollkommen gleicht. Die Kristalloide dieser Art sind optisch positiv, doch ist die Doppelbrechung derselben verhältnismässig sehr schwach.

Zu den Krystalloiden der zweiten Art rechnet SCHIMPER die aus dem Samen von *Musa Hillii*; bei diesen ist namentlich die Combination des Rhomboöders mit der Basis sehr häufig. Dieselben sind ebenfalls optisch positiv.

Optisch negativ sind dagegen die Proteinkrystalloide aus dem Samen von *Sparganium ramosum*, die sonst den Krystalloiden der ersten Art vollkommen gleichen.

Die übrigen Proteinkrystalloide sind in krystallographischer Hinsicht noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht; wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen, dass dieselben zum grössten Theile dem regulären, zum Theil aber auch dem rhombischen Krystalsystem angehören.

Von besonderem Interesse sind die Quellungserscheinungen der Krystalloide. Da ich jedoch im zweiten Abschnitte die Mechanik der Quellung oder Imbibition ausführlich besprechen werde, will ich hier nur hervorheben, dass die Quellung in einer begrenzten Wasseraufnahme besteht, dass aber gleichzeitig mit dem aufgenommenen Wasser auch in diesem gelöste Substanzen in die quellungsfähigen Körper einzudringen vermögen. So ist es denn auch z. B. erklärlich, dass die Krystalloide von Farbstoffen, wie Eosin, ganz durchdrungen werden können, was natürlich bei echten Krystallen nicht möglich ist.

Es ist ferner eine bei quellungsfähigen Körpern häufig zu beobachtende Erscheinung, dass die Menge des eingelagerten Wassers in verschiedenen Richtungen ungleich ist. Bei den Krystalloiden müssen dann natürlich mit der Quellung auch die Winkel sich ändern. So hat denn auch bereits NAEGELI (IV) Winkeländerungen von mehreren Graden während der Quellung eintreten sehen.

Von Interesse ist es jedoch, dass nach SCHIMPER's Untersuchungen (VI, 149) durch die Quellung die Symmetrieverhältnisse der betreffenden Krystalloide nicht gestört werden. Die bei der Quellung eintretende Ausdehnung der Krystalloide stimmt somit in ihrer äusseren Erscheinung mit der Wärmeausdehnung der echten Krystalle überein.

Es leuchtet ein, dass nach Obigem bei den regulären Krystalloiden Winkeländerungen überhaupt nicht eintreten können, und in der That hat denn auch SCHIMPER bei den regulären Krystalloiden von *Ricinus* beobachtet, dass diese sich auch bei der starken Quellung in sehr verdünnter Salzsäure in allen Richtungen gleich stark ausdehnen.

Bei den hexagonalen Krystallen muss ferner in der Richtung senkrecht zur Hauptachse die Quellung überall gleich stark sein, was auch nach den von SCHIMPER an den Krystalloiden von *Musa Hillii* ausgeführten Messungen vollkommen zutrifft. Offenbar kann aber die Quellungsfähigkeit in der Richtung der Hauptachse eine andere sein, als in den dazu senkrechten Richtungen, so hat denn auch in der That SCHIMPER beobachtet, dass sich an den Krystalloiden der Paranuss bei der Quellung in sehr verdünnter Salzsäure die grössere Diagonale der Rhomboöderflächen um 70% ausdehnte, während bei der kleineren Diagonale keine Änderung zu constatiren war; die bei einer solchen Quellung eintretenden Winkeländerungen betragen nach den Berechnungen von SCHIMPER über 20°, das Achsenverhältniss änderte sich von 1:2,4 zu 1:4,1. Noch auffallendere mit der Quellung verbundene Gestaltveränderungen beobachtete DUFOUR (I, 17) an den Krystalloiden der Samen verschiedener Cupressineen (namentlich *Chamaecyparis sphaeroidea*). Dieselben dehnten sich in verdünnter Kalilauge um mehr als das neunfache ihrer ursprünglichen Länge aus, während die Breite derselben sich nicht merklich änderte. Leider ist es diesem Autor in Folge der Kleinheit und unregelmässigen

Ausbildung der betreffenden Krystalloide nicht möglich gewesen, dass Krystallsystem derselben sicher festzustellen.

Was das optische Verhalten der Krystalloide anlangt, so wurde bereits mitgetheilt, dass die regulären isotrop, die hexagonalen aber schwach doppelbrechend sind. Erwähnt mag jedoch noch werden, dass zwischen den optischen Eigenschaften und dem Quellungsstadium eine zur Zeit noch gänzlich unerklärliche Beziehung besteht. Es wurde nämlich schon von SCHIMPER (VI, 154) beobachtet, dass bei den Krystalloiden von *Musa* und *Sparganium* die Anisotropie mit der Quellung in Wasser ganz bedeutend zunimmt, während die Krystalloide der Paranuss durch die Quellung in ihren optischen Eigenschaften nicht geändert werden oder sogar an Doppelbrechung verlieren. Nach DUFOUR (I) sollen die Krystalloide aus dem Samen von *Chamaecyparis* im ungequollenen Zustande sogar vollkommen isotrop sein und erst bei der Quellung anisotrop werden, und zwar soll bei ihnen die Richtung der stärksten Quellung mit der kleinste Achse des optischen Elasticitätsellipsoids zusammenfallen.

Ebenso wie die Stärkekörper und Zellmembranen zeigen die Krystalloide in einigen Fällen eine deutliche Schichtung. Dieselbe wurde von KLEIN (II, 36) bei den Krystalloiden von *Dasycladus claviformis* und von SCHIMPER (VI, 157) namentlich bei den Krystalloiden von *Musa* beobachtet. Die Schichtung tritt bei diesen schon bei der Quellung in reinem Wasser hervor, verschwindet aber vollständig wieder, wenn man die betreffenden Krystalloide eintrocknen lässt. Bei anderen Krystalloiden, wie z. B. denen der Kartoffel, wird die Schichtung erst nach stärkerer Quellung, wie sie z. B. durch verdünnte Kalilauge bewirkt wird, sichtbar. Aus dem Gesagten folgt, dass die Schichtung der Krystalloide nur dadurch hervorgebracht werden kann, dass in ihnen Schichten von ungleicher Quellungsfähigkeit mit einander abwechseln.

Kapitel 12.

Die Stärkekörper und verwandte Körper.

1. Die Stärkekörper.

1. Verbreitung. Während die im vorigen Kapitel besprochenen Proteinkörper als Reservestoffe für den Plasmakörper aufzufassen sind, liefern die Stärkekörper das zum Aufbau der Cellulosemembran nothwendige Material. Außerdem wird aber auch jedenfalls ein grosser Theil der in den verschiedenen Geweben angehäuften Stärkemengen zur Bildung der Proteinstoffe und besonders zur Unterhaltung der Athmung, der Kraftquelle der Pflanze, verbraucht.

Im Gegensatz zu den Proteinkörpern sind nun die Stärkekörper durch eine viel allgemeinere Verbreitung ausgezeichnet. Sie fehlen gänzlich nur in der grossen Klasse der Pilze, ferner bei den *Phycochromaceen*, *Diatomeen*, *Phaeophyceen* und *Rhodophyceen* und bei einigen wenigen grünen Algen (cf. SCHMITZ VIII, 144).

Bei den übrigen Pflanzen ist nun die Stärke in den verschiedenartigsten Geweben zu finden, soweit dieselben wenigstens aus lebensfähigen Zellen bestehen. Sie ist zunächst sehr verbreitet in den Reservestoffe speichernden Zellen der Samen und perennirenden Pflanzenteile. Speciell in den reifen Samen wird allerdings in den meisten Fällen (nach NAEGELI (V, 378) bei $\frac{1}{10}$ der untersuchten Gattungen) die Stärke durch fettes Oel ersetzt; und zwar können sich in dieser Beziehung auch die verschiedenen Theile ein und desselben Samens, wie nament-

lich Endosperm und Embryo, verschieden verhalten und entweder nur fettes Oel oder vorwiegend Stärke führen. Doch herrscht in dem Samen ein und derselben Art stets vollständige Constanz bezüglich der Vertheilung von Stärke und Oel, und es verhalten sich in dieser Hinsicht auch systematisch verwandte Gattungen meist gleichartig. In den Sporen der Kryptogamen ist fast ausnahmslos fettes Oel als einziger stickstoffreier Reservestoff anzutreffen; ebenso wurde in den Pollenkörnern nur bei einigen wenigen Pflanzen von NAEGELI (V, 388) Stärke gefunden.

Ausser in den Reservestoffe speichernden Zellen findet sich sodann Stärke sehr häufig in den lebhaft wachsenden Organen und in den Leitungsbahnen der Kohlehydrate, wo sie als »transitorische Stärke« eine allzu starke Anhäufung der löslichen Kohlehydrate verhindert, wenn die Zuleitung der Letzteren aus den assimilirenden Organen oder aus den Reservestoffbehältern schneller erfolgt, als der Verbrauch oder die Ableitung derselben. Aus analogen Gründen findet man endlich auch in sehr vielen Fällen eine Anhäufung von Stärke in dem Assimilationsgewebe selbst, sobald durch Assimilation in diesem eine grössere Menge von Kohlehydraten gebildet wird, als in gleicher Zeit fortgeleitet werden kann.

2. Gestalt. Die Gestalt der Stärkekörner zeigt bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr grosse Mannigfaltigkeit, wie dies namentlich aus der grossen Monographie der Stärkekörner von C. v. NAEGELI (V) ersichtlich ist. In dem nämlichen Organe ein und derselben Pflanzenart werden jedoch abgesehen von den verschiedenen Entwicklungsstadien nur geringe und innerhalb ganz bestimmter Grenzen liegende Schwankungen in der Form der Stärkekörner angetroffen, und es sind in vielen Fällen nicht nur Arten und Gattungen, sondern auch ganze Familien durch charakteristische Gestalt der Stärkekörner ausgezeichnet.

Namentlich unter den Stärkekörnern von geringer Grösse sind nun solche, die die denkbar regelmässigste Gestalt, die Kugelform, besitzen, häufig anzutreffen; dagegen findet man nur selten grössere genau oder auch nur annähernd kugelförmige Körner. Häufiger sind unter diesen linsenförmig zusammengedrückte und ovale Formen; so sind z. B. in den reifen Oosporen der Characeen grosse, linsenförmige, in den Samen der meisten Papilionaceen ovale Stärkekörner enthalten (cf. Fig. 18, I und II). Nicht selten sind auch noch bedeutend mehr in die Länge gestreckte, stab- oder spindelförmige Stärkekörner zu finden, so z. B. in der Wurzel von *Alpinia chinensis* (Galangawurzel), wie aus Fig. 18, XI, ersichtlich ist. Die grösste Verbreitung besitzen jedoch unter den Stärkekörnern von einiger Grösse die abgerundete Kegelform und die Keilform, zu diesen gehören z. B. die bekannten Stärkekörner der Kartoffel und die in Fig. 18, IV und V, abgebildeten Stärkekörner aus dem Rhizom von *Canna Warszewiczi*.

Bei manchen Pflanzen finden sich auch an den Stärkekörnern dieser Art an einer oder verschiedenen Stellen buckelartige Erhebungen, wie z. B. an den Fig. 18, VI abgebildeten Stärkekörnern aus den Schuppen von *Lathraea squamaria*.

Die merkwürdigsten Gestalten zeigen jedoch die Stärkekörner, die im Milchsaft der tropischen Euphorbiaceen enthalten sind; dieselben sind z. Th. einfach stabförmig in die Länge gestreckt, z. Th. an den Enden derartig angeschwollen, dass man sie mit Recht als knochenförmig bezeichnet hat (cf. Fig. 18, X).

Es verdient noch an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, dass die

Stärkekörner, wenn sie innerhalb einer Zelle oder eines Chromatophors dicht aneinander stossen, sich häufig gegeneinander abplatten und in Folge dessen in vielen Fällen fast ganz von ebenen Flächen begrenzt sein können. Ein prägnantes Beispiel dieser Art bieten z. B. die Endospermzellen von *Zea Mays*, die im reifen Samen fast ganz von polyédrischen Stärkekörnern erfüllt sind, die nur durch ganz zarte Plasmaballen von einander getrennt werden (cf. Fig. 18, III).

Nicht selten findet man auch, dass eine Anzahl mehr oder weniger polyédrischer Körner zusammen ein abgerundetes Ganze bilden; man bezeichnet dann diesen Complex als zusammengesetztes Stärkekorn und die Theile, aus denen dasselbe besteht, als Theilkörper. Die Zahl und Grösse der Theilkörper kann sehr verschieden sein; so sind z. B. in Fig. 18, VIII zusammengesetzte Stärkekörper aus der

I Stärkekorn aus einem reifen Oogonium von *Chara foetida* (150). II Id. aus dem Samen von *Pisum sativum* (250). III Endospermzelle von *Zea Mays*; n Zellkern (150). IV und V Stärkekörner aus der Knolle von *Canna Warszewiczi* (250). VI Id. aus den Schuppen von *Lathraea squamaria* (150). VII Zusammengesetztes Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* (530). VIII Id. aus der Sassafraswurzel (250). IX Id. aus dem Samen v. *Tinnantia fugax* (530). X Stärkekörner aus dem Milchsaft von *Euphorbia splendens* (150). XI Id. aus dem Wurzelstock v. *Alpinia Galanga* (140).

Sassafraswurzel dargestellt, die aus 3—5 Theilkörpern bestehen, während bei dem Fig. 18, VII abgebildeten Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* die Zahl der Theilkörper eine ganz bedeutende ist. Nach Berechnungen von NAEGELI (V, 14) kommen bei dieser Pflanze Stärkekörner mit 14000 Theilkörpern vor. Noch grösser ist die Zahl der Theilkörper bei den Stärkekörnern aus dem Samen von *Spinacia glabra*, die nach NAEGELI bis 30000 betragen kann.

Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Theilkörpern ist im Allgemeinen ein sehr lockerer, sodass die zusammengesetzten Stärkekörner meist schon durch mässigen Druck in diese zerlegt werden können, und auch häufig schon bei unvorsichtiger Präparation ganz auseinander fallen. In manchen Fällen ist jedoch die Verwachsung der Stärkekörner eine so innige, dass die Trennungslinien zwischen den einzelnen Theilkörpern meist gar nicht mehr wahrnehmbar sind. Dies ist z. B., wie schon von NAEGELI (V, 477) beobachtet wurde, bei den im Samen der Commelinaceen enthaltenen Stärkekörnern der Fall. Diese erhalten

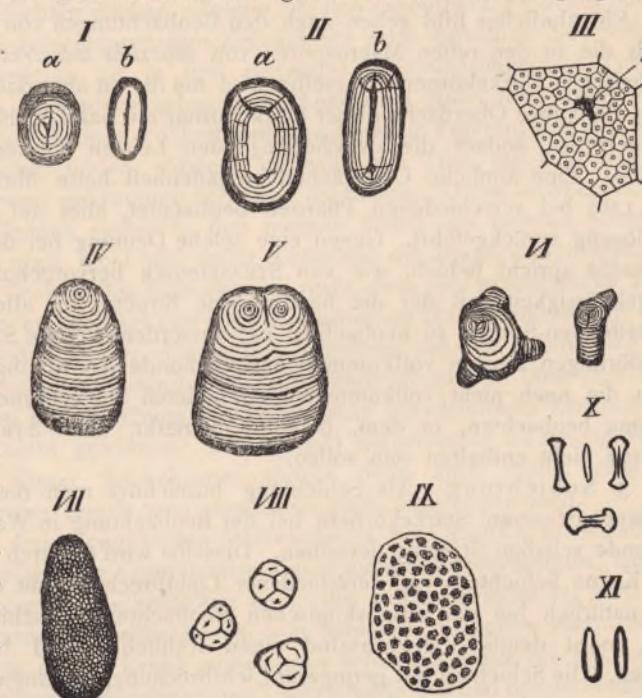


Fig. 18. (B. 554.)

dadurch, dass in ihnen außerdem der Kern der Theilkörper gerade sehr deutlich hervortritt, ein eigenartiges Aussehen, das man am besten mit einem Querschnitt durch ein Bastbüschel vergleichen kann (cf. Fig. 18, IX).

Ein ähnliches Bild geben nach den Beobachtungen von STRASBURGER (I, 155) auch die in den reifen Macrosporen von *Marsilia salvatrix* und *M. macrocarpa* enthaltenen Stärkekörper. Dasselbe wird bei diesen aber dadurch hervorgebracht, dass die ganze Oberfläche dieser Stärkekörper mit halbkugelförmigen Vertiefungen bedeckt ist, sodass die zwischenliegenden Leisten ein regelmässiges Netzwerk bilden. Eine ähnliche Oberflächenbeschaffenheit hatte übrigens schon NAEGELI (V, 126) bei verschiedenen Pflanzen beobachtet, aber auf eine ungleichmässige Auflösung zurückgeführt. Gegen eine solche Deutung bei den Stärkekörpern von *Marsilia* spricht jedoch, wie von STRASBURGER hervorgehoben wird, die grosse Regelmässigkeit, mit der die beschriebene Structur an allen Stärkekörpern der betreffenden Sporen zu beobachten ist; außerdem konnte STRASBURGER eine den netzförmigen Leisten vollkommen entsprechende Anordnung der Mikrosomen in dem die noch nicht vollkommen ausgebildeten Stärkekörpern umgebenden Cytoplasma beobachten, in dem, beiläufig bemerkt, nach STRASBURGER Chromatophoren nicht enthalten sein sollen.

3. Schichtung. Als Schichtung bezeichnet man die namentlich an den meisten grösseren Stärkekörpern bei der Beobachtung in Wasser deutlich hervortretende schalige Structur derselben. Dieselbe wird dadurch hervorgebracht, dass im Korne Schichten von verschiedener Lichtbrechung mit einander abwechseln, die natürlich bei der mikroskopischen Beobachtung verschieden hell erscheinen und meist deutlich abwechselnd einen röthlichen und bläulichen Schimmer zeigen. Die Schichten mit geringerer Lichtbrechung, die einen röthlichen Schimmer besitzen, werden gewöhnlich als die »weichen«, die mit bläulichem Schimmer als die »dichten« Schichten bezeichnet.

Es verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass die äusserste Schicht der Stärkekörper in jedem Altersstadium derselben stets eine dichte ist und dass bei unverletzten Stärkekörpern höchst wahrscheinlich niemals weiche Schichten die Oberfläche berühren. Dahingegen besteht die innerste Partie aller grösseren und deutlich geschichteten Stärkekörper stets aus weicher Substanz. Bei vielen Stärkekörpern hebt sich sogar lediglich diese innere durch schwache Lichtbrechung ausgezeichnete Partie des Stärkekornes deutlich ab; man bezeichnet dieselbe gewöhnlich als den Kern des Stärkekorns. Bei einer grossen Zahl von Stärkekörpern ist jedoch weder Schichtung noch ein Kern wahrzunehmen und zwar gibt es auch ziemlich grosse Stärkekörper, die selbst bei den stärksten Vergrösserungen vollkommen homogen erscheinen; bei diesen kann namentlich das optische Verhalten über die feinere Structur Aufschluss geben.

Was nun die Gestalt und Gruppierung der einzelnen Schichten bei den verschiedenen Stärkekörpern anlangt, so bilden dieselben bei den kugelförmigen Stärkekörpern um den Mittelpunkt derselben herum concentrische Kugelschalen; bei diesen fällt also das Schichtenzentrum oder der Kern mit dem mathematischen Mittelpunkte des Stärkekornes zusammen. Aehnlich verhalten sich auch die linsenförmigen und ovalen Stärkekörper, die meist auch einen entsprechend gestalteten Kern besitzen, während die Schichtdicke überall annähernd gleich ist (cf. Fig. 18, I und II). Bei den kegel- und keilförmigen Stärkekörpern nimmt dagegen das Schichtenzentrum stets eine mehr oder weniger exzentrische Lage ein (cf. Fig. 18, IV), und man kann bei diesen somit zwischen dem orga-

nischen Mittelpunkte des Kornes, dem Kerne, und dem mathematischen Mittelpunkte unterscheiden. Der erstere kann nun sowohl dem spitzeren, als auch dem stumpferen Ende des Stärkekorns mehr genähert sein.

Die einzelnen Schichten müssen offenbar bei den exzentrisch gebauten Stärkekörpern auf der dem Schichtenzentrum abgekehrten Seite derselben eine viel bedeutendere Dicke besitzen als in den diametral gegenüberliegenden Partien. Namentlich bei stark exzentrisch gebauten Stärkekörpern findet man jedoch sehr häufig, dass nicht alle Schichten vollkommen geschlossene Figuren, die den Kern vollständig einschliessen, bilden, sondern vielmehr zum Theil nur Kugelschalen oder mehr oder weniger gekrümmte Scheiben darstellen. Diese unvollständigen Schichten bestehen jedoch sicher in den meisten Fällen aus weicher Substanz, und es ist zur Zeit noch nicht mit voller Sicherheit die Frage entschieden, ob die äusserste dichte Schicht der Stärkekörper nicht stets eine geschlossene Figur darstellt; denn wenn es auch bei den stark exzentrischen Stärkekörpern, wie z. B. denen von *Canna* oder *Phajus*, häufig den Anschein hat, als wenn auch die meisten weichen Schichten vollständig bis zum Rande gingen, so lässt sich doch in Folge der starken Lichtbrechung am Rande eine unzweifelhafte Beobachtung in dieser Hinsicht nicht gewinnen. Das alsbald eingehender zu besprechende optische Verhalten dieser Stärkekörper spricht denn auch dafür, dass die Schichten am äussersten Rande zum mindesten stark umgebogen sind.

Namentlich bei den exzentrischen Stärkekörpern wird endlich noch dadurch in vielen Fällen eine weitere Complication der Schichtung herbeigeführt, dass in einem Korne mehrere Kerne enthalten sind, die zunächst jeder für sich von einer mehr oder weniger grossen Anzahl von Schichten umgeben sind, auf die dann schliesslich dem ganzen Korne gemeinsame Schichten folgen (cf. Fig. 18, V). NAEGELI bezeichnet diese Stärkekörper zum Unterschiede von den bereits erwähnten zusammengesetzten Körnern, bei denen gemeinsame Schichten stets fehlen, als halbzusammengesetzte Stärkekörper.

Die Ursache der Schichtung haben wir nach der bis vor Kurzem allgemein anerkannten Theorie von NAEGELI in dem verschiedenen Wassergehalt der einzelnen Schichten zu sehen und zwar müssen danach die weicheren, röthlich erscheinenden Schichten wasserreicher, die dichteren wasserärmer sein. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie können wir mit NAEGELI in der That sache erblicken, dass trockene Stärkekörper keine Schichtung zeigen.¹⁾ Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man ausgetrocknete Stärkekörper von *Canna* oder *Solanum tuberosum*, die im feuchten Zustande durch starke Schichtung ausgezeichnet sind, in concentrirtem Glycerin oder besser in Nelkenöl oder Canadabalsam beobachtet. Man wird dann selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Schichtung mehr nachzuweisen im Stande sein. Dass dies jedoch kein durch das abweichende Lichtbrechungsvermögen der Einschlussmittel hervorgebrachter rein optischer Effekt sein kann, ist wohl eigentlich selbstverständlich, geht aber auch daraus mit voller Evidenz hervor, dass Stärkekörper,

¹⁾ Die Richtigkeit der von NAEGELI (V, 51) mitgetheilten Beobachtung, dass die Schichtung auch in absolutem Alkohol verschwinden soll, ist neuerdings von STRASBURGER (I, 151) bestritten worden, der auch nach längerem Aufenthalt in absolutem Alkohol eine deutliche Schichtung an den Stärkekörpern beobachtet hat. Dies würde jedoch gegen obige Theorie nichts beweisen, da einerseits zweifelhaft ist, ob absoluter Alkohol der Stärke alles Wasser zu entziehen vermag und auf der anderen Seite auch die Möglichkeit einer geringen Imbibition von wasserfreiem Alkohol keineswegs ausgeschlossen ist.

wenn sie feucht in Oel oder Canadabalsam eingebettet werden, die Schichtung deutlich zeigen; ferner kann man sich auch bei den in Glycerin liegenden Stärkekörnern deutlich davon überzeugen, dass bei Wasserzutritt die Schichtung stets gleichzeitig mit der Quellung deutlich sichtbar wird.

Es kann somit als eine vollkommen sichergestellte Thatsache gelten, dass die Schichtung erst durch die Wasseraufnahme hervorgerufen wird und somit nur auf einer ungleichen Quellungsfähigkeit der verschiedenen Schichten beruhen kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle erwähnen, dass neuerdings mehrfach abweichende Ansichten von verschiedenen Autoren vertheidigt sind. So hat zuerst SCHIMPER (V) die Ansicht ausgesprochen, dass die Stärkekörner als Sphaerokristalloide aufzufassen seien und A. MEYER (III) hat dann später die Schichtung der Sphaerokristalle und Stärkekörner für identisch erklärt. Nun beruht aber die Schichtung der Sphaerokristalle, die an diesen durch einen periodischen Wechsel der Krystallisationsbedingungen hervorgebracht wird, darauf, dass in demselben compacte mit porösen Schichten abwechseln, von denen die letzteren aus radial angeordneten Nadeln bestehen.¹⁾ Von diesem Bau der Sphaerokristalle kann man sich, wenigstens bei denen des Inulins, leicht überzeugen, wenn man Schnitte durch grössere Sphaerokristalle austrocknen lässt, es dringt dann, wie dies übrigens schon von NAEGELI und SCHWENDENER (I, 422) für die Sphaerokristalle von *Acetabularia* angegeben wird, Luft zwischen die einzelnen Nadeln ein und lässt die porösen Schichten mehr oder weniger dunkel erscheinen, während die zwischenliegenden Schichten vollkommen durchsichtig bleiben. Aehnliche Verhältnisse liegen nun aber bei den Stärkekörnern offenbar nicht vor.

Ebenso scheinen mir nun ferner auch die von STRASBURGER (I, 147—166) entwickelten Anschauungen über das Wesen der Schichtung der nötigen mechanischen Klarheit zu entbehren. Nach diesen soll ein regelmässiger Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Schichten im Stärkekorn überhaupt nicht vorhanden sein. Es soll vielmehr das ganze Stärkekorn aus einzelnen Lamellen sich aufbauen, »die sich mehr oder weniger vollständig gleichen.« Die Berührungsflächen (Adhäsionsflächen) dieser Lamellen sollen sich aber nach STRASBURGER als dunkle Linien abheben und zwar sollen die dunkleren Linien längere Pausen in der Schichtenbildung andeuten. Nur ausnahmsweise sollen auch optische Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Lamellen oder Lamellencomplexen den optischen Effekt verstärken.

Wodurch nun aber in den gewöhnlichen Fällen die dunklen Linien zwischen den einzelnen Lamellen hervorgerufen werden, ist mir leider aus den STRASBURGER'schen Erörterungen nicht klar geworden. Offenbar kann doch aber zwischen 2 Lamellen von gleicher optischer Dichtigkeit, wenn dieselben auch zu noch so verschiedener Zeit entstanden sein mögen, nur dann eine dunkle Linie auftreten, wenn sich zwischen denselben eine Substanz von abweichender Lichtbrechung befindet, und man könnte doch wohl allein die Annahme machen, dass zwischen den einzelnen Lamellen Wasserschichten vorhanden wären; diese müssten aber doch um den beobachteten optischen Effect hervorrufen zu können, eine so beträchtliche Dicke haben, dass ein fester Zusammenhang zwischen den einzelnen Schichten gar nicht möglich wäre. Endlich habe ich auch für die Thatsache, dass die Schichtung beim Austrocknen der Stärkekörner verschwindet und bei mässiger Quellung am deutlichsten ist, in den STRASBURGER'schen Deductionen vergeblich nach einer Erklärung gesucht.

Im Anschluss an die Schichtung will ich noch bemerken, dass an den Stärkekörnern auch in tangentialer Richtung geringe Verschiedenheiten vorzukommen scheinen. Dieselben lassen sich zwar am unveränderten Korn nicht beobachten; schon NAEGELI (V, 62) hatte jedoch aus gewissen Auflösungerscheinungen der

¹⁾ HANSEN (IV) unterscheidet allerdings bei den Sphaerokristallen zwischen amorphen und krystallinischen Schichten. Ich muss jedoch beide für krystallinisch halten, da ich mich an feinen Schichten von Inulinsphaerokristallen sicher davon überzeugen konnte, dass nicht nur beide Schichten optisch anisotrop sind, sondern auch die gleiche Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids zeigen.

Stärkekörner auf Verschiedenheiten in der Substanz der einzelnen Schichten geschlossen. Neuerdings hat STRASBURGER (I, 149) beobachtet, dass die Stärkekörner von *Phajus grandifolius* bei ganz allmählicher Quellung in verdünnter Kalilauge in einem gewissen Stadium eine feine radiale Structur erkennen lassen, die nach den Ausführungen des genannten Autors nicht auf feine Risse zurückgeführt werden kann. Aehnliche Beobachtungen hat neuerdings auch A. MEYER (V) gemacht.

4. Optisches Verhalten. Die Untersuchung der Stärkekörner mit Hilfe des Polarisationsmikroskops hat ergeben, dass bei denselben die eine Achse des optischen Elasticitätsellipsoides stets senkrecht auf der Schichtung steht, während die beiden anderen Achsen in die Ebene der Schichtung fallen, höchst wahrscheinlich aber unter sich gleich sind. Die Stärkekörner verhalten sich also in optischer Beziehung ganz so, als wenn sie aus einachsigen Krystallnadeln zusammengesetzt wären.

Zur Erklärung des optischen Effektes der Stärkekörner mag die beistehende Fig. 19 dienen, in der der grosse Kreis einen Medianschnitt durch ein centrisches Stärkekorn, die Ellipsen 1—8 die Orientirung der Elasticitätsellipsen in den betreffenden Partien und die Linien AB und CD die Polarisationsebenen der beiden (gekreuzten) Nicols angeben sollen. Es leuchtet zunächst ein, dass die Achsen der Ellipsen 1, 3, 5 u. 7 mit den Polarisationsebenen der Nicols zusammenfallen; in diesen Partien wird also das Stärkekorn nicht verändernd auf das polarisierte Licht einwirken, und es muss dasselbe hier also auch wie das Gesichtsfeld dunkel erscheinen. Dagegen bilden nun aber die Achsen der zwischenliegenden Ellipsen 2, 4, 6 u. 8 Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen der Nicols und es müssen sich diese Partien ganz so verhalten wie ein in Diagonalstellung befindliches Gypsplättchen und je nach ihrer Dicke höhere oder niedere Farben der NEWTON'schen Farbenscala zeigen. Die zwischenliegenden Partien werden endlich aus naheliegenden Gründen entsprechende Übergangsfarben zeigen müssen. Als Gesamtbild erhalten wir also ein helles vierarmiges Kreuz, dessen Arme mit den Polarisationsebenen der Nicols Winkel von 45° bilden.

Ein ganz ähnliches Bild erhält man natürlich nach Einschaltung eines Gypsplättchens in Diagonalstellung. Nur werden dann zwei gegenüberliegende Quadranten Additions- und die beiden anderen Subtractionsfarben zeigen müssen, indem bei den ersten die gleichen optischen Achsen des Stärkekornes und des Gypsplättchens in dieselbe Richtung fallen, in den anderen aber senkrecht auf einander stehen; es ist dies Verhältniss ebenfalls aus Fig. 19 sofort ersichtlich, wenn wir uns durch die grosse gestrichelte Ellipse die optische Elasticitätsellipse des Gypsplättchens dargestellt denken. Offenbar müssen bei einer solchen Orientirung die Quadranten 2 und 6 Additionsfarben, die Quadranten 4 und 8 Subtractionsfarben zeigen.

Ebenso wie ein solcher Medianschnitt muss sich nun auch die vollständige Kugel verhalten, da die übrigen Partien den optischen Effect nur zu verstärken, nicht aber zu verändern vermögen (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 351).

Die Stärkekörner zeigen nun auch in der That ganz den obigen Erörterungen entsprechend stets ein helles vierarmiges Kreuz im Polarisationsmikroskop, das jedoch nur bei den centrisch gebauten Stärkekörnern eine regelmässige Gestalt hat, während bei den exzentrischen Körnern der Durchschnittspunkt des Kreuzes stets mit dem Schichtencentrum zusammenfällt. Der letztere Fall wird durch die

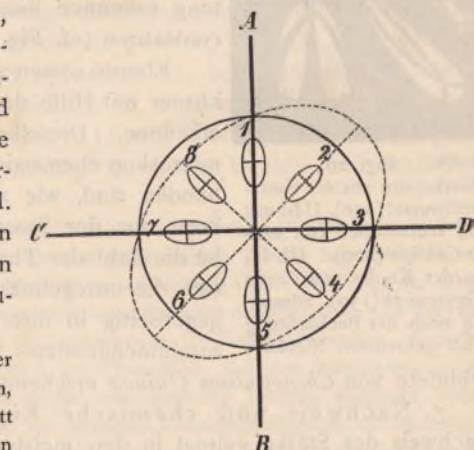
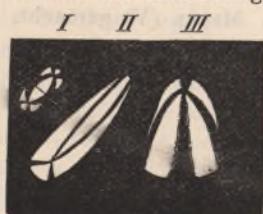


Fig. 19. (B. 555.)

Fig. 20, III, demonstriert, die ein Stärkekorn aus einer Knolle von *Canna Warszewiczsii* bei gekreuzten Nicols darstellt.

Ich will noch besonders hervorheben, dass bei den Stärkekörnern, die keine Schichtung erkennen lassen, mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes die feinere Structur derselben festgestellt werden kann; so ist es z. B. leicht bei den Stärkekörnern von *Alpinia Galanga*, die wenigstens an dem mir zu Gebote stehenden Material keine Spur von Schichtung erkennen liessen, den stark exzentrischen Bau zu constatiren (cf. Fig. 20, II).



(B. 556.) Fig. 20.

I Stärkekorn aus der Sassafraswurzel (250). II Id. aus dem Wurzelstock von *Alpinia Galanga* (200). III Id. aus der Knolle von *Canna Warszewiczsii* (150). Sämtlich nach der Beobachtung bei gekreuzten Nicols. zusammengesetztes Stärkekorn wie das Fig. 18, VIII, abgebildete von *Chenopodium Quinoa* erscheint in Folge dessen vollkommen neutral.

5. Nachweis und chemische Eigenschaften. Der mikrochemische Nachweis der Stärke gelingt in den meisten Fällen leicht durch Jodlösung, mit der die Stärkekörner, abgesehen von einigen alsbald näher zu besprechenden Ausnahmen eine je nach der Concentration indigoblau bis schwarze Färbung annehmen. Handelt es sich jedoch um den Nachweis sehr geringer Stärkemengen in grösseren Gewebecomplexen, so ist es zweckmässig, die eventuell vorhandenen Farbstoffe zunächst zu extrahieren und die Proteinstoffe, die die Reaction durch starke Braunkärbung verdecken könnten, zu zerstören. Man erreicht diesen Zweck am besten, wenn man nach der zuerst von A. MEYER (I) angewandten Methode mit Alkohol extrahierte Pflanzenteile in concentrirte wässrige Chloralhydratlösung, die etwas Jod aufgelöst enthält, einträgt. Es lassen sich auf diese Weise leicht grössere Pflanzenteile vollkommen durchsichtig machen, und es sind in ihnen dann die durch Quellung noch bedeutend vergrösserten Stärkekörner in Folge ihrer blauen Farbe stets deutlich sichtbar.

Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser, erleidet aber in heissem Wasser zunächst starke Quellung und wird bei längerem Kochen mit Wasser vollständig in Lösung übergeführt. Aus dieser Lösung (Kleister), die sich mit Jod ebenfalls indigoblau färbt, kann die Stärke durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Alkohol, Gerbsäure und Barytwasser, wieder gefällt werden.

Die procentische Zusammensetzung der Stärke entspricht nach den neusten Analysen der Formel $C_6H_{10}O_5$ (cf. BEILSTEIN I, 868); die Stärke stimmt also in dieser Beziehung mit der Cellulose vollständig überein. Ueber die Structur des Stärkemoleküls lassen sich jedoch zur Zeit noch keine irgendwie zuverlässigen Angaben machen, und es ist auch noch nicht einmal mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Substanz aller Stärkekörner ein einheitliches chemisches Individuum darstellt.

Als sichergestellt können wir es jedoch wohl ansehen, dass die früher von C. NAEGELI aufgestellte und vertheidigte Ansicht, nach der die Stärkekörner stets aus zwei verschiedenartigen Substanzen bestehen sollten, von denen die eine mit der Cellulose identisch sein sollte, die andere aber, die Granulose, sich allein

mit Jod blau färben sollte, den Thatsachen nicht entspricht. NAEGELI stützte diese seine Ansicht namentlich auf die Beobachtung, dass man durch verschiedenartige Substanzen, besonders durch Speichelferment sowie durch verdünnte Säuren die Stärkekörner derartig verändern kann, dass sie bedeutend substanzärmer erscheinen und sich mit Jod nicht mehr blau färben, sondern zunächst violett, dann weinrot und schliesslich rein gelb. NAEGELI hielt nun diese sogenannten Stärkeskelette, die in ihrer äusseren Form mit den unversehrten Körnern vollständig übereinstimmen und meist auch deutliche Schichtung zeigen, für Cellulose. Von WALTER NAEGELI (I) wurde aber der Nachweis geliefert, dass sie aus einem Umwandlungsprodukt der Stärke, dem Amylodextrin, bestehen, das in frischen Stärkekörnern im Allgemeinen nicht enthalten ist, aber auch bei der Lösuug derselben durch verdünnte Säuren gleichzeitig in Lösung übergeht. Aus Amylodextrin entsteht dann erst durch weitere Einwirkung der Säure Dextrin und schliesslich Maltose.

Das Amylodextrin ist dadurch ausgezeichnet, dass es in kaltem Wasser fast unlöslich ist, dagegen durch Wasser von 60° leicht gelöst und aus einer solchen Lösung beim Erkalten nicht wieder ausgeschieden wird. Dagegen scheidet sich beim Abdampfen oder Gefrieren der Lösung das Amylodextrin aus dieser in Form eigenthümlicher krystallinischer Scheibchen ab, die aus radial angeordneten Nadeln bestehen und auch wohl als Diskokristalle bezeichnet werden. Dieselben unterscheiden sich in optischer Hinsicht dadurch ganz wesentlich von den Stärkekörnern, dass bei ihnen das dunkle Kreuz bei gekreuzten Nicols eine diagonale Stellung einnimmt, woraus sich der Schluss ziehen lässt, dass keine Achse des optischen Elasticitätsellipsoids mit dem Radius der Diskokristalle zusammenfällt (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 359). Reine wässrige Jodlösung färbt nach W. NAEGELI die Amylodextrinkristalle nicht, dagegen sollen Lösungen dieser Substanz durch Zusatz von wenig Jod violett, durch grössere Jodmengen aber purpurrot gefärbt werden. Aus den mit Jod versetzten Lösungen soll sich endlich das Amylodextrin durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Salzsäure und Kochsalz, mit schön blauer Farbe fallen lassen.

Ausserdem zeigte W. NAEGELI aber auch, dass durch fortgesetzte Einwirkung verdünnter Säuren schliesslich die gesamme Masse des Stärkekornes aufgelöst werden kann. Es liegt somit kein Grund mehr vor, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen im Stärkekorn anzunehmen und es scheint geboten, wie dies neuerdings von A. MEYER (IV) hervorgehoben wurde, die Ausdrücke Stärkecellulose und Granulose ganz zu vermeiden und einfach von einer Stärkesubstanz zu reden, mag dieselbe nun aus einem einheitlichen chemischen Individuum oder aus einer Gruppe isomerer Körper bestehen.

Einen Beweis für die letztere Annahme hat man vielfach darin gesehen, dass nicht alle Stärkekörner bei der Behandlung mit Jod dieselbe Färbung zeigen. So hat NAEGELI (V, 192) zuerst darauf hingewiesen, dass die Stärkekörner im Samenmantel von *Chelidonium majus* sich mit Jod braunrot färben; später haben dann noch verschiedene Autoren bei einigen anderen Pflanzen Stärkekörner aufgefunden, die sich mit Jod entweder ganz oder zum Theil roth färben (cf. A. MEYER V, 338). Weit häufiger finden sich allerdings solche Körner, die bei der Behandlung mit Jod eine intermediäre Farbe zwischen Roth und Blau, also verschiedene violette Farbtöne zeigen.

Nach den Untersuchungen von SHIMOVAMA (I) und A. MEYER (V) ist es jedoch wahrscheinlich, dass das abweichende Verhalten dieser Stärkekörner dadurch hervorgebracht wird, dass dieselben außer echter Stärkesubstanz mehr oder weniger grosse Mengen von Amylodextrin und Dextrin enthalten. Diese Substanzen müssen natürlich in den sich vollkommen roth färbenden Stärkekörnern in reichlichster Menge vorhanden sein.

Anhangsweise mag an dieser Stelle schliesslich noch eine Substanz erwähnt werden, die mit der Stärkesubstanz darin übereinstimmt, dass sie mit Jod eine schön blaue oder rothe Färbung annimmt. Dieselbe ist aber stets im Zellsaft gelöst und wird deshalb auch jetzt noch häufig als lösliche oder formlose Stärke bezeichnet, obwohl ihre chemische Zusammensetzung noch völlig unbekannt ist; die sogen. lösliche Stärke kommt übrigens nur in den Epidermiszellen einiger weniger Pflanzen vor (cf. DUFOUR II).

6. Entstehung und Wachsthum. Wie bereits pag. 556 hervorgehoben wurde, entstehen die Stärkekörner jedenfalls in vielen Fällen innerhalb oder an der Oberfläche von Chromatophoren; wir mussten jedoch zur Zeit die Frage noch unentschieden lassen, ob nicht auch dem Cytoplasma die Fähigkeit der Stärkebildung zukommt. Jedenfalls kann aber soviel als sichergestellt gelten, dass sich Stärkekörner nur in solchen Zellen, die lebensfähiges Plasma besitzen, bilden können. So wurde namentlich für die stärkeführenden Zellen des Holzes von SCHORLER (I) der Nachweis geliefert, dass dieselben, solange in ihnen eine periodische Bildung und Auflösung von Stärke stattfindet, auch stets einen Plasmakörper und Zellkern besitzen.

Dementsprechend unterbleibt die Stärkebildung auch gänzlich in den Gefässen und Tracheiden. Von dieser Regel ist zur Zeit nur eine Ausnahme bekannt; es finden sich nämlich, wie von FISCHER (V) nachgewiesen wurde, im Blattstielausnahmslos vereinzelte stärkeführende Tracheen und Tracheiden; es ist nun aber FISCHER durch eine geeignete Präparationsmethode gelungen, in den stärkeführenden Gefässen stets auch Plasmareste nachzuweisen, während er Zellkerne nur in den stärkeführenden Tracheiden beobachteten konnte.

Während die älteren Autoren zumeist annehmen, dass das Wachsthum der Stärkekörner einfach durch Auflagerung neuer Schichten erfolgte und sich somit in gleicher Weise wie das Wachsthum der Krystalle abspielte (Appositionstheorie), hat NAEGELI in seinem bereits mehrfach citirten Werke eine Theorie über das Wachsthum der Stärkekörner aufgestellt und in exactester Weise begründet, nach der dasselbe durch Einlagerung neuer Stärkemoleküle in die Masse des wachsenden Stärkekornes bewirkt wird (Intussusceptionstheorie). Neuerdings sind jedoch verschiedene Autoren wieder für die ältere Anschauung eingetreten und haben auch in der That einige Beobachtungen mitgetheilt, die in einigen untergeordneteren Punkten eine geringe Modification der NAEGELI'schen Theorie nothwendig zu machen scheinen. Es ist jedoch zur Zeit noch unmöglich eine definitive Entscheidung zwischen der Appositions- und Imbibitionstheorie zu treffen, und ich muss mich hier darauf beschränken, die zu Gunsten jeder der beiden Theorien angeführten Beobachtungen zusammenzustellen und, soweit dies ohne eingehendere Detailuntersuchungen möglich ist, kritisch zu beleuchten.

Nach der NAEGELI'schen Theorie beruht das Wachsthum der Stärkekörner darauf, dass das zunächst ausgeschiedene homogene Stärkekorn nicht nur Wasser, sondern auch die zur Vermehrung des Stärkekorns dienende Lösung (Glycose?) in seine Micellarinterstitien aufzunehmen vermag. Dadurch wird nun einerseits ein Wachsthum der das Stärkekorn aufbauenden Micellen bewirkt, andererseits können auch neue Micellen zwischen den alten gebildet werden. Beide Processe müssen natürlich vorwiegend in der Richtung des geringsten Widerstandes stattfinden. NÄGELI (V, 243—331) zeigt nun auch durch exact molecular-mechanische Deduktion, wie durch ein solches Wachsthum Spannungen entstehen, die die inneren Partien auszudehnen suchen, und, wenn eine Einlagerung neuer Stärkemoleküle nicht in gleicher Weise erfolgt, die Entstehung eines substanzärmeren wasserreichen Kernes bewirken. Ebenso können diese Spannungen durch Spaltung

homogener Schichten die Entstehung weicher Schichten innerhalb dichterer Schichten bewirken. Dass um diese Spannungen ganz in der Weise, wie sie die Theorie verlangt, auch wirklich vorhanden sind, wird von NAEGELI direkt nachgewiesen. Ueberhaupt zeichnet sich seine Theorie, wie hier leider aus Mangel an Raum nicht näher auseinandersetzt werden kann, dadurch aus, dass sie mit allen bekannten Thatsachen im vollen Einklang steht und sich als eine nothwendige logische Folgerung aus den von ihm entwickelten Ansichten über die Molekularstructur organischer Substanzen ergibt.

Demgegenüber hat es nun von den Anhängern der Appositionstheorie bislang Niemand unternommen, eine wirklich ausgebildete Theorie aufzustellen. Dieselben haben sich vielmehr meist auf den Nachweis beschränkt, dass die von NAEGELI für seine Intussusceptionstheorie angeführten Beweise auch im Sinne der Appositionstheorie gedeutet werden können. Exakte Beweise für die Richtigkeit der Appositionstheorie habe ich vergeblich in den Schriften dieser Autoren gesucht. Denn die von SCHIMPER (V, 186) constatirte Thatsache, dass unter Umständen corrodire Stärkekörner von neuer Stärkesubstanz umhüllt werden, beweist doch nur, dass diese durch theilweise Resorption veränderten Stärkekörner eines Wachsthums durch Intussusception unfähig sind und zunächst durch Auflagerung einer neuen Schicht wachsen. Man kann daraus aber doch noch nicht den Schluss ziehen, dass darum auch bei dem normalen Wachsthum der Stärkekörner stets ein Appositionswachsthum stattfinden müsste. Ferner fehlt es aber auch der Appositionstheorie, wie schon oben angedeutet wurde, an einer ausreichenden Erklärung für das Zustandekommen der Schichtung.

Den wichtigsten Beweis für die NAEGELI'sche Intussusceptionstheorie bildet nun die auch von den Anhängern der Appositionstheorie allgemein anerkannte Thatsache, dass die innerste Partie grösserer Stärkekörner stets aus weicher wasserreicher Substanz sich aufbaut, während junge, noch im Wachsthum begriffene Stärkekörner, die die gleiche Grösse haben, wie jener wasserreiche Kern, stets aus dichter Substanz bestehen, dass ferner die äusserste Schicht eines wachsenden Kornes stets von dichter Substanz gebildet wird. Der wasserreiche Kern grosser Körner wird dementsprechend auch von quellenden Lösungsmitteln, wie Alkalien und Säuren viel eher angegriffen als gleich grosse junge Körner und die äusserste Schicht wachsender Stärkekörner besitzt demnach auch stets die grösste Widerstandsfähigkeit gegen lösende Agentien.

Es leuchtet ein, dass diese Thatsachen mit einer einfachen Auflagerung der Schichten des wachsenden Stärkekornes nicht zu vereinbaren sind. Es haben jedoch neuerdings SCHIMPER (V), A. MEYER (III) und STRASBURGER (I) versucht, sie dennoch mit der Appositionstheorie in Einklang zu bringen. Auf die Ausführungen des ersten Autors brauche ich jedoch, da sie schon von NAEGELI (III) vollständig widerlegt sind, nicht näher einzugehen; ebenso scheint mir auch eine eingehende Besprechung der STRASBURGER'schen Erklärung überflüssig, da sie Spannungen voraussetzt, die eben nach der Appositionstheorie vollkommen unerklärlich sind.

A. MEYER hat dahingegen die abnehmende Dichtigkeit der innersten Partien der Stärkekörner auf die Einwirkung lösender Fermente zurückgeführt. Es leuchtet ein, dass in der That, wenn abwechselnd Stärkesubstanz von der grösstmöglichen Dichtigkeit dem Stärkekorn aufgelagert wird und durch Diastase ähnliche Fermente aus der ganzen Masse des Kornes eine dem Volumprocente nach gleiche Menge gelöst wird, die innersten Partien des Kornes stets auch die ge-

ringsten Substanzmengen enthalten müssen; denn sie sind nach dieser Annahme als die ältesten am längsten der lösenden Wirkung der Fermente ausgesetzt gewesen. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob wir zu der Annahme eines solchen periodischen Wechsels von Neubildung und Auflösung von Stärke berechtigt sind; denn wenn auch die grosse Verbreitung der stärkelösenden Fermente nach den Untersuchungen von BARANETZKY (I) nicht bezweifelt werden kann, so bleibt es doch auf alle Fälle fraglich, ob wir auch in denjenigen Zellen, in denen es sich lediglich um eine schnelle Ablagerung von Reservestärke handelt, stets eine partielle Auflösung der Stärke annehmen können. Die MEVER'schen Beobachtungen an *Iris*-Rhizomen, bei denen es sich stets um lange Zeiträume handelt und bei denen noch durch die wachsenden Wurzeln Complikationen herbeigeführt werden, können in dieser Richtung natürlich nur relativ geringe Beweiskraft beanspruchen.

Einen weiteren Beweis gegen die Appositionstheorie sieht nun NAEGELI darin, dass in einigen Fällen wachsende Körner lange Zeit vollkommen homogen bleiben, später aber Schichten erkennen lassen, die kleiner sind, als die jungen, noch homogenen Körner. NAEGELI (V, 221) hat diese Beobachtung namentlich an den in den Schuppen von *Dentaria* und den Oogonien der Characeen enthaltenen Stärkekörnern gemacht. Derartige Veränderungen im Innern der Stärkekörner stehen nun offenbar mit der Intussusceptionstheorie in vollem Einklang, dürften sich aber nach der Appositionstheorie nur sehr schwer erklären lassen. Die einzige mögliche Annahme scheint mir die zu sein, dass die jungen Körner nur scheinbar homogen waren und dass die schon vorher an ihnen vorhandene Schichtung erst später durch Fermentwirkung deutlich sichtbar gemacht wird. Auf alle Fälle wäre aber diese Annahme durch Beobachtungen näher zu begründen.

Sodann fehlt es für die Anhänger der Appositionstheorie noch gänzlich an einer exacten Erklärung für die in manchen Stärkekörnern während des Wachstums auftretenden Risse, die mit der NAEGELI'schen Theorie vollkommen im Einklang stehen.

Ganz unvereinbar mit der Appositionstheorie sind endlich die von NAEGELI (V, 219) gemachten Beobachtungen, dass die jungen Körner häufig eine andere Gestalt haben, als die eingeschlossenen Schichten der älteren, und dass in diesen häufig Schichtenkomplexe beobachtet werden, die frei als selbständige Körner gar nicht vorkommen. Ich will jedoch bemerken, dass einige der von NAEGELI erwähnten Fälle neuerdings von SCHIMPER (V, 207) mit abweichendem Resultate nachuntersucht wurden und dass mir somit in dieser Hinsicht eine erneute ausgedehntere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geboten erscheint.

Ebenso dürfte auch eine eingehendere Untersuchung über die Entstehung und das Wachsthum der zusammengesetzten und halbzusammengesetzten Stärkekörner sehr willkommen sein, wenn es auch nach den Untersuchungen von SCHIMPER (IV u. V) bereits als sehr wahrscheinlich angesehen werden kann, dass in dieser Beziehung die NAEGELI'schen Anschauungen aufzugeben sind. NAEGELI nahm nämlich an, dass dieselben durch innere Differenzierung aus einem einzigen ursprünglich homogenen Korne entstehen sollten und dass nur ausnahmsweise durch Verschmelzung einzelner Stärkekörner zusammengesetzte Stärkekörner entstanden, die er dann als unechte zusammengesetzte Stärkekörner bezeichnete.

Dahingegen hat nun SCHIMPER für eine ganze Anzahl von Pflanzen die Ent-

stehung der zusammengesetzten Stärkekörper durch nachträgliche Verschmelzung von einzelnen Körnern nachgewiesen und eine ähnliche Entstehungsweise auch für die halbzusammengesetzten Körner zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht. Dieselben sollen nach SCHIMPER einfach durch Verwachsung einzelner Körner, die dann durch gemeinsame Schichten umlagert werden, entstehen.

Ich bemerke jedoch, dass, wenn weitere Untersuchungen ergeben sollten, dass die zusammengesetzten Stärkekörper ganz allgemein in der von SCHIMPER angegebenen Weise entstehen sollten, damit ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie noch nicht erbracht sein würde. Ebenso dürfte nach dieser auch eine Erklärung für die Entstehungsweise der halbzusammengesetzten Stärkekörper nicht schwer fallen. Nur würde dann allerdings die Intussusceptionstheorie einer ihrer beweiskräftigsten Stützen, die NAEGELI daraus abgeleitet hatte, dass bei halbzusammengesetzten Körnern die Kerne nachträglich sich noch von einander entfernen sollen, beraubt werden.

7. Auflösung der Stärkekörper. Die Auflösung der Stärkekörper innerhalb der lebenden Pflanze findet, wie man namentlich an keimenden Samen leicht konstatiren kann, bei den verschiedenen Pflanzen in sehr verschiedener Weise statt. Bald beginnt die Lösung im Innern des Kornes und schreitet von dort aus nach aussen fort; bald wird umgekehrt die Oberfläche zuerst angegriffen und zwar meist nicht in allen Theilen gleichzeitig, vielmehr beginnt die Lösung meist an einzelnen Punkten der Oberfläche, von denen sie sich dann in radialer und tangentialer Richtung ausbreitet. Häufig lässt sich auch deutlich konstatiren, dass die Lösung der weicheren Schichten viel schneller erfolgt, als die der dichteren. Sodann kann auch durch Risse eine ungleichmässige Lösung der Stärkekörper bewirkt werden. In manchen Fällen geht endlich der vollständigen Lösung der Stärke eine chemische Umwandlung voraus, in Folge deren dieselben mit Jod nicht mehr eine blaue, sondern eine mehr röthliche oder gelbe Farbe zeigen; wie bereits bemerkt wurde, beruht diese abweichende Färbung auf der Bildung von Amylodextrin und Dextrin.

Der Lösungsmodus der Stärkekörper einer Pflanze ist nun jedenfalls wohl hauptsächlich von der feineren Structur derselben abhängig; außerdem können aber auch wohl durch die verschiedene Wirkungsweise, namentlich die verschiedene Concentration der lösenden Fermente Verschiedenheiten bewirkt werden. Bezüglich der letzteren wurde nun von BARANETZKY (I) der Nachweis geliefert, dass Fermente, die in gleicher Weise wirken, wie die Diastase der keimenden Getreidesamen, mit der sie auch entweder alle identisch sind, oder doch jedenfalls in eine Gruppe gehören, in allen den Theilen, in denen eine Lösung von Stärke stattfindet, anzutreffen sind. Dieselben lassen sich aus den betreffenden Pflanzenteilen mit Wasser extrahiren und aus dieser Lösung durch Alkohol wieder fällen.

BARANETZKY zeigte ferner, dass die wässrige Lösung der so gewonnenen Fermente auch auf die unveränderten Stärkekörper bei gewöhnlicher Temperatur einzuwirken im Stande ist; allerdings findet diese Lösung viel langsamer statt, als die Lösung von Kleister oder die Lösung von Stärkekörpern bei erhöhter Temperatur. Doch werden durch die stärkeumbildenden Fermente auch die Stärkekörper verschiedener Pflanzen mit sehr verschiedener Schnelligkeit angegriffen. Am leichtesten soll nach BARANETZKY die Stärke von *Polygonum Fagopyrum* in Lösung gebracht werden, während die Kartoffel- und Reisstärke am längsten der Lösung widerstehen sollen. Bedeutend beschleunigt wird die Diastase-

wirkung durch Anwesenheit geringer Säremengen und durch Erhöhung der Temperatur. Die pag. 585 erwähnten Amylodextrin-Skelette können jedoch am besten durch das im Speichel enthaltene Ferment (Ptyalin) oder durch die langsame Einwirkung verdünnter Mineralsäuren gewonnen werden.

2. Rhodophyceen- und Phaeophyceenstärke.

Während bei den Rhodophyceen, wie bereits erwähnt wurde, echte Stärkekörper fehlen, findet man in den Zellen derselben meist farblose Körnchen, die sich gegen Lösungsmittel wie echte Stärkekörper verhalten, sich von diesen aber dadurch unterscheiden, dass sie mit Jod nur eine gelbbraune bis braunrote Farbe annehmen. Diese Körnchen, die man gewöhnlich als Florideen- oder Rhodophyceenstärke bezeichnet, unterscheiden sich ferner noch dadurch von der gewöhnlichen Stärke, dass sie nachweislich stets im Cytoplasma gebildet werden (cf. SCHMITZ VIII, 151, und SCHIMPER III, 199). Eine genauere chemische Untersuchung über die Substanz der Florideenstärke fehlt zur Zeit noch.

Ob bei den Phaeophyceen auch stärkeähnliche Körnervorkommen, lässt sich nach den in der Literatur vorliegenden divergirenden Angaben nicht entscheiden. Während nämlich SCHMITZ (VIII, 154, und X, 60) angibt, dass im Cytoplasma der Phaeophyceenzellen ebenso, wie bei den Rhodophyceen farblose Körnchen enthalten seien, die sich im Allgemeinen wie die Rhodophyceenstärke verhielten und in Wasser unlöslich wären, sich mit Jod aber gar nicht färben, sollen nach BERTHOLD (VI, 57) bei den Phaeophyceen nur stark lichtbrechende Gebilde vorkommen, die in destillirtem Wasser leicht löslich sein und aus Eiweissstoffen bestehen sollen.

3. Paramylon.

Ebenso wie die Rhodo- und Phaeophyceen sind auch die Euglenaceen dadurch ausgezeichnet, dass ihnen die Fähigkeit der Stärkebildung abgeht; man beobachtet im Cytoplasma der Euglenen aber ebenfalls farblose Körnchen, die als Paramylon bezeichnet werden. Gebilde mit gleichem chemischen Verhalten wie das Paramylon der Englenaceen sind außerdem noch von ZOPF (I, 17) in den Amoeben und Cysten von *Leptophys vorax* nachgewiesen worden.

Die Paramylonkörper unterscheiden sich nun von den Stärkekörpern dadurch, dass sie durch Jodlösungen nicht gefärbt werden und überhaupt nicht tinctionsfähig sind. Ausserdem führt KLEBS (II, 40) als charakteristisch für die Paramylonkörper an, dass dieselben in 5% Kalilauge noch ganz unverändert bleiben und nicht aufquellen, während sie schon in 6% Kalilauge sich unter starker Quellung sofort auflösen. Eine genauere chemische Analyse über die Paramylonkörper fehlt zur Zeit noch, doch spricht das gesamme Verhalten derselben, namentlich auch die Beziehung zwischen der Anhäufung des Paramylon zur Assimilation und dem Verbrauch der plastischen Stoffe, dafür, dass die Paramylonkörper der ächten Stärke auch in chemischer Hinsicht sehr nahe stehen.

Die Gestalt der Paramylonkörper zeigt bei den verschiedenen Arten eine nicht unbeträchtliche Mannigfaltigkeit. Am häufigsten sind rundlich scheibenförmige und stabförmig verlängerte Körper. Die letzteren besitzen theils kreisförmigen Querschnitt, theils sind sie in einer Richtung bandartig verbreitet. Von besonderem Interesse sind aber die ringsförmigen Paramylonkörper; dieselben sind bald kreisförmig, bald in die Länge gestreckt und besitzen je nach der Art einen sehr verschieden weiten Ausschnitt (cf. SCHMITZ, X).

Bei manchen Euglenaceen sind zwei verschiedene Arten von Paramylon-

körnern zu beobachten, die sich einerseits durch ihre verschiedene Grösse, andererseits durch den verschiedenen Ort der Entstehung von einander unterscheiden; und zwar werden die grösseren zwischen der Chromatophoreschicht und der Zellwand, die kleineren aber im Innern der Zelle gebildet. Die Paramylonkörper der ersten Art sind auch meist in geringer für die betreffende Art konstanter Anzahl und ganz bestimmter Lagerung in jedem einzelnen Individuum anzutreffen.

In ihrer feineren Structur stimmen die Paramylonkörper insofern mit den Stärkekörpern überein, als sie häufig deutliche Schichtung zeigen und im Innern einen Kern von geringerer optischer Dichtigkeit besitzen. Die Schichtung soll nach KLEBS (II, 41) bei ganz allmählicher Quellung selbst in den kleinsten Paramylonkörpern sichtbar werden.

Die Entstehung der Paramylonkörper geschieht stets im Cytoplasma und, wenn dieselben auch meist den Chromatophoren anliegen, so fehlen doch stets direkte Beziehungen zwischen der Lagerung der Chromatophoren und der Gestalt der Paramylonkörper. So erstrecken sich z. B. die grossen Paramylonkörper vieler Euglenaceen über mehrere Chromatophoren, ohne ihre regelmässige Gestalt einzubüßen. Es spricht dies unzweifelhaft dafür, dass die Chromatophoren bei der Bildung der Paramylonkörper jedenfalls nur in viel indirekter Weise beteiligt sein können, als bei der Bildung der Stärkekörper.

Erwähnen will ich noch, dass die grossen Paramylonkörper nach SCHMITZ (X) bei manchen Arten an der Oberfläche von Pyrenoiden gebildet werden.

Wie die Stärkekörper können auch die Paramylonkörper durch Verdunkeln zum Verschwinden gebracht werden; wie von SCHMITZ (X, 57) beobachtet wurde, werden dann bei den linsenförmigen Körnern häufig zuerst die mittleren Partien gelöst, so dass ringsförmige Gebilde entstehen, die bei anderen Arten, wie bereits bemerkt wurde, ganz normal vorkommen.

4. Cellulinkörper.

Als Cellulinkörper bezeichnete PRINGSHEIM (III) diejenigen Gebilde, die er zuerst in den Schläuchen verschiedener Saprolegniaceen aufgefunden hat. Dieselben sind bald einzeln, bald in grosser Anzahl innerhalb eines Schlauches anzutreffen und bilden in jüngeren Stadien scheibenförmige oder polyedrische Plättchen, während die grösseren Körper mehr der Kugelform angenäherte Gestalten zeigen.

Die von PRINGSHEIM angeführten Reactionen zeigen, dass die Cellulinkörper weder aus Proteinstoffen noch aus Stärke bestehen können: sie bleiben in Jodlösungen ungefärbt und sind selbst in concentrirter Kalilauge unlöslich. Namentlich ihre Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Zinkchloridlösung macht es aber immerhin wahrscheinlich, dass die Cellulinkörper mit der Cellulose und Stärke in chemischer Hinsicht verwandt sind.

PRINGSHEIM betrachtet die Cellulinkörper als Nebenprodukte des Stoffwechsels, da eine spätere Auflösung derselben niemals constatirt werden konnte. Sie können jedoch insofern eine biologische Bedeutung erlangen, als sie durch Verschmelzung mit der Cellulosemembran einen Abschluss der Mycelschläuche nach der Zoosporenbildung bewirken.

Kapitel 13.

Die übrigen festen Einschlüsse der Zelle.

In diesem Kapitel sollen die sämmtlichen, noch nicht besprochenen festen Inhaltsbestandtheile der Pflanzenzellen eine eingehende Behandlung finden. Da diese Substanzen zum Theil aber auch der Zellmembran eingelagert oder aufge-lagert sind, werde ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auch zugleich die der Zellmembran eingelagerten und aufgelagerten fremdartigen anorganischen Substanzen mit besprechen, obwohl diese wohl logischer erst nach Besprechung der Zellmembran behandelt werden würden.

1. Fettkrystalle.

Obwohl Fette bekanntlich im Pflanzenkörper eine grosse Verbreitung besitzen und namentlich in der Mehrzahl der Samen den einzigen stickstofffreien Reserve-stoff darstellen, sind Fettkrystalle bisher nur in ganz wenigen Fällen innerhalb lebender Pflanzenzellen beobachtet worden. Die meisten Pflanzenfette sind eben bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und gehören somit in die Klasse der fetten Oele.

Fettkrystalle wurden jedoch von PFEFFER (II, 485) in den Zellen des Samens *Elaeis guineensis*, *Bertholletia excelsa* und *Myristica moschata* beobachtet. Sie bilden in diesen langgestreckte Nadeln, die meist büschelförmig oder strahlig angeordnet sind und häufig geringe Krümmungen zeigen. Es lassen sich diese Gebilde daran leicht als Fettkrystalle erkennen, dass sie beim Erwärmen zusammenschmelzen und in Benzol leicht löslich sind.

2. Feste Farbstoffausscheidungen.

Ausser den bereits besprochenen in den Chromoplasten enthaltenen Farbstoffkrystallen sind feste Ausscheidungen von Farbstoff nur innerhalb des Zellsaftes beobachtet und besitzen stets eine blaue oder violette Farbe. Sie treten entweder als Aggregate amorpher kleiner Körner auf oder in Form kleiner Kräckelchen, die dendritenartig oder radialstrahlig aneinander gelegt sind.

Derartige Farbstoffausscheidungen sind von WEISS (II) in den Zellen des Fruchtfleisches von *Solanum nigrum* und *Passiflora* spec. und der Blüthenblätter von *Delphinium elatum* beobachtet. Nach SCHIMPER (I, 8) finden sie sich auch in den an der Basis der Petala von *Glaucium fulvum* gelegenen Zellen.

Man nimmt gewöhnlich an, dass diese Gebilde einfach aus dem auskrystal-lisierten Ueberschuss des im Zellsaft enthaltenen Farbstofthes bestehen. Es scheint mir jedoch bemerkenswerth, dass dieselben mit den Ausscheidungen, die PFEFFER (V) innerhalb verschiedener lebender Pflanzen durch Eintragen derselben in sehr verdünnte Methylenblaulösung künstlich hervorrief, grosse Aehnlichkeit haben und dass sie — wenigstens nach den Abbildungen von WEISS zu schliessen — ebenso wie jene auch innerhalb ganz farblosen Zellsaftes vorkommen können.

3. Schwefel.

Ausscheidungen von Schwefel im Innern von lebenden Pflanzenzellen wurden bisher nur in einigen Spaltpilzen aufgefunden, die, wie die Beggiatoen, in Substraten, die reich sind an faulenden organischen Substanzen, vegetiren.

Der Schwefel erscheint in diesen in Form stark lichtbrechender Körnchen, die meist nur in geringer Grösse und Anzahl vorhanden sind, bei älteren Individuen aber häufig den Innenraum der Zellen fast ganz ausfüllen.

Die Schwefelkörper sind unlöslich in Wasser und Salzsäure, aber löslich im Ueberschuss von Alkohol, sowie in heissem Kali oder schwefigsarem Natron; Salpetersäure und chlorsaures Kali lösen dieselben schon bei gewöhnlicher Tem-peratur, ebenso Schwefelkohlenstoff, nur muss dem letzteren der Eintritt in die Zellen zuvor durch Tötung derselben durch Schwefelsäure oder Eintrocknen lassen ermöglicht werden (cf. COHN III, 177).

4. Calciumoxalatkristalle.

Der oxalsaurer Kalk besitzt im Pflanzenreich eine sehr grosse Verbreitung, fast alle innerhalb der Pflanzenzelle auftretenden Krystalle bestehen aus diesem Salze. Es sind denn auch in der That unter den Phanerogamen nur wenige Pflanzen bekannt, denen Calciumoxalatkristalle gänzlich fehlten, und es würde viel zu weit führen, wenn ich die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Verbreitung des Calciumoxalats hier anführen wollte (cf. SANIO I, GULLIVER I und DE BARY III, 144).

Der oxalsaurer Kalk fehlt übrigens auch den niedrigeren Gewächsen nicht; so werden von DE BARY (I, 11 u. 439) eine grosse Anzahl von Pilzen und Flechten namhaft gemacht, bei denen das genannte Salz allerdings meist der äusseren Zellmembran aufgelagert, nur selten im Innern der Zellen enthalten ist. Neuerdings hat ferner ZOPF (I, 72) in einigen Monadinen die genannte Verbindung beobachtet; auch in einigen Algen ist dieselbe bereits angetroffen (KLEIN IV, 315).

Die Calciumoxalatkristalle sind nun ferner bei den höheren Gewächsen keineswegs auf bestimmte Organe oder Gewebe beschränkt, sie finden sich vielmehr sowohl in der Wurzel, als auch im Stengel und Blatte, in der Epidermis, dem Mark, im Holz, sowie in der primären und sekundären Rinde. Im Allgemeinen ist allerdings namentlich die Rinde der Dicotylen durch besonderen Reichthum an Calciumoxalatkristallen ausgezeichnet.

Welche Funktion dem oxalsauren Kalk im Chemismus der Pflanze zukommt, lässt sich aus den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen noch nicht entnehmen. Sicher ist aber, dass die Krystalle jedenfalls in den meisten Fällen unverändert am Ort ihrer Entstehung verharren und nicht wieder in den Stoffwechsel der Zelle eintreten. Allerdings liegen auch einige Beobachtungen vor, nach denen bei verschiedenen Pflanzen später eine Auflösung der Calciumoxalatkristalle stattfinden soll, es scheinen mir dieselben aber noch um so mehr der Bestätigung bedürftig, als die Nachuntersuchungen anderer Autoren zum Theil bereits zu abweichenden Ergebnissen geführt haben (cf. PFEFFER III, 302).

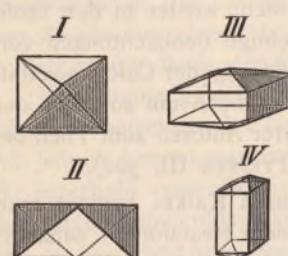
Zum mikrochemischen Nachweis 'des oxalsauren Kalkes bedient man sich namentlich auf Vorschlag von SANIO (I, 254) folgender Reactionen: zunächst ist derselbe unlöslich in Wasser und Essigsäure, löslich dagegen in Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure. Bei der Behandlung mit dem letztgenannten Reagens schiessen nach kurzer Zeit meist in einiger Entfernung vom Präparate die charakteristischen Gypsnadeln an. Bei der Behandlung mit Kalilauge bleibt der oxalsaurer Kalk zunächst unverändert; wie von SANIO (I, 254) beobachtet wurde, wird derselbe aber nach 6—8 Stunden plötzlich gelöst, und es bilden sich in der umgebenden Flüssigkeit neue Krystalle, die die Form von sechs-seitigen Tafeln haben, deren chemische Zusammensetzung aber noch nicht ermittelt ist.

Beim Glühen der Krystalle, das am besten auf einem auf Platinblech gelegten Deckgläschen geschehen kann, wird der oxalsaure Kalk zunächst in kohlensauren Kalk und dann in Calciumoxyd verwandelt. Die Krystalle behalten übrigens beim Glühen ihre ursprüngliche Gestalt vollkommen bei, werden aber undurchsichtig und erscheinen in Folge dessen bei durchfallendem Lichte schwarz, während sie bei der am besten mit Hilfe des ABBÉ'schen Beleuchtungsapparates hervorgebrachten Dunkelfeldbeleuchtung ihre vollkommen weisse Farbe erkennen lassen. Lösen sich nun die Krystalle nach dem Glühen in Essigsäure ohne Entwicklung von Gasblasen, so zeigt dies an, dass eine Verwandlung derselben in Calciumoxyd stattgefunden hat. Diese Verwandlung dürfte jedenfalls in den meisten Fällen eintreten, womit allerdings nicht gesagt werden soll, dass nicht bei vorsichtigem Glühen auch kohlensaurer Kalk erhalten werden könnte.

Die Gestalt, in der der oxalsaure Kalk in der Pflanze angetroffen wird, ist eine sehr mannigfache; und zwar tritt derselbe bald in Form von wohl ausgebildeten Krystallen auf, die eine genaue krystallographische Bestimmung zulassen, bald in Gestalt von Drusen, feinen Nadeln oder winzigen Splittern, an denen sich irgendwelche krystallographisch wichtigen Flächen oder Winkel nicht mehr nachweisen lassen; endlich sind auch Sphaerokrystalle und ähnliche Gebilde, die ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen, beschrieben worden.

Was nun zunächst die regelmässig ausgebildeten Krystalle anlangt, so gehören dieselben ebenso wie die künstlich dargestellten Krystalle von Calciumoxalat entweder dem tetragonalen oder dem monosymmetrischen Krystallsystem an, und zwar haben die Analysen der künstlich dargestellten Krystalle ergeben, dass die tetragonalen Formen 3, die monosymmetrischen aber 1 Molekül Krystallwasser enthalten.

Ueber die äusseren Bedingungen, unter denen die Krystalle des einen oder anderen Systems auftreten, liegen namentlich einige Experimente von VESQUE (I) vor, die jedoch zu einem abschliessenden Resultate noch nicht geführt haben. Ebenso ist es auch noch nicht ermittelt, welche Ursachen in der Pflanzenzelle das Auftreten des einen oder anderen Systems veranlassen. Uebrigens fand ich im Parenchym älterer Blattstücke von *Peperomia argyrea* tetragonale und monosymmetrische Krystalle innerhalb einer Zelle.



(B. 557.) Fig. 21.
Tetragonale Krystalle von Calciumoxalat aus dem Schwammparenchym von *Tradescantia discolor* (530).
binirt.

Die Untersuchung der tetragonalen Krystalle im polarisierten Lichte zeigt, dass die optische Elasticität in der Richtung der Hauptachse die grösste ist und dass die tetragonalen Krystalle somit optisch negativ sind. Was die Stärke der

Die Krystalle des tetragonalen Systems, die z. B. in alten Blättern von *Tradescantia discolor* im Hypoderm und Assimilationsgewebe in grosser Menge und regelmässiger Ausbildung angetroffen werden (cf. Fig. 21), treten zunächst sehr häufig in Gestalt von flachen Pyramiden auf; dieselben sind, wenn die Hauptachse vertikal steht, einem Briefumschlag nicht unähnlich; stehen jedoch 2 Flächen genau vertikal, so erhält man das in Fig. II dargestellte Bild, das man gleichfalls sehr häufig im Mikroskop beobachtet. Ausser der Pyramidenfläche findet man ferner auch häufig die Prismenflächen ausgebildet, meist in Combination mit den Pyramidenflächen (Fig. III u. IV), seltener mit der Basis kom-

Anisotropie anlangt, so soll dieselbe nach HOLZNER (I, 22) die gleiche sein, wie die eines 3,2 mal dickeren Gypsplättchens.

Von den dem monosymmetrischen Systeme angehörenden Krystallen, die z. B. in den Blättern von *Cycas*, *Iris* und *Citrus* enthalten sind, sind in Figur 22 die häufigsten Formen zusammengestellt. Unter diesen stellt zunächst der in Figur I abgebildete Krystall, der die Gestalt eines Rhomboëders hat, eine Combination von Prisma und basischem Pinakoid dar. Nach Messungen von HOLZNER (I) beträgt an demselben der ebene Flächenwinkel $\alpha b c 71^\circ 36'$, der Winkel zwischen der Kante $b d$ und der Diagonale $d e$ aber $70^\circ 32'$.

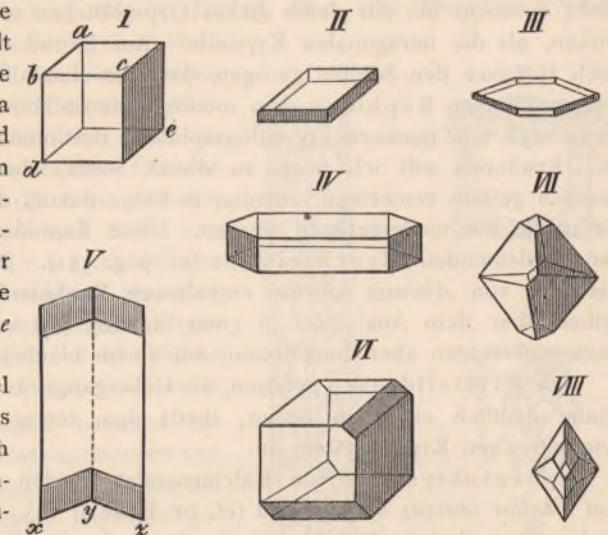


Fig. 22. (B. 558.)
Monosymmetrische Krystalle von Calciumoxalat. I *Cycas circinalis*. III *Musa paradisiaca*. IV und V *Guayacum officinale*. VI *Citrus medica*. VII u. VIII *Citrus vulgaris* (400). I—VI nach HOLZNER, VII u. VIII nach PFITZER.

Die rhombische Tafel (Figur II) lässt sich aus der Figur I einfach durch Verkürzung der Prismenfläche ableiten; durch Hinzutreten des Klinopinakoids entstehen dann aus diesen die in den Figuren III u. IV abgebildeten Krystalle. Dadurch, dass 2 Krystalle von der in Fig. IV abgebildeten Gestalt in der Weise mit einander verwachsen, dass die Basis die Zwillingsebene bildet, entstehen sodann Zwillinge wie Fig. V. Dieselben sind innerhalb der Pflanzenzellen sehr häufig anzutreffen und wurden früher meist für Gypskekristalle gehalten, obwohl sie sich von diesen nicht unbeträchtlich durch die Grösse der Winkel unterscheiden. Während nämlich der leicht zu messende Winkel $x y z$ von HOLZNER bei den Calciumoxalatkristallen zu $141^\circ 3'$ bestimmt wurde, beträgt der entsprechende Winkel bei den zumeist auftretenden Zwillingekristallen des Gypses nach HAUSHOFER (I, 34) 104° , bei den nach einer anderen Zwillingsebene gebildeten Krystallen, die übrigens bedeutend seltener sind, 130° .

Der Fig. VI abgebildete Krystall ist sodann aus Fig. I durch Combination mit einer Hemipyramide abzuleiten.

Die octaëderähnliche Fig. VII stellt höchst wahrscheinlich die Combination der positiven und negativen Hemipyramide mit der Basis dar. Dasselbe gilt vielleicht auch von dem Fig. VIII abgebildeten Krystalle; es ist jedoch auch sehr wohl möglich, dass derselbe als eine Combination des Prismas mit einer Hemipyramide und dem Klinopinakoid aufzufassen ist, eine Combination, die an Gypskekristallen häufig angetroffen wird. Eine sichere Entscheidung in dieser Hinsicht würde sich natürlich nur durch genaue Winkelmessungen an den betreffenden Krystallen erbringen lassen, die zur Zeit noch fehlen.

Wahrscheinlich gehören zum monosymmetrischen Krystallsystem endlich auch die kreuzförmigen Krystalle, die in den Zellen von *Spirogyra setiformis* in reicher

Menge angetroffen werden und, wie namentlich von FISCHER (VI, 168) nachgewiesen wurde, aus Calciumoxalat bestehen.

Die monosymmetrischen Krystalle sind den tetragonalen gegenüber durch eine viel bedeutendere optische Anisotropie ausgezeichnet; nach Beobachtungen von HOLZNER sollen dieselben eine 13 mal stärkere Wirkung auf das polarisierte Licht ausüben, als ein gleich dickes Gypsplättchen und somit ca. 4 mal stärker wirken, als die tetragonalen Krystalle. Auf Grund dieser Thatsache hat denn auch HOLZNER den Schluss gezogen, dass die ebenfalls durch starke Anisotropie ausgezeichneten Raphiden dem monosymmetrischen Krystallsystem angehören, wenn auch eine genauere krystallographische Bestimmung derselben nicht möglich ist. Erwähnen will ich noch an dieser Stelle, dass die Raphiden zuweilen deutlich gefärbt erscheinen, offenbar in Folge davon, dass bei der Krystallisation Farbstoffe mit niedrigeren werden. Diese Raphiden zeigen dann auch einen ganz bedeutenden Pleochroismus (cf. pag. 551). So erschienen z. B. die im Blattstielaus von *Alocasia odorum* enthaltenen Raphidenbündel beim Drehen derselben über dem Analysator in einer Stellung fast vollkommen farblos, in der dazu senkrechten aber dunkelbraun mit einem bläulichen Schimmer.

Die Krystalldrusen gehören, wie Uebergangsformen zu einfachen Krystallen häufig deutlich erkennen lassen, theils dem tetragonalen, theils dem monosymmetrischen Krystallsystem an.

Sphaerokristalle von Calciumoxalat wurden zuerst in den Myzelzellen von *Phallus caninus* aufgefunden (cf. DE BARY I, 11). Unter den Phanerogamen sind sodann ähnliche Gebilde, die höchst wahrscheinlich zum grössten Theil aus Calciumoxalat bestehen, von HEGELMAIER (III, 296) bei *Elisanthe noctiflora* und *Silene Cucubalus* beobachtet, bei denen sie der Samenschale aufgelagert sein sollen. Neuerdings hat jedoch MOEBIUS (I) bei einigen Cacteen (*Phyllocactus*, *Cereus* etc.) wohl ausgebildete Sphaerokristalle von Calciumoxalat auch im Innern lebender Zellen aufgefunden. Dieselben sollen übrigens stets nur an ganz bestimmten Stellen auftreten und auch keineswegs bei allen Arten der genannten Familie anzutreffen sein.

Verwandt mit den Sphaerokristallen sind endlich wohl auch die von I. KLEIN (III, 338) im Fruchtkörper von *Pilobolus* aufgefundenen stabförmigen Gebilde, die häufig an den Enden keulenartig ausegeschwollen oder auch zu mehreren kreuzartig vereinigt sind und ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen.

Die Entstehung der Calciumoxalatkristalle erfolgt wohl jedenfalls in den meisten Fällen innerhalb des Cytoplasmas. Hierfür spricht auch die leicht zu beobachtende Thatsache, dass die meisten Krystalle, wenn sie langsam in verdünnter Salzsäure gelöst werden, eine aus Proteinstoffen bestehende Hülle zurücklassen, die namentlich nach Jodzusatz deutlich hervortritt. Bei den Krystalldrusen findet man auch häufig, wie schon SANIO (I) angibt, einen ebenfalls aus Proteinstoffen bestehenden Kern, der durch die gleiche Behandlungsweise sichtbar gemacht werden kann.

Den plasmatischen Einschlüssen des Plasmakörpers, dem Zellkern und den Chromatophoren, fehlen dagegen Calciumoxalatkristalle gänzlich und auch die in den Proteinkörnern auftretenden Krystalle entstehen, wie bereits pag. 573 hervorgehoben wurde, stets im Cytoplasma und werden erst nachträglich von der Grundmasse der Proteinkörner umhüllt.

In anderen Fällen dürften jedoch die Calciumoxalatkristalle im Zellsaft entstehen. Jedenfalls lässt sich im ausgebildeten Zustande der Krystalle häufig ein Zusammenhang derselben mit dem Plasmakörper nicht mehr nachweisen; auch

konnte ich z. B. an den Krystallen des Blattes von *Tradescantia discolor* keine Spur einer plasmatischen Umhüllung auffinden.

Im Gegensatz zu den soeben erwähnten Pflanzen werden jedoch bei anderen die Krystalle im ausgebildeten Zustande von einer Cellulosemembran vollkommen eingehüllt, die sich entweder der Zellmembran direkt anlegt oder durch Cellulosebalken mit dieser in Verbindung steht (cf. Fig. 23, III u. IV). Derartige Krystalle wurden zuerst von ROSANOFF (I) im Mark von *Kerria japonica* und *Ricinus communis* und bei verschiedenen Aroideen aufgefunden; später wurden dieselben aber noch von verschiedenen Autoren in anderen Pflanzen beobachtet (DE LA RUE (I) *Hoya carnosa*; PFITZER IV: *Citrus vulgaris* und Rinde von *Salix aurita*, *Populus italicica* u. a. Laubbäumen; POULSEN I: Fruchtfleisch von *Rosa*, Blattstiellbasis der Phaseoleen; von HÖHNEL III, 592: *Quercus Suber*, Korkzellen; LE M. MOORE (I, 622). Endosperm von *Manihot Glaziovii*).

Die Zellstoffumhüllungen kommen bei *Citrus vulgaris* nach den Untersuchungen von PFITZER (IV) derartig zu Stande, dass die frei im Cytoplasma entstandenen Krystalle zunächst allseitig von einer Cellulosemembran umgeben werden, die erst nachträglich mit der äusseren Zellmembran, die sich auf der dem Blattinneren zugewandten Seite ringförmig verdickt, verschmilzt.

Eine sehr abweichende Entwicklungsgeschichte wird jedoch von DE LA RUE (I) für die an Cellulosebalken suspendirten Krystalle von *Pothos* angegeben. Es soll sich hier nämlich zunächst eine Falte an der Zellwand bilden, die allmählich zu einem schlauchartigen Körper heranwächst, in dessen Inneren sodann körniger Inhalt auftritt, der sich schliesslich in eine Krystalldrüse verwandelt.

Während sich nun in den soeben besprochenen Fällen die Calciumoxalatkristalle immer noch im Inneren der Zelle befanden, sind nun endlich bei einer Anzahl von Pflanzen die Krystalle der die Zelle nach aussen abschliessenden Zellmembran eingelagert. So hat namentlich SOLMS-LAUBACH (I) nachgewiesen, dass bei den Coniferen solche Einlagerungen sehr verbreitet sind: sie finden sich namentlich häufig in den Radialwänden der Rinde (alle Cupressineen u. a.), in den Membranen der stark verdickten Bastzellen (*Taxus*, *Welwitschia* u. a.) und in den Aussenwänden der Epidermiszellen (*Ephedra*, *Dammara* u. a.). In den Membranen der Epidermiszellen wurden von SOLMS Krystalle von oxalsaurem Kalk ausserdem bei *Sempervivum* und *Mesembryanthemum*-Arten aufgefunden; ebenso hat PFITZER (IV, 98) auch bei verschiedenen *Dracaena spec.* (*D. reflexa*, *arborea*, *Draco* u. a.) in den Epidermiszellen Calciumoxalatkristalle nachgewiesen; dieselben liegen hier, wie Fig. 23, I u. II, zeigt, innerhalb der Cuticularschichten. Von MARLOTH (I, 246 u. 254) wurden ferner Krystalle von oxalsaurem

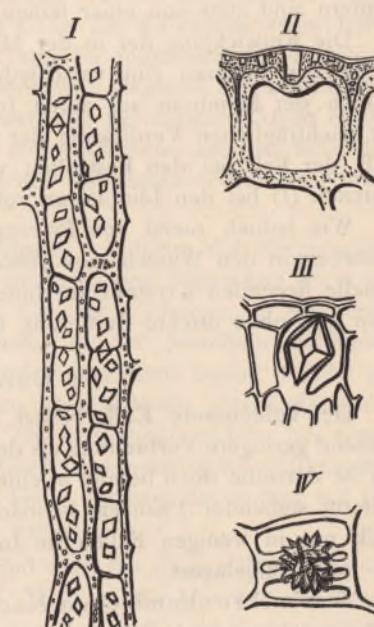


Fig. 23. (B. 559.)

I u. II Epidermis von *Dracaena reflexa*. I Flächenansicht (400), II Querschnitt (1200). III Querschnitt der oberen Epidermis und der darunter liegenden Schicht eines Blattes von *Citrus vulgaris* (400). IV Markzelle von *Kerria japonica*. I bis III nach PFITZER; IV nach ROSANOFF.

Kalk auch in den Membranen der Samenschalen einer ganzen Anzahl von Pflanzen angetroffen (so z. B. bei *Chelidonium*). Schliesslich sind die erwähnten Krystalle auch in der Membran der eigenartigen Idioblasten nachgewiesen, die im Blattstiel und Stengel von *Nymphaea* und *Nuphar* wie Sternhaare in die grossen Interzellularräume hineinragen. Die Krystalle befinden sich hier stets dicht unter der Oberfläche und veranlassen die knötchenartigen Erhebungen derselben. Sie ragen jedoch nach den Untersuchungen von SCHENCK (I, 36) niemals frei nach aussen, sondern sind stets von einer feinen Membran überzogen.

Die Entwicklung der in der Membran enthaltenen Krystalle ist bei den verschiedenen Pflanzen eine verschiedene. Meist werden dieselben wohl jedenfalls einfach der Membran auf deren Innenseite aufgelagert und gelangen erst bei der nachträglichen Verdickung der Membran in das Innere derselben. Dies ist z. B. der Fall bei den Bastzellen von *Taxus* (cf. STRASBURGER I, 34) und nach SCHENCK (I) bei den Idioblasten von *Nymphaea*.

Wie jedoch zuerst von PFITZER (IV, 101) besonders hervorgehoben wurde, entstehen in den Wurzeln von *Biota* und *Juniperus virginiana* die in der Mittellamelle liegenden Krystalle im Innern der bereits beträchtlich verdickten Membran und ohne direkte Berührung mit dem Cytoplasma.

5. Calciumcarbonat.

Der kohlensaure Kalk besitzt zwar innerhalb des Pflanzenkörpers eine bedeutend geringere Verbreitung als der soeben besprochene oxalsaure Kalk, immerhin ist derselbe doch bereits in einer ganzen Anzahl systematisch zum Theil sehr entfernt stehender Pflanzen beobachtet. Allerdings findet sich der kohlensaure Kalk nur in wenigen Fällen im Innern der Zellen, meist ist er der Membran ein- oder aufgelagert.

Zum mikrochemischen Nachweis des Calciumcarbonates bedient man sich zunächst einer beliebigen Säure, die die Kohlensäure auszutreiben im Stande ist, wie z. B. Essigsäure oder Salzsäure. Bei Zusatz derselben entweicht natürlich die Kohlensäure in Blasenform. Von MELNIKOFF (I, 30) wurde jedoch darauf hingewiesen, dass es zum Nachweis geringer Kohlensäuremengen nothwendig ist, concentrirte Säuren anzuwenden und auch dafür zu sorgen, dass dieselben möglichst schnell auf den zu prüfenden Körper gelangen; offenbar wird ja die frei werdende Kohlensäure um so leichter, ohne in Blasenform ausgeschieden zu werden, von dem Präparationswasser absorbiert und durch Diffusion fortgeleitet werden können, je langsamer die Abscheidung derselben erfolgt.

Zur Nachweisung des Calciums kann zweckmässig die ebenfalls von MELNIKOFF vorgeschlagene Lösung von oxalsaurem Ammon, die mit einigen Tropfen Essigsäure angesäuert ist, dienen. Ein Zusatz dieser Lösung bewirkt die Bildung der charakteristischen Krystalle von oxalsaurem Kalk in der unmittelbaren Umgebung des in Lösung übergehenden kohlensauren Kalkes.

Was nun zunächst die oberflächlichen Kalkkrusten anlangt, die von verschiedenen Autoren an diversen Wasserpflanzen beobachtet sind, so erfordern dieselben hier keine weitere Berücksichtigung, da sie jedenfalls einfach von Aussen auf der Oberfläche niedergeschlagen werden. Auch die an verschiedenen Landpflanzen (Farnen, Saxifrageen und Plumbagineen cf. DE BARY III, 113) beobachteten Kalkschnüppchen und Kalkkrusten sind für die Zellenlehre nicht von besonderem Interesse, wenn sie auch aus dem Innern des Pflanzenkörpers stammen und durch Verdunstung des aus den Wasserspalten (Saxifrageen) oder aus eigen-

artigen Drüsen (Plumbagineen, cf. VOLKENS I) abgeschiedenen kalkhaltigen Wassers entstehen.

In sehr verschiedener Weise kommen dagegen nach den Untersuchungen von COHN (IV, 35) die Kalkkrusten der Algen zu stande. Dieselben sind zunächst bei den Characeen sehr verbreitet und entstehen hier einerseits ebenfalls durch Auflagerung auf die Aussenseite der Zellmembran, andererseits soll aber auch stets kohlensaurer Kalk auf der Innenseite der Zellmembran abgeschieden werden; bei *Chara aspera* soll nach COHN die Kalkkruste sogar lediglich durch Auflagerung von Calciumcarbonat auf die Innenseite der Membran der Rindenzellen bewirkt werden. Bei *Halimeda* wird dagegen der kohlensaure Kalk in den Interzellularräumen abgelagert, während bei anderen Algen in der Intercellularsubstanz (*Hydrurus*, *Chaetophora* u. a.) oder in anderen Schichten der Membran (*Acetabularia*) die Abscheidung der genannten Verbindung stattfinden soll.

Abweichend von den bisher erwähnten Algen, bei denen die Kalkabscheidungen stets eine solche Grösse haben, dass sie unter dem Mikroskop leicht erkannt werden können, verhalten sich endlich *Corallina*, *Jania* u. a., bei denen eine so feine Verteilung des Calciumcarbonates in der Membran stattfindet, dass es nicht möglich ist, einzelne Krystalle oder überhaupt welche geformte Körper in der Membran nachzuweisen, die vielmehr gleichmässig mit kohlensaurem Kalk inkrustirt zu sein scheint. Die Zellmembran bleibt bei diesen Algen nach Auflösung des Calciumcarbonates durch verdünnte Säuren vollkommen erhalten, und es lassen sich in dieser auch keine Löcher, die vorher mit der genannten Verbindung erfüllt gewesen wären, nachweisen.

Ahnliche Inkrustationen der Membran sind auch bei einigen Phanerogamen beobachtet worden. So sollen nach DE BARY (III, 112) die Haare vieler Cruciferen (*Capsella*, *Alyssum* u. a.), nach SCHENCK (I, 21) auch die von *Cornus sibirica* stark mit kohlensaurem Kalk inkrustirt sein. Nach HABERLANDT (II, 126) verdanken ferner die Brennhaare der *Loasaceen* einer solchen Inkrustation ihre Sprödigkeit. Sodann hat H. v. MOHL (I, 227 und 229) bereits nachgewiesen, dass die Haare verschiedener Boragineen (*Lithospermum* u. a.) und Compositen (*Helianthus* u. a.) an ihrem unteren oder oberen Ende mit einer deutlich geschichteten Masse ausgefüllt und außerdem an ihrer Basis mit einem Kranz von Zellen umgeben sind, die auf der dem Haare zugekehrten Seite ebenfalls starke Verdickungen besitzen, die häufig knötchenartig mehr oder weniger tief in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen und dasselbe häufig fast vollkommen erfüllen. Die Membranen dieser Haare sind nun, ebenso wie die Verdickungen der umgebenden Zellen durch starke Verkalkung ausgezeichnet, so dass sich aus ihnen bei Säurezutritt ein lebhafter Blasenstrom entwickelt.

Die soeben beschriebenen Pflanzen bilden nun den Uebergang zu denjenigen, bei denen die Verkalkung lediglich auf bestimmt gestaltete weit in das Lumen der Zelle hineinragende Cellulosepartien beschränkt ist; man bezeichnet diese mit Calciumcarbonat inkrustirten Gebilde jetzt allgemein als Cystolithen. Dieselben sind zunächst in der Familie der Acanthaceen und Urticaceen sehr verbreitet, sind jedoch auch in diesen keineswegs bei allen Arten anzutreffen. So fehlen sie z. B. den Gattungen *Dorstenia* und *Acanthus*. Außerdem finden sich Cystolithen noch bei *Celtis*, während sie der verwandten Gattung *Ulmus* fehlen sollen. Von Russow (I, 34) wurden ferner auch in den Wurzeln von *Rinanthus*

Cystolithen beobachtet; endlich hat PENZIG (I) auch bei zwei Cucurbitaceen (*Momordica Charantia* und *M. echinata*) Cystolithen aufgefunden.

Bei den meisten Acanthaceen sind die Cystolithen in fast allen Geweben anzutreffen, während sie bei den Urticaceen mit Ausnahme von *Pilea* lediglich auf die Epidermiszellen beschränkt zu sein scheinen, und zwar sitzt der Stiel derselben dann stets der nach Aussen gekehrten Membran an. Bei *Urtica nivea*, verschiedenen *Broussonetia* und *Ficus* spec. sitzen die Cystolithen der äusseren Wandung einer Haarzelle an, die auch häufig noch wie bei den erwähnten Boraginaceen mit kalkhaltiger Masse verdickt ist (cf. PAYEN I, pag. IV, Fig. 2, 3 und 6 und SCHACHT I, 143). Abweichend verhalten sich dagegen die Cystolithen der Cucurbitaceen; diese sind zwar nach PENZIG ebenfalls nur in den Epidermiszellen anzutreffen, sitzen aber stets den senkrecht zur Oberfläche stehenden Wänden an und zwar so, dass die Cystolithen benachbarter Zellen stets denselben Ausgangspunkt haben. Bei *Momordica Charantia* sollen sich die Cystolithen sogar häufig, ähnlich wie die Sphaerokristalle des Inulins, über ganze Zellkomplexe hin ausdehnen, dadurch dass ein Cystolith nach verschiedenen Seiten hin mit der Membran der Mutterzelle verwächst und dann auch auf der anderen Seite der Membran in der benachbarten Zelle die Cystolithenbildung fortschreitet.

Die Gestalt der Cystolithen ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene, nur darin stimmen sie alle überein, dass der Hauptkörper derselben stets eine mit warzenartigen Erhebungen versehene Oberfläche besitzt. Bei den meisten *Ficus*-arten besitzt dieser Körper eine rundliche oder etwas längliche Pinienzapfen-ähnliche Gestalt und sitzt einem meist ziemlich langen stets leicht nachweisbaren Stiele auf. Bei *Pilea* und den meisten Acanthaceen sind die Cystolithen aber mehr in die Länge gestreckt, zuweilen auch hirschgeweihartig verzweigt; ein Stiel ist bei ihnen im ausgebildeten Zustande nach den übereinstimmenden Angaben von RICHTER (I), und Russow (I) häufig nicht mehr nachzuweisen.

Dass nun diese Cystolithen in der That eine aus Cellulose bestehende Grundmasse enthalten, lässt sich, wenn man mit verdünnter Säure den kohlensauren Kalk entfernt hat, leicht nachweisen; es hinterbleibt dann ein Körper, der allerdings bedeutend geringere Lichtbrechung, aber noch dieselbe Gestalt wie der unversehrte Cystolith besitzt und durch Chlorzinkjod deutlich blau gefärbt wird. Man beobachtet an diesem Celluloseskelett namentlich bei den *Ficus*-Arten stets auch eine deutliche Schichtung parallel der Oberfläche und senkrecht zu dieser verlaufende Streifung. Der Stiel des Cystolithen verliert dagegen bei der Behandlung mit verdünnten Säuren nicht an Dichtigkeit und es ist auch namentlich von MELNIKOFF (I) nachgewiesen, dass die Incrustation mit Calciumcarbonat nur auf den geschichteten Theil des Cystolithen beschränkt ist.

Die Entwicklung der Cystolithen wurde bisher namentlich bei *Ficus*-Arten untersucht; sie erfolgt bei diesen in der Weise, dass zunächst eine völlig kalkfreie Verdickung an der Aussenwand der Epidermiszellen gebildet wird, die allmählich zu dem cylindrischen Stiele auswächst und sich dann an ihrer Spalte mit geschichteter Substanz umgibt. In diese findet nun nach den Untersuchungen von MELNIKOFF (I) höchst wahrscheinlich nicht sogleich eine Einlagerung von Calciumcarbonat statt, vielmehr muss in derselben zuerst eine andere Calciumverbindung auftreten. Der genannte Autor fand nämlich, dass bei jüngeren Cystolithen die Kohlensäureentwicklung nach Säurezusatz häufig ganz unterbleibt, obwohl dieselben nachweislich durch die Säure an Dichtigkeit verlieren, und auch nach Zusatz von

oxalsaurem Ammon in der unmittelbaren Umgebung der betreffenden Cystolithen Krystalle von Calciumoxalat entstehen. Diese Calciumverbindung soll nun nach MELNIKOFF auch in Wasser löslich sein; über ihre Zusammensetzung lässt sich jedoch zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen.

Das erste Auftreten des Calciumcarbonates innerhalb der Cystolithen steht auch keineswegs in einem bestimmten Verhältniss zur Grösse derselben, da bald relativ kleine Cystolithen bei Säurezusatz Kohlensäureblasen entwickeln, bald an relativ grossen noch keine Spur von Blasenentwicklung zu beobachten ist. Ob nun aber die ohne Blasenbildung sich in Säuren lösende Calciumverbindung auch in den völlig entwickelten Cystolithen enthalten ist, lässt sich mit den derzeitigen Reactionsmethoden nicht nachweisen.

Von Interesse ist noch, dass nach den Beobachtungen von CHAREYRE (I) bei Culturen in Calcium-freien Nährstofflösungen die Bildung des geschichteten Theiles der Cystolithen ganz unterbleibt und nur der Stiel ausgebildet wird. Derselbe Autor constatirte auch, dass nach 14-tägigem Etiolation in den Blättern von *Ficus elastica* aller kohlensaure Kalk aus den Cystolithen verschwunden war, während derselbe bei nachheriger Beleuchtung nach 1½—2 Monaten von neuem erschien. Es lässt dies offenbar darauf schliessen, dass der kohlensaure Kalk in den Cystolithen nicht einfach als ein Excret zu betrachten ist; in welcher Weise derselbe jedoch in den Chemismus der Pflanze eingreift, lässt sich aus den vorliegenden Untersuchungen nicht entnehmen. Ich will in dieser Beziehung nur noch erwähnen, dass nach den Beobachtungen von CHAREYRE Etiolation an den Cystolithen der Acanthaceen keine Veränderungen hervorbringt.

Gehen wir nun zu den Fällen über, wo der kohlensaure Kalk frei im Innern der Zellen auftritt, so ist zunächst die von MOLISCH (II) zuerst beschriebene Ablagerung von Calciumcarbonat im Kernholz der meisten einheimischen Laubbäume (*Ulmus campestris*, *Acer*, *Fagus* u. a.) zu erwähnen. Dieselbe tritt namentlich in den Gefässen und Tracheiden ein, in manchen Fällen werden jedoch auch alle übrigen Bestandtheile des Holzkörpers mit kohlensaurem Kalke derartig ausgefüllt, dass nach dem Glühen derartiger Holzstücke vollständige Abgüsse vom Lumen der betreffenden Zellen übrig bleiben, an denen sich sogar noch die Tüpfel und Tüpfelhöfe deutlich erkennen lassen.

Die Ablagerung wurde von MOLISCH in den Markstrahlen entwicklungs geschichtlich verfolgt; sie beginnt hier stets an der Innenfläche der Wand und schreitet von dort aus centripetal fort.

Die gleiche Kalkablagerung wie im Kernholz tritt übrigens nach MOLISCH auch in alten Markzellen, im verfärbten Wundholz und in alten Astknoten auf; dagegen beobachtete MOLISCH Kalkablagerungen im Splintholze nur bei *Annona laevigata*, und zwar waren bei dieser die meisten Gefässer mit Calciumcarbonat erfüllt.

Ebenso sind nun auch in verschiedenen Pericarpien und Samenschalen (*Celtis australis*, *Lithospermum officinale* und *Cerinthe glabra*) namentlich die äussersten Zellen fast ganz mit krystallinischen Massen von Calciumcarbonat ausgefüllt, die nur wenige Reste von organischer Substanz zwischen sich lassen; zuweilen zeigt allerdings auch die in diesen Zellen enthaltene Kalkmasse in der Mitte eine Höhlung, was dafür spricht, dass die Abscheidung des Calciumcarbonates in diesen ebenfalls centripetal erfolgt (cf. MELNIKOFF I, 53).

Bei dem Lebermoose *Blasia pusilla* hat ferner LEITGEB (II, 30) im achsilen Zellstrang Zellen aufgefunden, die in ihrem Inneren Calciumcarbonat enthielten,

Dasselbe trat theils in Form unregelmässiger Körner, theils auch in kleinen Krystallen auf und füllte die betreffenden Zellen häufig vollkommen aus.

Schliesslich mag noch auf die in zahlreichen Myxomyceten vorkommenden Kalkablagerungen hingewiesen werden. Dieselben treten bei diesen namentlich innerhalb des Fruchtkörpers in reichlicher Menge auf, in dem die verschiedenartigsten Theile (Hölle, Capillitium, Stiel, Columella und Hypothallus) als Ablagerungsstätten funktioniren können.

Nicht selten kommt hier der kohlensaure Kalk in deutlich krystallinischer Form vor, namentlich sind morgensternartige Drusen häufig beobachtet. Uebrigens ist Calciumcarbonat auch in den Plasmodien und Amoeben anzutreffen, doch tritt er hier stets nur in geringerer Menge und in Form kleiner Körnchen auf. (Ueber weitere Details bei den Myxomyceten cf. ZOPF I, 72).

6. Calciumsulfat.

Calciumsulfat oder Gyps ist mit Sicherheit bei einer Anzahl Desmidiaceen im Innern der Zellen beobachtet und zwar ist, wie durch die neueren Untersuchungen von A. FISCHER (VI) nachgewiesen wurde, auch in der genannten Algenfamilie sein Vorkommen keineswegs ein allgemeines, sondern es gibt neben gänzlich gypsfreien Gattungen, wie *Staurastrum*, *Desmidium* u. a. auch solche, die bald Krystalle führen, bald nicht, wie *Cosmarium*, *Euastrum*. Durch stetigen Gehalt an Krystallen sollen dagegen z. B. *Closterium* und *Penium* ausgezeichnet sein.

Zur Nachweisung des Gypses benutzte FISCHER die zumeist schon von HOLZNER zur Unterscheidung von oxalsaurem und schwefelsaurem Kalk vorgeschlagenen Reactionen: Schwefelsäure lässt den Gyps natürlich unverändert und in der Kälte ungelöst; Baryumchlorid verwandelt denselben in Baryumsulfat, das nun in Salzsäure und Salpetersäure unlöslich ist; Glühen endlich lässt die Gypskrystalle unverändert. Ferner sind die Gypskrystalle unlöslich in Essigsäure, lösen sich in kalter Kalilauge, Salz- oder Salpetersäure langsam, beim Erhitzen aber sofort.

Eine krystallographische Bestimmung der Gypskrystalle ist bei ihrer Kleinheit nicht möglich. FISCHER konnte jedoch an denselben eine geringe Anisotropie constatiren.

Die Gypskrystalle entstehen nach FISCHER stets im Cytoplasma, sie können aber später auch in den Zellsaft gelangen. So befinden sich in den bekannten rundlichen Vacuolen an den Enden der Closteriumzellen stets eine Anzahl von Gypskristallchen, die hier in lebhafter Molekularbewegung begriffen sind.

Ueber die Rolle, welche diese Gypskrystalle im Stoffwechsel der Pflanze spielen, ist zur Zeit noch nichts Sichereres festgestellt. FISCHER konnte eine Auflösung von Gypskrystallen niemals beobachten und betrachtet sie deshalb als Ausscheidungsprodukte.

Ausserdem gibt neuerdings HANSEN (IV, 10) an, dass in verschiedenen *Angiopteris* und *Marattia* spec. kleine Krystalle vorkommen, die meist sechseckige Täfelchen oder Zwillingsbildung darstellen und nach den von ihm ausgeführten allerdings nicht ganz beweiskräftigen Reactionen aus einem Gemisch von Calcium- und Magnesiumsulfat bestehen sollen.

7. Calciumphosphat.

Ausscheidungen von phosphorsaurem Kalk sind innerhalb der lebenden Pflanzenzelle bislang nur in einem Falle beobachtet worden, nämlich in den

Blättern von Wasserkulturexemplaren von *Soja hispida* und *Robinia-Pseudo-Acacia*. Sie traten bei diesen nach den Angaben von NOBBE, HÄNLEIN und COUNCLER (I, 471) in Form runder Körper auf, die in Wasser, Alkohol und Alkalien unlöslich waren, sich in Essigsäure, aber ohne Blasenentwicklung lösten. Mit neutraler Lösung von Silbernitrat färbten sie sich sofort intensiv gelb. Den Calciumgehalt der betreffenden Körper schlossen die genannten Autoren nur daraus, dass dieselben auch in magnesiumfreien Nährstofflösungen sich bildeten, in calciumfreien dagegen fehlten.

Weitere Angaben über das Vorkommen von festem Calciumphosphat in der lebenden Pflanzenzelle fehlen; dahingegen wissen wir namentlich durch die Untersuchungen von HANSEN (IV), dass der phosphorsaure Kalk häufig in grosser Menge gelöst in der Pflanzenzelle vorkommt und sich beim Eintragen der betreffenden Pflanzenzellen in absoluten Alkohol in Form sehr schön ausgebildeter Sphaerokristalle in diesen abscheidet.

8. Kieselkörper.

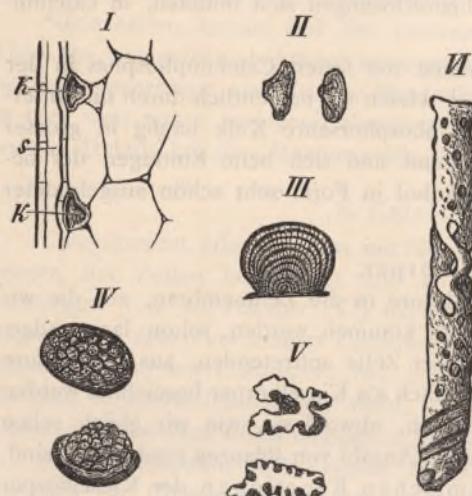
Während die Incrustation von Kieselsäure in die Zellmembran, auf die wir im nächstfolgenden Abschnitte zu sprechen kommen werden, schon lange allgemein bekannt ist, haben die im Innern der Zelle auftretenden, aus Kieselsäure bestehenden Körper, die im Folgenden einfach als Kieselkörper bezeichnet werden sollen, bisher nur wenig Beachtung gefunden, obwohl sie, wie wir gleich sehen werden, bereits in einer ganz beträchtlichen Anzahl von Pflanzen beobachtet sind.

Was nun zunächst die mikrochemischen Reactionen der Kieselkörper anlangt, so sind dieselben dadurch ausgezeichnet, dass sie durch Glühen nicht verändert werden und in allen Säuren unlöslich sind, mit alleiniger Ausnahme der Fluorwasserstoffsäure, die wiederumgekehrt die organischen Substanzen nicht angreift. Man kann somit die Kieselkörper völlig isolieren, wenn man die betreffenden Pflanzenteile zunächst mit Salpetersäure auszieht und dann auf einem auf Platinblech gelegten Deckglas bis zur vollständigen Zerstörung der organischen Substanz glüht. Einfacher noch ist die von SACHS vorgeschlagene Methode, die betreffenden Schnitte ohne vorherige Behandlung mit Salpetersäure auf dem Deckglas mit einem Tropfen Schwefelsäure zu erhitzen und nach Verdampfung denselben zu glühen. Endlich kann aber die Isolirung der Kieselkörper auch ohne Glühen nach der von CRÜGER (II) zuerst angewandten Methode erreicht werden; nach dieser werden die betreffenden Pflanzenteile der gleichzeitigen Wirkung von Chromsäure und Schwefelsäure ausgesetzt, die ebenfalls alle organischen Substanzen zerstört.

CRÜGER empfiehlt zu diesem Zwecke ein Gemisch von 1 Thl. Kaliumbichromat, 1 Thl. conc. Schwefelsäure und 6 Thln. Wasser; gute Resultate erhält man auch, wenn man nach der von MILLARAKIS (I) vorgeschlagenen Methode die zu untersuchenden Pflanzenteile zunächst mit concentrirter Schwefelsäure behandelt und dann 20% Chromsäure zusetzt.

Die Kieselkörper wurden nun zuerst von CRÜGER (II) in einer westindischen Chrysobalanee, die die sogenannte *Cauto*-Rinde liefert, beobachtet. Der genannte Autor fand bei dieser namentlich in der Rinde und in den Gefäßbündeln des Blattes begleitenden Zellen runde, zum Theil hohle Körper, die ihrem chemischen Verhalten nach aus Kieselsäure bestehen müssen. In der Rinde des *Cauto*-Baumes beobachtete CRÜGER sogar, dass in den meisten Fällen das ganze Lumen der Zellen, selbst die feinsten Poren der Membran mit Kieselsäure angefüllt waren, während die Membran selbst zunächst wenigstens siliciumfrei geblieben war.

Sodann hat H. v. MOHL (I, 230) bei einer grösseren Anzahl von Chrysobalaneen, Dilleniaceen und Magnoliaceen theils in der Epidermis, theils in den Gefässbündel begleitenden Zellen Kieselkörper aufgefunden. Diese Kieselkörper füllen bei den meisten Arten die betreffenden Zellen vollkommen aus, bei anderen bilden sie nur ein grosses rundliches Korn innerhalb derselben. Die Membranen der kieselkörperhaltigen Zellen sind bald ebenfalls verkieselt, bald aber siliciumfrei. In letzterem Falle müssen die Kieselkörper natürlich bei der Zerstörung der organischen Substanz auseinanderfallen.



(B. 560.)

Fig. 24.

I Blattstiell von *Caryota sobolifera*, Längsschnitt; s Bastzelle; k Kieselkörper (250). II Durch Glühen isolirte Kieselkörper von *Oncidium leucochilum*. III Kieselkörper von *Galipea macrophylla*. IV Id. von *Caryota urens*, in verschiedenen Lagen. V Kieselkörper aus dem Blatt von *Tristicha hypnoides* (220). VI Id. aus dem Thallus ders. Pflanze (220). II nach PFITZER, III u. IV nach ROSANOFF, V und VI nach CARIO.

sind, fast vollkommen aus. Bei den Orchideen haben sie nach der Beschreibung von PFITZER (III, 245) meist die Form einer in der Mitte einseitig verdickten Scheibe (Fig. 24, II).

Ausserdem fand ROSANOFF (II, 767) Kieselkörper auch in den zweijährigen Blättern der tropischen Diosmee *Galipea macrophylla*. Dieselben treten hier in der Umgebung der am Blattrande verlaufenden, nur aus Bastzellen bestehenden Stränge auf, besitzen meist rundliche Gestalt und zeigen häufig eine deutliche Schichtung und radiale Streifung nach Art der Sphaerokristalle (Fig. 24, III). Sie sitzen stets der den Bastzellen zugekehrten Membran der betreffenden Zellen an, die aber ausserdem stets noch andere Inhaltskörper, wie Stärke, Chlorophyllkörper und Plasmareste einschliessen.

Endlich sind von CARIO (I, 28) auch bei *Tristicha hypnoides*, einer Podostemonee, Kieselkörper beobachtet. Ihre Gestalt ist hier eine sehr mannigfache, bald spindelförmig, bald cylindrisch, bald sternförmig, ausserdem sind sie an ihrer Oberfläche häufig mit ringförmigen Leisten bedeckt, nicht selten finden sich an denselben auch Durchbohrungen und unregelmässige Aushöhlungen (cf. Fig. 24, V und VI).

Nach WARMING (cf. Jahresb. 1880, pag. 403) enthalten übrigens alle Podostemoneen derartige Kieselkörper.

9. Eisen.

Eisensalze finden sich als Incrustation der Zellmembran namentlich bei verschiedenen Spaltpilzen (*Cladotrichix* und *Crenothrix*) und bei der Desmidiaeengattung *Closterium* (cf. KLEBS, IV, 383). Ferner bildet Eisen, wohl als Eisenoxydhydrat, bei manchen Conferven dicke Krusten auf der Membran; dieselben haben bald die Form von Gürteln, die in regelmässigen Abständen auf einander folgen, bald umschließen sie auch als zusammenhängende Hülle die ganze Alge.

Dass wir es in diesen Fällen wirklich mit Eisen zu thun haben, lässt sich mit Hilfe von Ferrocyanalkalium, dem etwas Salzsäure zugesetzt ist, leicht nachweisen; es werden durch dies Reagens die betreffenden Körper direct in Berliner Blau verwandelt.

Von HANSTEIN (IV) wurde die Bildung der Eisenablagerungen bei einigen Conferven näher verfolgt, dieselben sollen dort stets innerhalb der äussersten Schicht der Membran entstehen und auch im ausgebildeten Zustande stets noch von einer zarten Membran überzogen sein.

10. Aschenskelette.

Während die bereits erwähnten Membranincrustationen von Calciumcarbonat und Eisensalzen wie wir sahen, nur auf eine geringe Anzahl von Pflanzen beschränkt sind, sind Einlagerungen anderer anorganischer Substanzen in jeder älteren Zellmembran enthalten; dieselben sind aber stets so fein in der Zellmembran vertheilt, dass es nicht möglich ist, sie direct unter dem Mikroskop zu beobachten. Man kann sich jedoch von dem Vorhandensein solcher anorganischer Einlagerungen leicht überzeugen, wenn man Schnitte aus einem beliebigen Pflanzentheile vorsichtig glüht, bis dieselben vollkommen weiss erscheinen und somit alle organische Substanz in ihnen zerstört ist. Das so entstandene Aschenskelett besitzt stets dieselbe feine Structur wie der unversehrte Schnitt, und man kann an demselben bei mikroskopischer Beobachtung die einzelnen Zellwände noch deutlich erkennen.

Im Allgemeinen bestehen nun diese Aschenskelette vorwiegend aus Kalium-, Calcium- und Magnesiumsalzen. Es geht dies daraus hervor, dass im allgemeinen die betreffenden Skelette sich in Säuren vollkommen auflösen und dass Schnitte, die vorher mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelt waren, dann auch keine Aschenskelette geben.

In vielen Fällen tritt jedoch auch Kieselsäure in grosser Menge als Einlagerung der Zellmembran auf; zu ihrem Nachweis können die bereits bei Beprechung der Kieselkörper aufgeführten Methoden dienen; im Allgemeinen dürfte sich aber die Anwendung von Chromsäure und Schwefelsäure am meisten empfehlen.

Wie nun bereits von H. v. MOHL (I, II) hervorgehoben wurde, verhalten sich bezüglich der Stärke der Verkieselung systematisch sehr nahe stehende Arten häufig sehr verschieden; im Allgemeinen sind jedoch die Equisetaceen, Gramineen und Urticaceen durch starke Verkieselung ausgezeichnet; durchweg verkieselten sind dagegen allein die Membranen der Algenfamilie der Diatomeen.

Bei den Kormophyten erstreckt sich nun die Verkieselung namentlich auf die Aussenwände der Epidermiszellen im Stamm und Blatt; sie ist hier häufig eine so vollkommene, dass an den Kieselskeletten nicht nur die einzelnen Zellen

sondern selbst die feinsten Structurverhältnisse, wie z. B. die knötenartigen Verdickungen an den Spaltöffnungsschliesszellen von *Equisetum*, beobachtet werden können.

Häufig sind auch besonders die Haare durch starke Verkieselung ausgezeichnet (*Deutzia*, *Humulus* u. a.); bei den bereits pag. 599 erwähnten Boragineen und Compositen sind auch die Haarbasis umgebenden Zellen stark verkieselst; ferner wurde auch von MOHL (I) beobachtet, dass die Verkieselung häufig bei den Haaren beginnt und sich erst von dort aus allmählich über die übrigen Epidermiszellen ausbreitet.

Von Interesse ist ferner das Verhalten des Spaltöffnungsapparates, insfern häufig nicht nur die Schliesszellen auch auf der dem Innern des Pflanzekörpers zugekehrten Seite verkieselst, sondern auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der subepidermalen Zellen in gleicher Weise mit Kieselsäure inkrustiert werden.

Ebenso wie die Epidermiszellen sind nun nach den Untersuchungen von HÖHNERL's (III, 582) auch die Korkzellen bei einer Anzahl von Pflanzen (*Ulmus effusa*, *Morus alba* etc.) durch ganz bedeutende Verkieselung ausgezeichnet und zwar ist dieselbe höchst wahrscheinlich stets nur auf den verkorkten Theil der Korkzelle (die Suberinlamelle) beschränkt. Auf der anderen Seite zeigten allerdings auch Pflanzen, deren Epidermis durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist, wie z. B. *Quercus suber* und *Deutzia gracilis* keine Spur von Verkieselung in den Korkzellen.

Bei einer Anzahl von Pflanzen findet auch eine Verkieselung der Gefäßbündel des Blattes statt und bei einigen Pflanzen sind sogar die sämmtlichen Zellen des Blattes verkieselst (so bei *Fagus silvatica*, *Quercus suber* u. a. cf. MOHL I, 228).

Erwähnen will ich noch, dass auch die Cystolithen stets eine schwache Einlagerung von Kieselsäure enthalten, dass aber keineswegs, wie mehrfach behauptet wurde, gerade der Stiel durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist.

Von Interesse ist schliesslich noch die Frage, ob die mit verkieselten Membranen versehenen Zellen noch lebensfähig sind, und ob sie ferner noch zu wachsen vermögen. Das erste ist nun, wie schon von MOHL (I) überzeugend dargethan wurde, entschieden der Fall. Der genannte Autor hat aber auch bereits bei *Deutzia scabra* ein Wachsthum der bereits verkieselten Epidermiszellen beobachtet; dahingegen scheint nach Messungen von Miliarakis (I) das Wachsthum verschiedener Haarzellen mit der Verkieselung zu erlöschen.

Kapitel 14.

Der Zellsaft und die übrigen flüssigen Einschlüsse der Zelle.

Als Zellsaft soll im Folgenden, wie dies auch meist in der Literatur geschieht, ausschliesslich die die Vacuolen erfüllende Flüssigkeit bezeichnet werden. Die selbe ist vom Cytoplasma stets scharf geschieden, obwohl dieses ja ebenfalls eine dem flüssigen Aggregatzustande zum mindesten sehr nahe kommende Constitution besitzt. Die scharfe Grenze zwischen Zellsaft und Cytoplasma tritt namentlich dann sehr deutlich hervor, wenn der Zellsaft irgend einen Farbstoff gelöst enthält, das Cytoplasma aber vollkommen farblos ist.

Bezüglich der Entstehung der Vacuolen habe ich pag. 502, der allgemein

verbreiteten Ansicht entsprechend, angegeben, dass dieselben in den jugendlichen Membranen ganz fehlen sollten. Nach neueren Untersuchungen von WENT (cf. Bot. Zeitg. 1887, pag. 76) sind nun aber bereits in den Zellen der Vegetationspunkte kleine Vacuolen anzutreffen, die am besten dadurch sichtbar gemacht werden konnten, dass das betreffende Präparat mit einer 10% Lösung von Kalisalpeter behandelt wurde, die das Plasma bis auf die Wandung der Vacuolen zum Absterben bringt. Der genannte Autor hat ferner beobachtet, dass diese Vacuolen in der lebenden Zelle einem stetigen Wechsel unterworfen sind und sich bald theilen, bald auch mit einander verschmelzen. Er hat auch den Nachweis zu führen gesucht, dass die Vermehrung der Vacuolen, ebenso wie die des Zellkernes und die der Chromatophoren, ausschliesslich durch Theilung bewirkt werden möchte.

Was nun die chemische Constitution des Zellsaftes anlangt, so kann wohl als sichergestellt gelten, dass der Zellsaft die verschiedenartigsten Stoffe aufgelöst enthält und dass während der ganzen Lebensperiode der Zelle ein reger Stoffaustausch zwischen dem Zellsaft und dem Plasmakörper stattfindet. Leider ist es jedoch für die meisten Substanzen mit den zur Zeit tiblichen mikroskopischen Reactionsmethoden nicht möglich, zu entscheiden, in welchem Verhältniss dieselben zwischen Zellsaft und Cytoplasma vertheilt sind, ob sie ausschliesslich in dem einen oder anderen enthalten sind. Es steht jedoch zu erwarten, dass durch Anwendung ganz verdünnter Reagentien, die wie die verdünnten Farbstofflösungen in den PFEFFER'schen Versuchen (cf. PFEFFER V) in den meisten Fällen die Lebensfähigkeit der Zellen nicht beeinträchtigen dürfen, sich in dieser Beziehung manche sichere Aufschlüsse werden erlangen lassen.

Bei ausgewachsenen Zellen, in denen der Zellsaft den bei weitem grössten Theil des Zellumens erfüllt, während der Plasmakörper auf einen feinen Wandbeleg reducirt ist, lässt sich jedoch bereits jetzt für viele Substanzen mit Sicherheit angeben, dass sie im Zellsaft enthalten sein müssen, namentlich dann, wenn sie in der ausgepressten Lösung in solcher Menge nachweisbar sind, dass sie in der relativ geringen Masse des Plasmakörpers gar nicht gelöst sein könnten. Es lässt sich auf diese Weise der Nachweis liefern, dass Glycose, Rohrzucker, Inulin, Asparagin, verschiedene organische Säuren und anorganische Salze und andere Substanzen häufig in grosser Menge im Zellsaft enthalten sind.

Manche dieser Substanzen werden beim Conserviren der betreffenden Pflanzenteile unter Umständen in fester Form abgeschieden. So bewirkt namentlich Alkohol häufig die Bildung von wohl ausgebildeten Krystallen und Sphaerokrystallen innerhalb der Zellen. Die Sphaerokrystalle bestehen meist aus Inulin (cf. PRANTL I) oder phosphorsaurem Kalk (cf. HANSEN IV und LEITGEB III); in einigen Fällen sind auch Sphaerokrystalle von Hesperidin (PFEFFER VII) beobachtet, von anderen ist die Zusammensetzung zur Zeit noch nicht ermittelt. Es mag jedoch noch besonders hervorgehoben werden, dass derartige Sphaerokrystalle innerhalb der lebenden Pflanze niemals auftreten und stets erst durch Reagentienwirkung entstehen, während die pag. 596 erwähnten Sphaerokrystalle von Calciumoxalat bereits in der lebenden Pflanze enthalten sind.

Von den meisten der obengenannten Substanzen ist es nun aber zur Zeit unmöglich, zu entscheiden, ob sie nicht gleichzeitig, eventuell in stärkerer oder schwächerer Concentration, auch im Cytoplasma vorkommen. Dahingegen lässt sich diese Frage für die Farbstoffe natürlich relativ leicht beantworten: Es lässt sich für diese durch direkte Beobachtung an der lebenden Zelle feststellen, dass die im Zellsaft enthaltenen Farbstoffe, die namentlich häufig blaue und rosa-rothe, nicht selten aber auch andere Farben besitzen, dem Plasmakörper voll-

ständig fehlen. Dieser erscheint überhaupt, abgesehen von den Chromatophoren stets vollkommen farblos. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die chromatophorenfreien *Phycochromaceen*, und eine Anzahl von *Myxomyceten*, deren Plasmodien häufig vollständig von Farbstoffen durchdrungen sind (cf. ZOPF I, 74).

An den mit gefärbtem Zellsaft versehenen Zellen wurde ferner von WENT nachgewiesen, dass häufig in ein und derselben Zelle Vacuolen mit verschiedenem Inhalt vorkommen; so beobachtete er z. B. an den Blumenblättern von *Glycine sinensis*, dass neben der blauen Zellsaft führenden grossen Vacuole sich stets noch eine Anzahl farbloser Vacuolen in derselben Zelle befinden, die fast die Hälfte des Lumens derselben einnehmen können.

Als weitere flüssige Einschlüsse der Zellen sind nun namentlich die Oeltropfen und Gerbstoffkugeln zu nennen.

I. Unter der erstenen Bezeichnung dürften zur Zeit am zweckmässigsten alle diejenigen im Innern der Pflanzenzelle auftretenden flüssigen Gebilde zusammengefasst werden, die nach den Angaben der verschiedenen Autoren aus ölartiger, wachsartiger oder harzartiger Substanz bestehen sollen; in den meisten Fällen ist es ja zur Zeit gar nicht möglich, über die faktische Zusammensetzung der betreffenden Gebilde sichere Angaben zu machen, da es bislang noch keine hinreichend zuverlässigen mikrochemisch ausführbaren Unterscheidungsmethoden für fette und ätherische Oele, harz- oder wachsartige Substanzen giebt. Zum Nachweis ölartiger Körper im weitesten Sinne kann man jedoch neben den Löslichkeitsverhältnissen in kaltem oder heissem Alkohol, Aether, Chloroform etc. namentlich auch Osmiumsäure benutzen, die von denselben zu schwarzem Osmium reducirt wird, ferner Alkannatinktur, die eine intensive Rothfärbung der betreffenden Tropfen bewirkt.

Die Oeltropfen entstehen nun wohl jedenfalls in der bei weitem grössten Anzahl der Fälle innerhalb des Plasmakörpers und sind hier so häufig anzutreffen, dass ich auf eine Aufzählung einzelner Beispiele verzichte. Dahingegen scheint mir eine kurze Besprechung der sogen. Oelkörper der Lebermoose, die nach den Untersuchungen von PFEFFER (VI) stets im Zellsaft gebildet werden sollen, geboten. Dieselben sind namentlich dadurch von Interesse, dass sie nicht einfach aus ölartiger Substanz bestehen, sondern stets eine mit Wasser imbibirte Grundmasse enthalten, die nach aussen hin durch eine höchst wahrscheinlich aus Proteïnsubstanz bestehende Haut abgegrenzt ist und das Oel in Form von je nach der Pflanzenspecies sehr verschieden grossen Tropfen eingelagert enthält. Welche Substanzen sonst noch in der Grundmasse der Oelkörper enthalten sind, ist zur Zeit noch nicht festgestellt, nur bei *Lunularia* und einigen anderen Arten gelang es PFEFFER (VI, 26) Gerbsäure in den Oelkörpern nachzuweisen.

Es sind die Oelkörper übrigens als ein Sekret aufzufassen, da eine Veränderung oder Auflösung in keinem Falle, selbst nicht nach 3 Monate langer Cultur unter Lichtabschluss, beobachtet werden konnte (PFEFFER VI, 42).

II. Gerbstoffkugeln finden sich namentlich in den Zellen der grünen Algen und sind besonders bei verschiedenen *Conjugaten*, wie *Mesocarpus* und *Mougeotia*, bei denen sie zuerst von PRINGSHEIM (I, 354) in ihrer stofflichen Zusammensetzung richtig erkannt wurden, oft in grosser Menge anzutreffen. Nach BERTHOLD (IV, 56) sind dieselben auch bei den *Phaeosporen* sehr verbreitet; sie finden sich endlich nach den Untersuchungen von PFEFFER (V) auch in den Ge weben der Kormophyten, so in bestimmten parenchymatischen Zellen der Wurzel

und des Stengels von *Salix* und im primären Bewegungsgelenk von *Mimosa pudica*.

Zur mikrochemischen Nachweisung des Gerbstoffes in diesen durch ihre starke Lichtbrechung den Oeltropfen sehr ähnlichen kugeligen Gebilden kann man mit gutem Erfolge Kaliumbichromat benutzen, das mit den Gerbstoffen einen braunen voluminösen Niederschlag bildet; von GARDINER (cf. Bot. Centralbl. Bd. 20, pag. 284) wurde auch eine Lösung von molybdänsaurem Ammonium in conc. Chlorammoniumlösung zu gleichem Zwecke vorgeschlagen, die mit Gerbsäure einen gelben Niederschlag bilden soll. Die beste Methode dürfte jedoch die neuerdings von MOLL (Bot. Centralbl. Bd. 24, pag. 250) vorgeschlagene bilden, nach der die auf Gerbsäure zu prifenden Pflanzenteile einige Tage lang (oder ohne Schaden auch längere Zeit) in eine Lösung von Kupferacetat gebracht werden, das in den gerbsäurehaltigen Zellen einen dunkel gefärbten Niederschlag erzeugt, der bei nachheriger Behandlung mit Eisenacetatlösung noch erkennen lässt, ob er durch einen eisenblauenden oder eisengrünen Gerbstoff bewirkt wurde. Sehr gute Resultate liefert endlich auch Methylenblau, wenn nach der von PFEFFER (V) eingeführten Methode die lebenden Pflanzenteile in eine ganz verdünnte Lösung dieses Farbstoffs gebracht werden. Die Gerbstoffbläschen speichern dann den Farbstoff in grosser Menge auf und erscheinen innerhalb der lebenden Zelle intensiv blau gefärbt.

Ob nun die Gerbstoffkugeln außer Gerbstoff noch andere Substanzen enthalten, ist noch nicht festgestellt. Ebenso lässt sich zur Zeit auch noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, ob dieselben im Zellsaft oder innerhalb des Plasmakörpers gebildet werden. Für erstere Entstehungsweise spricht jedoch die von PFEFFER (V) mitgetheilte Beobachtung, dass bei den Wurzeln von *Azolla*, *Euphorbia peplus* und *Ricinus communis* sich im Zellsaft ganz ähnliche kugelförmige Ausscheidungen bildeten, die ebenfalls zum grössten Theil aus Gerbsäure bestanden, als dieselben in eine Lösung von kohlensaurem Ammon gebracht waren, oder durch Plasmolyse derselben eine stärkere Concentration des Zellsaftes bewirkt war.

Kapitel 15.

Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran.

Obwohl über die chemischen Eigenschaften der Zellmembran eine sehr reiche Literatur vorliegt, ist es doch zur Zeit in den meisten Fällen noch nicht möglich zu entscheiden, durch welche Umstände das abweichende Verhalten der verschiedenen Zellmembranen bewirkt wird. Denn wenn wir auch wohl der am meisten verbreiteten Ansicht entsprechend als sichergestellt annehmen können, dass alle pflanzlichen Zellmembranen ursprünglich aus ein und derselben chemischen Verbindung, der Cellulose, bestehen, so sind doch natürlich noch sehr verschiedene Annahmen zur Erklärung der späteren Verschiedenheiten möglich. Einerseits können chemische Umsetzungen, etwa Substitutionen gewisser Gruppen der Cellulosemolekel, innerhalb der Zellmembran eintreten, andererseits könnte auch eine einfache Polymerisation oder eine Änderung im micellaren Aufbau der betreffenden Substanzen erfolgen; schliesslich ist auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Incrustationen fremdarteriger Substanzen, die nicht mit den Cellulosemolekülen atomistisch verknüpft sind, die Eigenschaften der Zellmembran verändern könnten.

In den meisten Fällen ist es nun aber zur Zeit völlig unmöglich zu entscheiden, welchem von den genannten Processen eine bestimmte Zellmembran ihre von denen der reinen Cellulose differierenden Eigenschaften verdankt. Makrochemische Untersuchungen in dieser Hinsicht werden eben dadurch, dass die verschiedenen Cellulosemodificationen nicht nur an benachbarten Zellen, sondern meist sogar in der Membran ein und derselben Zelle gleichzeitig nebeneinander vorkommen, ganz bedeutend erschwert, und die mikrochemischen Befunde sind natürlich nicht im Stande, die in manchen Fragen allein Ausschlag gebenden quantitativen Analysen zu ersetzen.

So sind denn auch die meisten der bisherigen Unterscheidungen und Bezeichnungen der verschiedenen Membransubstanzen mehr als ein vorläufiger Nothbehelf anzusehen, der allerdings auch wohl in der allernächsten Zeit noch nicht durch ein auf exakterer Grundlage beruhendes System ersetzt werden dürfte. Man unterscheidet nun zur Zeit gewöhnlich als die am häufigsten auftretenden Membranarten: die aus reiner Cellulose bestehende, die verkorkte, die verholzte und die verschleimte Membran. Diese sollen zunächst eingehend besprochen werden. Im Anschluss an die verkorkten Membranen sollen dann aber zugleich die Ein- und Auflagerungen wachsartiger Substanzen auf die Zellmembran und im Anschluss an die Verschleimung der Membran die übrigen Schleimbildungen innerhalb der Pflanzenzelle ausführlich behandelt werden. Ausserdem soll dann noch in diesem Kapitel die chemische Beschaffenheit der Membran der Pilze, die Intercellularsubstanz und die Innenhaut der Zellmembran und schliesslich die Auskleidung der Intercellularen ihre Besprechung finden.

Bevor ich hierzu übergehe, will ich jedoch an dieser Stelle noch auf die neueren Untersuchungen von WIESNER (III) und KRASSER (I) hinweisen, nach denen die lebende Zellwand stets Eiweißstoffe enthalten soll. KRASSER hat zum Nachweis der Eiweißstoffe namentlich das MILLON'sche Reagens benutzt, das an den verschiedenartigsten Membranen eine deutliche Rothfärbung hervorrufen soll; ferner verwandte er zu gleicher Zwecke ein von ihm neu entdecktes Eiweißreagens, das Alloxan. Da jedoch beide Reagentien auch mit einer ganzen Reihe von anderen Körpern gleiche Reactionen zeigen, scheint mir eine umfassendere Nachuntersuchung in dieser Hinsicht um so nothwendiger, als KRASSER auch mit dem MILLON'schen Reagenz keineswegs bei allen Membranen ein positives Resultat erhielt. Ausserdem hat der genannte Autor auch noch einige Membranen nach der LÖW-BOKORNY'schen Methode (cf. pag. 509) untersucht und kommt zu dem Ergebnisse, dass in den untersuchten Membranen lebendes Albumin enthalten sei.

I. Die Cellulosemembran.

Die Cellulose gehört bekanntlich zu den Kohlehydraten, deren procentische Zusammensetzung durch die Formel $C_6H_{10}O_5$ ausgedrückt wird und stimmt also in dieser Hinsicht mit der Stärke überein.

Als charakteristische Reactionen derselben sind namentlich zu nennen die Blaufärbung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure, die violette Färbung mit der sogenannten Chlorzinkjodlösung und die Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Kupferoxydiammoniak.

Durch die angeführten Reactionen sind nun die jugendlichen Zellmembranen aller höheren Pflanzen ausgezeichnet, während dieselben im ausgebildeten Stadium der betreffenden Zellen im Allgemeinen nur bei den dünnwandigen

Parenchymzellen, den Elementen des Siebröhrensystems und den meisten Bastzellen noch mit gleichem Erfolge ausgeführt werden können. Auch die meisten Membranen der Algen geben die Reactionen auf reine Cellulose, während bei den Pilzen gewöhnlich die noch zu besprechende Pilzcellulose angetroffen wird.

2. Die Verkorkung der Membran.

Als verkorkt bezeichnete man bis vor kurzem alle diejenigen Membranen, die im Gegensatz zur reinen Cellulose in concentrirter Schwefelsäure sowie in Kupferoxydiammoniak unlöslich sind und mit verdünnter Schwefelsäure und Jod oder Chlorzinkjod eine gelbe bis braune Farbe annehmen. Nach den neueren Untersuchungen von F. v. HÖHNEL (III) haben wir jedoch namentlich das Verhalten der verkorkten Membranen gegen concentrirte Kalilauge, gegen das SCHULZE'sche Macerationsgemisch und gegen concentrirte Chromsäure als charakteristisch für dieselben anzusehen.

Von diesen bewirkt das erstgenannte Reagenz in der Kälte eine deutliche Gelbfärbung der verkorkten Membranen, die beim vorsichtigen Erwärmen in der genannten Flüssigkeit noch an Intensität zunimmt; die verkorkten Membranen nehmen dann gleichzeitig eine gestrichelte oder körnige Structur an, die bei weiterem Erwärmen immer deutlicher wird, beim Kochen in Kalilauge treten die gebildeten grösseren gelblichen Tropfen sogar häufig aus der Membran ganz heraus.

Dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch (Salpetersäure und chlorsaures Kali) widerstehen die verkorkten Membranen von allen Cellulosemodificationen am längsten, bei länger andauerndem Kochen in der genannten Flüssigkeit fliessen sie jedoch schliesslich zu ölartigen Tropfen zusammen, deren Substanz als Cerinsäure bezeichnet wird und in heissem Alkohol, Aether, Chloroform, Benzol und verdünnter Kalilauge löslich, in Schwefelkohlenstoff aber unlöslich ist.

Concentrirt Chromsäure löst die verkorkten Membranen entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung, während, abgesehen von der Pilzcellulose, alle anderen Cellulosemodificationen von dieser Säure schon nach kurzer Zeit aufgelöst werden.

Die abweichenden Eigenschaften der verkorkten Membranen werden nun höchst wahrscheinlich dadurch bedingt, dass dieselben mit einer fettartigen Substanz incrustirt sind, die so innig mit den übrigen Membranbestandtheilen verbunden ist, dass sie durch die gewöhnlichen Lösungsmittel der Fette (heissen Alkohol, Chloroform etc.) der Membran entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen entzogen werden kann. VON HÖHNEL bezeichnet diese incrustirende Substanz als Suberin und betrachtet die bei der Behandlung mit dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch zusammenfliessenden Cerinsäuretropfen als ein Oxydationsprodukt des Suberins.

Ueber die chemische Constitution des Suberins fehlte es bislang an sicheren Anhaltspunkten; neuerdings wurde aber von KÜGLER (cf. ARTHUR MEYER VI) das Suberin von *Quercus suber* einer genaueren Untersuchung unterzogen. Danach besteht dasselbe aus den Glycerinestern der Stearinsäure und einer neu entdeckten Säure, der Phellonsäure ($C_{20}H_{42}O_3$), und zwar konnte KÜGLER aus dem zuvor mit Weingeist und Chloroform gereinigten Korke durch Verseifung mit weingeistiger Kalilauge 40% des Säuregemisches und 2,5% Glycerin gewinnen.

Bei dem gänzlichen Mangel weiterer diesbezüglicher Untersuchungen lässt

sich natürlich zur Zeit kein Urtheil darüber fällen, ob auch die übrigen verkorkten Membranen mit der nämlichen Substanz incrustirt sind; so lange aber keine specifischen Verschiedenheiten in dieser Hinsicht nachgewiesen sind, scheint es geboten, alle die obigen Reactionen zeigenden Membranen als verkorkt zu bezeichnen. Sicher ist jedoch, dass in quantitativer Beziehung zwischen den verschiedenen Membranen grosse Verschiedenheiten vorkommen und dass man somit auch zwischen verschieden stark verkorkten Membranen unterscheiden kann. Fraglich muss es dagegen zur Zeit noch bleiben, ob es Membranen giebt, in denen der Cellulosegehalt vollständig durch Suberin verdrängt ist. In den meisten Fällen gelingt es wenigstens wie für die Zellen des Korkes speciell durch VON HÖHNER nachgewiesen wurde, nach Entfernung des Suberins durch Kalilauge an den betreffenden Membranen mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die Cellulosereaction zu erhalten. Für die Cuticula fehlt es in dieser Hinsicht leider noch an genaueren Untersuchungen.

Was nun die Verbreitung der Verkorkung anlangt, so ist bei allen höheren Pflanzen, bis hinab zu den Moosen, die Membran der Epidermiszellen durch starke Verkorkung ausgezeichnet; doch ist bei diesen gewöhnlich nicht die ganze Membran verkorkt, sondern meist nur die äusserste Schicht, soweit sie an die freie Oberfläche der betreffenden Pflanzenteile ragt. Es entsteht so eine, abgesehen von den Spaltöffnungen, lückenlose Membran, die den ganzen Pflanzenkörper überzieht, schon an den Zellen des Stammvegetationspunktes nachweisbar ist und nur an den unter der Wurzelhaube gelegenen Epidermiszellen fehlt. Man bezeichnet diese verkorkte Membran allgemein als Cuticula.

Der übrige Theil der Epidermiszellwandungen besteht meist aus reiner Cellulose; sehr häufig findet man jedoch auch zwischen einer inneren Celluloseschicht und der Cuticula eine weniger als diese verkorkte Schicht, die dann als Cuticularschicht bezeichnet wird.

In manchen Fällen setzt sich die Verkorkung auch auf die Seitenwände, seltener auch auf die Innenseite der Epidermiszellen fort. Interessant verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von VÖCHTING (II, 386) die Epidermiszellen von *Lepismium radicans* und einigen *Rhipsalis* spec., bei diesen ragen nicht nur von den Cuticularschichten aus unregelmässig gestaltete ebenfalls aus verkorkter Substanz bestehende Fortsätze in die Radialwände hinein, sondern es finden sich auch ganz isolierte knotenförmige Cuticularbildung in diesen und namentlich in der mittleren Schicht der zwischen der Epidermis und den darunter liegenden Hypodermzellen befindlichen Membran.

Bei den Schliesszellen der Spaltöffnungen ist die Verkorkung gewöhnlich nicht nur auf die Aussenseite beschränkt, sondern setzt sich auch durch die Spalte verschieden weit in die innere Athemhöhle fort. Bei manchen Pflanzen sollen auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der Mesophyllzellen und sogar auch die zwischen den Mesophyllzellen gelegenen Membranen zum Theil verkorkt sein (cf. DE BARY III, 78–86); doch bedürfen diese Beobachtungen noch der Nachuntersuchung mit Hilfe der oben genannten Korkreagentien.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass nach neueren Untersuchungen von BERTHOLD (II, 40) die Epidermiszellen vielfach einen weit complicirteren Bau besitzen sollen, insofern an die Cuticula nach aussen hin noch eine verholzte und eine aus reiner Cellulose bestehende Schicht grenzen soll. Ob aber eine derartige Structur häufig anzutreffen ist, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Sehr eigenartige Cuticulargebilde finden sich ferner noch an den Epidermiszellen verschiedener Samenschalen. Dieselben wurden zuerst von HEGELMAIER (III) an der Aussenhaut der Samen von *Elisanthe noctiflora* beobachtet, der conische Gebilde aufsitzten, die ihren chemischen Reactionen nach aus

verkorkter Membransubstanz bestehen müssen und in ihrem Innern aus weniger dichter Masse zusammengesetzt sind. Bei Behandlung zarter Querschnitte der betreffenden Samenschale mit Kalilauge zeigte sich aber, dass zwischen diesen Stäbchen noch eine aus reiner Cellulose bestehende Zwischensubstanz vorhanden war, die im reifen Samen zu einer dünnen Haut zusammengeschrumpft war; ebenso zeigte dann auch die Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Cuticulargebilde, die im Folgenden nach der von MARLOTH herrührenden Terminologie als Differenzirungsstäbchen bezeichnet werden mögen, innerhalb der Aussenhaut durch chemische Differenzirung entstehen.

Durch Untersuchung anderer *Caryophyllaceen* fand HEGELMAIER, dass bei sehr zahlreichen Arten dieser Familie ähnliche Verhältnisse zu beobachten sind; nur in der Form und Grösse der Differenzirungsstäbchen zeigten die verschiedenen Arten gewisse Verschiedenheiten; auch war die zwischen den Differenzirungsstäbchen gelegene Membransubstanz bei manchen Arten noch am reifen Samen vollkommen erhalten.

Von LOHDE (II) wurde sodann gezeigt, dass ähnliche Differenzirungen auch bei einigen anderen Gattungen (*Portulaca grandiflora*, *Hemerocallis flava* u. a.) anzutreffen sind, bei denen die Differenzirungsstäbchen aber fast die ganze Aussenwand des Samens durchsetzen.

MARLOTH (I) hat endlich nachgewiesen, dass die Differenzirungsstäbchen in den Samenschalen eine ziemlich weitgehende Verbreitung besitzen, dass sie aber meist auf ganz bestimmte Lamellen der Aussenhaut beschränkt sind.

Ebenso wie die Epidermis sind nun ferner auch die Korkzellen, die bekanntlich an älteren Stamm- und Wurzeltheilen die Epidermis funktionell ersetzen, durch stete Verkorkung ausgezeichnet, und zwar lassen sich an ihnen nach den Untersuchungen von HÖHNER's im Allgemeinen drei verschiedene Schichten unterscheiden: Die Mittellamelle, die je zwei benachbarten Zellen gemeinsam ist, die Suberinlamelle und die Celluloselamelle. Von diesen ist jedoch nur die mittlere, die Suberinlamelle, an allen Korkzellen vorhanden und stets verkorkt. Die nach innen direkt an das Lumen der Zelle grenzende Celluloselamelle, die übrigens bei einigen Pflanzen (z. B. *Larix europaea*) ganz fehlt, ist stets suberinfrei, häufig aber verholzt; ebenso ist auch die Mittellamelle meist stark verholzt.

Einen gleichen Bau wie die Korkzellen besitzen ferner nach den Untersuchungen von HÖHNER's die Zellen der verschiedenen in Schwefelsäure unlöslichen Scheiden, die er unter der Bezeichnung Endodermis zusammenfasst; es ist bei ihnen stets eine unverkorkte Mittellamelle vorhanden, der erst die verkorkte Suberinlamelle nach innen zu aufgelagert ist. Denselben Bau der Membran konnte endlich ZACHARIAS (VI, 616) auch bei den ätherischen Oele führenden einzelligen Sekretbehältern und ausserdem bei *Aloe*, *Mesembryanthemum* und *Hohenbergia* auch bei den Schleim- und Raphidenschläuchen nachweisen.

Nach Untersuchungen von K. RICHTER (II, 507) soll endlich auch bei einem Pilze (*Daedalea*) eine Verkorkung der Membranen stattfinden.

3. Die Einlagerung und Auflagerung wachsartiger Substanzen.

I. Im Anschluss an die Verkorkung mag zunächst die Einlagerung sogenannter wachsartiger Substanzen in die Zellmenbran besprochen werden. Diese ist von der Suberinincrustation dadurch wesentlich unterschieden, dass die wachsartigen Substanzen schon beim Erwärmten der betreffenden Schnitte in Wasser bis nahe an den Siedepunkt desselben zusammenfliessen und in Tropfenform aus

der Membran austreten. Diese Tropfen sind in siedendem Alkohol vollkommen löslich und stimmen überhaupt in chemischer Hinsicht mit den sogleich näher zu besprechenden Wachsüberzügen vollkommen überein.

Das Wachs ist übrigens in den betreffenden Membranen stets so fein vertheilt, dass es innerhalb der intacten Membran ebenso wenig wie das Suberin und die anorganischen Incrustationen direkt beobachtet werden kann. Ausser durch Erwärmen lässt es sich aber auch direkt durch kochenden Alkohol aus der Membran ausziehen, und zwar tritt dann an den stark incrustirten Membranen stets eine bedeutende Volumverminderung ein, die auch durch nachheriges Eintragen in Wasser nicht wieder ausgeglichen werden kann.

Wie nun zuerst von DE BARY (IV) nachgewiesen wurde, sind Wachseinslagerungen in die Cuticula und die Cuticularschicht der Epidermiszellen ziemlich häufig, sie finden sich z. B. bei *Aloë verrucosa*, *Cycas revoluta*, *Hoya carnosa* u. a. Bei den Korkzellen scheinen dahingegen Wachsincrustationen bedeutend seltener vorzukommen; von HÖHNEL (III, 577), der zahlreiche Korkarten in dieser Hinsicht untersuchte, beobachtete dieselben nur beim Kork verschiedener *Salix* spec.; in den Membranen anderer Gewebe sind Wachsincrustationen bisher noch nicht aufgefunden.

II. Wachsüberzüge finden sich an zahlreichen oberirdischen Pflanzenteilen und verleihen denselben, wenn sie in einiger Mächtigkeit ausgebildet sind, einen eigenartigen hell-blaugrünen Schimmer.

Was nun zunächst die stoffliche Zusammensetzung dieser Ueberzüge anlangt, so wurde von WIESNER (II) nachgewiesen, dass in denselben stets echte Fette, Glycerinester, enthalten sind; auch freie Fettsäuren und eine Anzahl anderer Substanzen sollen in ihnen vorkommen, doch fehlt es zur Zeit noch an genaueren Untersuchungen in dieser Hinsicht. Mikrochemisch sind die Wachsüberzüge der Epidermiszellen nach den Untersuchungen von DE BARY (IV, 132) dadurch charakterisiert, dass sie in Wasser stets unlöslich sind, in siedendem Wasser aber zusammenschmelzen, da ihr Schmelzpunkt stets unter 100° liegt. Sie sind ferner unlöslich oder nur sehr schwer löslich in kaltem Alkohol, werden aber von siedendem Alkohol stets vollständig aufgelöst. In Aether sind sie zum Theil leicht löslich, zum Theil schwer löslich oder unlöslich.

In morphologischer Hinsicht lassen sich nun 3 verschiedene Arten von Wachsüberzügen unterscheiden: Bei der ersten Art bildet das Wachs eine vollständig zusammenhängende Kruste über der Epidermis, bei der zweiten tritt dasselbe in Form von rundlichen Körnchen, bei der dritten in Gestalt von Stäbchen auf.

1. Zusammenhängende Wachskrusten, die nur über den Schliesszellen unterbrochen sind, finden sich z. B. an den Blättern und grünen Stengeltheilen verschiedener *Sempervivum* und *Euphorbia* spec.; meist erreichen dieselben nur eine geringe Mächtigkeit und erscheinen vollkommen homogen. Bei manchen Pflanzen, wie z. B. *Panicum turgidum*, zeigen sie jedoch bereits eine mehr oder weniger deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche. Sehr complicirt gebaut sind aber die bis 0,66 Millim. dicken Wachskrusten (Fig. 25, A), die sich an den Stämmen von *Klopstockia cerifera* finden und ebenfalls nur über den Spaltöffnungen von einem schmalen Canale (S-S' Fig. 25, A) durchsetzt werden. An diesen Wachsüberzügen treten nach den Untersuchungen von DE BARY (IV, 169) zunächst völlig durchsichtige Flächen hervor, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen und die Wachsüberzüge in Prismen zerlegen, die mit den darunter liegenden Epidermiszellen gleichen Querschnitt besitzen. Ausserdem wurde aber von DE

BARY an den zwischen diesen Grenzschichten gelegenen Prismen in drei Richtungen Streifung beobachtet: nämlich einerseits parallel und senkrecht zur Oberfläche und andererseits auch noch in einer zur Oberfläche schrägen Richtung. Die letztergenannte Streifung tritt jedoch nur an der äusseren Partie der Prismen deutlich hervor (cf. Fig. 25, A u. C).

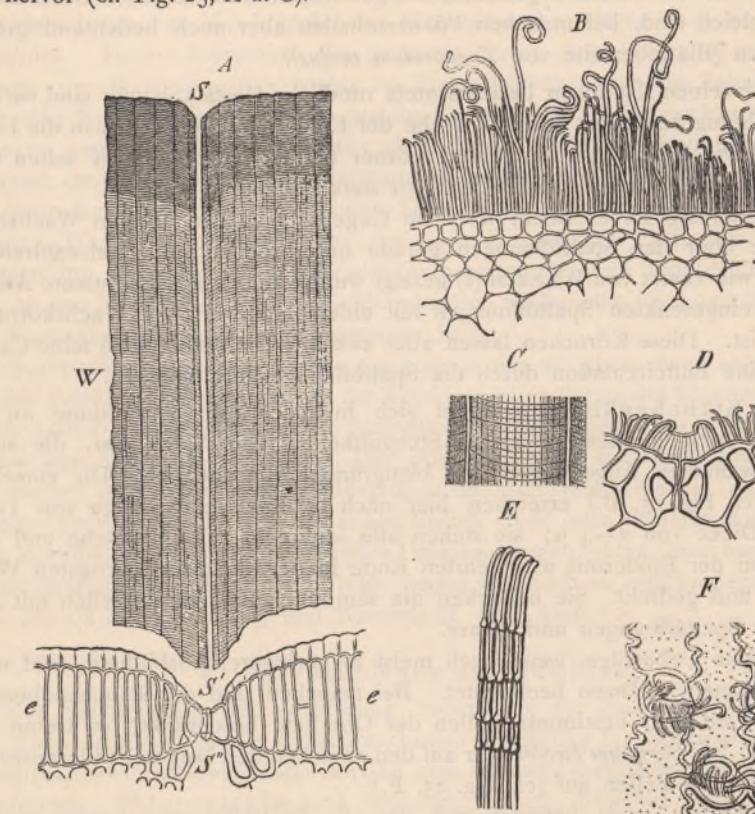


Fig. 25.

(B. 561.)

A *Klopstockia cerifera*, Stamminernodium, Querschnitt. e—e Epidermis, S'S'' Spaltöffnung, W Wachsüberzug mit Canal (S-S') über der Spaltöffnung (116). B *Saccharum officinarum*, Knoten, Querschnitt (142). C Fragment eines Durchschnittes durch die Wachsdecke von *Klopstockia cerifera* (600). D Epidermis der Blattunterseite von *Strelitzia ovata* (375). E Fragment eines Stäbchenbündels von der Frucht von *Benincasa cerifera* (975). F Epidermis eines Stengelknötes von *Sorghum bicolor* (375). Nach DE BARY.

Bewirkt werden diese feineren Structurverhältnisse höchst wahrscheinlich dadurch, dass in der Wachsdecke zum mindesten zwei verschiedene Substanzen enthalten sind; wenigstens beobachtete DE BARY, dass ein Theil der Kruste schon in kaltem Alkohol löslich ist, und dass die feinere Structur an den mit kaltem Alkohol behandelten Schnitten am deutlichsten hervortritt.

Von Interesse ist es auch, dass der im Allgemeinen ähnliche Wachsüberzug von *Chamaedorea Schiedeana* nach DE BARY (IV, 173) gleichmässig mit Kieselsäure incrustiert sein soll, während bei *Kerria japonica* nur die innerste Schicht des Wachsüberzuges Kieselsäure-haltig sein soll.

2. Wachsüberzüge in Form von Körnchen sind wohl am meisten in der Pflanzenwelt verbreitet und zwar liegen diese Körnchen meist in einfacher Schicht über der Cuticula, nur bei wenigen Pflanzen, wie z. B. *Ricinus communis*, und

Abies pectinata sind sie in mehreren Schichten übereinander gehäuft. Die in einfacher Schicht liegenden Körnchen sind an ausgewachsenen Pflanzenteilen häufig derartig genähert, dass sie eine zusammenhängende Kruste bilden, wie z. B. bei *Tulipa silvestris*, dem Weisskohl u. a.; meist sind sie jedoch durch deutliche Zwischenräume von einander getrennt, die gewöhnlich ihrem eigenen Durchmesser ungefähr gleich sind, bei manchen Pflanzenteilen aber auch bedeutend grösser sein können (Blattoberseite von *Tropaeolum majus*).

Die einzelnen Körnchen besitzen stets rundliche Gestalt, häufig sind sie auch in der Richtung senkrecht zur Oberfläche der Epidermiszellen etwas in die Länge gestreckt. Die Grösse der einzelnen Körner beträgt nach DE BARY selten über 1 μ , bei den mehrschichtigen Ueberzügen stets bedeutend weniger.

Von Interesse ist es noch, dass im Gegensatz zu den übrigen Wachsüberzügen, die über den Spaltöffnungen gerade unterbrochen sind, bei zahlreichen Coniferen, wie zuerst von WILHELM (I) gezeigt wurde, die gesamme äussere Aetherhöhle der eingesenkten Spaltöffnungen mit einem Haufwerk von Wachskörnchen ausgefüllt ist. Diese Körnchen lassen aber zwischen sich stets noch feine Canäle frei, die eine Luftcirculation durch die Spaltöffnungen ermöglichen.

3. Ein Stäbchenüberzug findet sich in mächtigster Ausbildung an den dicht unter den Knoten gelegenen Stengeltheilen von *Saccharum*, die schon dem unbewaffneten Auge durch ihre blaugrüne Farbe auffallen. Die einzelnen Stäbchen (cf. Fig. 25, B.) erreichen hier nach DE BARY eine Länge von 150 μ bei einer Dicke von 2—4 μ ; sie stehen alle senkrecht zur Oberfläche und sind an dem von der Epidermis abgekehrten Ende in der verschiedenartigsten Weise gekrümmmt und gedreht. Sie bedecken die sämmtlichen Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungen und Haare.

Aehnliche Ueberzüge, wenn auch meist in geringerer Ausbildung, sind noch an verschiedenen Pflanzen beobachtet. Bei manchen sind die Stäbchenüberzüge jedoch nur auf ganz bestimmte Zellen der Oberhaut beschränkt; so treten dieselben z. B. bei *Sorghum bicolor* nur auf den zwischen den langen Epidermiszellen gelegenen kurzen Zellen auf (cf. Fig. 25, F.).

Bei *Strelitzia ovata* befindet sich um die Spaltöffnungen herum ein geschlossener Ring, der sich genau über den zwischen den Nebenzellen der Spaltöffnungen und den benachbarten Epidermiszellen befindlichen Wänden erhebt (cf. Fig. 25, D).

Von Interesse ist endlich noch das von DE BARY eingehend beschriebene Verhalten der Wachsüberzüge auf der Frucht von *Benincasa cerifera*. Bei dieser sind zunächst die Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungsschliesszellen mit einer feinen netzartig durchbrochenen Wachshaut überzogen, die jedoch später allein über den Seitenwänden der Epidermiszellen erhalten bleibt, während auf den übrigen Partien der Cuticula sich Bündel zusammenhängender Wachsstäbchen erheben, die noch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie knotenartige Verdickungen besitzen, die bei den Stäbchen ein und desselben Bündels alle ungefähr in gleicher Höhe liegen. Fig. 25, E, stellt ein solches Bündel von Wachsstäbchen dar.

Nach den Untersuchungen von WIESNER (I u. II) sind alle soeben beschriebenen Gebilde mit Ausnahme der homogenen Wachskrusten optisch anisotrop. Der genannte Autor hat denn auch die Ansicht vertreten, dass dieselben eine krystallinische Struktur besässen. Doch können die aus den Lösungen der Wachsüberzüge abgeschiedenen Krystalle in dieser Hinsicht wohl nicht als Beweis herangezogen werden, auch haben sich in keinem Falle an den Elementen der Wachsüberzüge irgendwie auf Krystalle hindeutende Flächen beobachten lassen. Eine genauere

Untersuchung über die Orientierung der optischen Achsen in den verschiedenen Wachsüberzügen fehlt zur Zeit noch.

Die Entwicklung der Wachsüberzüge wurde ebenfalls von DE BARY (V, 576) näher untersucht. Er fand zunächst, dass die Körner- und Stäbchenüberzüge sich stets auf der unveränderten Cuticula bilden, dass eine direkte Verwandlung von Cuticularsubstanz in die betreffenden Wachsüberzüge dagegen in keinem Falle stattfindet. Ferner konstatierte der genannte Autor, dass sich auch zur Zeit der Bildung der Wachsüberzüge weder im Plasmakörper, noch im Zellsaft der betreffenden Epidermiszellen irgend welche Spuren von Wachs nachweisen lassen. Dagegen konnte DE BARY feststellen, dass der Membran der betreffenden Zellen während der Entwicklung der Wachsüberzüge stets auch Wachs eingelagert ist, das beim Erwärmern der betreffenden Schnitte ebenso, wie die oben bereits erwähnten Wachsincrusterationen, aus der Cuticula und den Cuticularschichten in Tropfenform hervortritt. Bei *Heliconia farinosa* wurde diese Tropfenausscheidung auch an den Membranen solcher Epidermiszellen beobachtet, an denen die Bildung der Wachsüberzüge noch nicht begonnen hatte.

Schliesslich mögen an dieser Stelle auch die stäbchen- oder nadelförmigen Gebilde Erwähnung finden, welche die Köpfchenzellen der an der Blattunterseite der sogen. Gold- und Silberfarne befindlichen Haare bedecken und diesen ihr eigenartiges Aussehen verleihen. Der Substanz nach sind diese Stäbchen von den soeben besprochenen Wachsüberzügen dadurch unterschieden, dass sie zum grössten Theil schon in kaltem Alkohol löslich sind; man schreibt ihnen deshalb auch gewöhnlich, obgleich zuverlässige Untersuchungen fehlen, eine harzartige Zusammensetzung zu. Aehnliche Gebilde finden sich auch an verschiedenen *Primula* spec. (cf. DE BARY III, 105, und WIESNER II, 235, Anm.)

4. Die Verholzung der Membran.

Zur Nachweisung der Verholzung haben wir zur Zeit eine grosse Anzahl zum Theil sehr auffallender Farbenreactionen (cf. SINGER I). So bewirkt zunächst salzsaurer, sowie schwefelsaurer Anilin eine intensive Gelbfärbung der verholzten Membranen; Phloroglucin und Salzsäure färben dieselben roth bis violett, Pyrrol und Salzsäure und ebenso Indol und Schwefelsäure kirschroth, Resorcin und Schwefelsäure bei Gegenwart geringer Säuremengen violett, wenn reichlich Säure vorhanden tiefroth, Phenol und Salzsäure grün bis blau. Die letzteren genannte Reaction gelingt jedoch nur im direkten Sonnenlicht oder wenn nach der von SINGER (I) vorgeschlagenen Methode das zu prüfende Präparat zunächst mit Phenol und chlorsaurem Kali und dann mit Salzsäure befeuchtet wird, bevor die Lösung von Phenol in concentrirter Salzsäure zugesetzt wird. Eine gleiche Färbung wie Phenol sollen endlich nach neueren Untersuchungen von MOLISCH (III) auch Thymol und Salzsäure, ebenfalls am besten mit chlorsaurem Kali kombiniert, hervorrufen, und zwar soll diese Reaction noch durch grössere Empfindlichkeit den Vorzug verdienen.

Ausserdem sind die verholzten Membranen dadurch ausgezeichnet, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie Chlorzinkjod sich nicht mehr bläuen, sondern wie die Korkzellen nur gelb oder braun färben und endlich in Kupferoxyd-ammoniak, häufig auch in Schwefelsäure unlöslich sind.

Schliesslich hat man auch aus dem Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe Schlüsse auf die Verholzung gezogen; ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass nach eigenen Beobachtungen in einem Gemisch von Haematoxylin und

Bismarckbraun im allgemeinen jedenfalls die verholzten Membranen sich braun, die unverholzten aber violett färben.

Es frägt sich nun zunächst, ob alle die genannten Reactionen bei ein und derselben Membran stets in gleichem Sinne ausfallen und ob sie also eine ganz unzweideutige Unterscheidung zwischen verholzten und unverholzten Membranen zulassen; nach den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen lässt sich ein sicheres Urtheil über diese Frage noch nicht fällen. Noch weniger ist es aber zur Zeit möglich, darüber genaue Auskunft zu geben, welche Processe der Verholzung zu Grunde liegen. Von Wichtigkeit ist jedoch in dieser Beziehung, dass nach einer Behandlung mit Kalilauge oder Salpetersäure die verholzten Membranen — meist viel eher als die verkorkten — mit Jod und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjod stets die gewöhnlichen Cellulosereactionen geben.

Man hat deshalb auch vielfach angenommen, dass die Verholzung lediglich auf der Inkrustirung der Cellulosemembran mit einer in den genannten Reagentien löslichen Substanz, dem Lignin, beruhte. Dies Lignin müsste ferner nach Analysen von verschiedenen Holzarten der Masse nach ungefähr die Hälfte der ganzen Membran ausmachen und nicht unbeträchtlich kohlenstoffreicher als die reine Cellulose sein (cf. BEILSTEIN I, 863). In welcher Weise nun aber die verschiedenartigen Reactionen der verholzten Membranen von dem seiner chemischen Constitution nach gänzlich unerforschten Lignin abhängen sollten, blieb vollkommen unerklärt.

Dahingegen ist es nun neuerdings gelungen, das Vorkommen von zwei in chemischer Hinsicht sehr wohl bekannten Verbindungen in den verholzten Zellmembranen zum mindesten sehr wahrscheinlich zu machen: es sind dies das Coniferin und das Vanillin, von denen das erstere ein Glucosid, das letztere aber ein Spaltungsprodukt des Coniferins darstellt und als primärer Methyläther des Protocatechusäurealdehydes aufzufassen ist (cf. HUSEMANN I, 338).

Die Gegenwart des Coniferins in den verholzten Membranen schloss VON HÖHNERL (IV) namentlich daraus, dass das Coniferin mit Phenol und Salzsäure ganz dieselbe Reaction gibt, wie wir sie oben für die verholzte Zellmembran angegeben haben; auch gegen Thymol und Salzsäure verhält sich nach MOLISCH (III) das Coniferin im Wesentlichen gleich.

Da nun das Coniferin in Wasser löslich ist, war es ferner wahrscheinlich, dass sich dasselbe durch siedendes Wasser würde der Membran entziehen lassen, in der That gelingt auch die Phenol-Salzsäure-Reaction nicht mehr, wenn die betreffenden Membranen längere Zeit hindurch [nach SINGER (I) etwa 18 Stunden] mit siedendem Wasser ausgezogen sind, während dann der wässrige Extract mit Phenol-Salzsäure die Coniferin-Reaction gibt. Wenn nun auch bislang das Coniferin aus dem betreffenden Extrakte noch nicht hat isolirt und rein dargestellt werden können, so dürfte somit das Vorkommen desselben in den mit Phenol- oder Thymol-Salzsäure in der angegebenen Weise reagirenden Membranen zum mindesten sehr wahrscheinlich sein; da nun aber nach den Untersuchungen VON HÖHNERL und MOLISCH's diese Reactionen ganz allgemein bei den verholzten Membranen gelingen, so dürfte somit das Coniferin in der That als konstanter Bestandtheil der verholzten Membranen anzusehen sein.

In entsprechender Weise hat nun ferner SINGER (I) auch das Vorhandensein des Vanillins in den verholzten Membranen nachzuweisen gesucht. Er zeigte einerseits, dass eine Lösung von chemisch reinem Vanillin mit Phloroglucin und Salzsäure, Anilin, Indol und Pyrrol ganz dieselben Reactionen giebt wie die ver-

holzten Membranen; nur Phloroglucin und Schwefelsäure, sowie Resorcin und Schwefelsäure geben etwas abweichende Farbtöne, die jedoch recht wohl durch irgend welche fremdartigen Beimengungen veranlasst werden können. Ausserdem fand SINGER, dass ein durch siedendes Wasser aus den verholzten Membranen gewonnener Extrakt ebenfalls die Vanillinreactionen giebt und, nachdem er in genügender Weise eingedampft ist, deutlichen Vanillegeruch entwickelt; allerdings gaben die verholzten Membranen selbst nach $1\frac{1}{2}$ Monate langem Kochen in Wasser mit den oben genannten Reagentien immer noch dieselben Reactionen, auch ist eine Reindarstellung des Vanillins direkt aus dem Holze bisher ebensowenig wie die des Coniferins gelungen.

Immerhin dürfte es nach dem Obigen wahrscheinlich erscheinen, dass die beschriebenen Farbenreactionen in der That durch Coniferin und Vanillin hervorgebracht werden, es muss jedoch erst noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden, in wie weit diese Substanzen die Löslichkeitsverhältnisse und das Verhalten der betreffenden Membranen gegen Jodpräparate beeinflussen und in welchem Verhältnisse sie zu dem hypothetischen Lignin stehen.

Es ist ja zunächst denkbar, dass die beiden genannten Substanzen Zersetzungsprodukte des Lignins darstellen, die erst durch die Reagentienwirkung in den betreffenden Membranen entstehen; allerdings ist dies, da die betreffenden Substanzen schon durch siedendes Wasser den verholzten Membranen entzogen werden können sollen, wohl sehr unwahrscheinlich; letzterer Umstand dürfte auch gegen eine direkte chemische Verbindung zwischen der Cellulose und dem Coniferin und Vanillin sprechen.

Viel grössere Wahrscheinlichkeit dürfte dagegen die Annahme für sich haben, dass das sogen. Lignin überhaupt keine bestimmte chemische Verbindung darstellt, sondern dass ein Gemisch verschiedenartiger Substanzen, unter denen sich auch Coniferin und Vanillin befinden, durch ihr gleichzeitiges Eindringen in die Zellmembran den sogen. Verholzungsprocess derselben bewirken.

Für eine solche Annahme spricht auch der Umstand, dass nach SINGER (I) noch zwei weitere Substanzen constant in den verholzten Geweben vorkommen sollen, von denen die eine allerdings nur dadurch charakterisiert ist, dass sie sich mit Salzsäure gelb färbt und in Wasser löslich ist, die andere aber gummiartige Beschaffenheit besitzen soll.

Schliesslich bleibt nun aber nach den vorliegenden Untersuchungen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Coniferin und Vanillin bei dem Verholzungsprozesse eine mehr accessorische Rolle spielen, vielleicht als Nebenprodukte bei demselben auftreten, während die mit der Verholzung verbundenen Änderungen der Löslichkeitsverhältnisse und physikalischen Eigenschaften der Zellmembranen durch ganz andere Prozesse hervorgebracht werden.

Da wir somit über das Wesen des Verholzungsprozesses noch so sehr im Unklaren sind, dürfte es auch nur ein geringes Interesse bieten, die Resultate der über die Verbreitung der Verholzung in den verschiedenen Gewebsystemen vorliegenden Untersuchungen zusammenzustellen. Ich will mich deshalb auch auf die Bemerkung beschränken, dass namentlich mit Hilfe von Anilinsulfat, Phloroglucin und Indol diesbezügliche Untersuchungen unternommen wurden, aus denen hervorgeht, dass mit Ausnahme des Siebröhrensystems gelegentlich in allen Gewebsystemen verholzte Zellmembranen vorkommen können, wenn auch im Allgemeinen nur die Elemente des Holzkörpers durch starke Verholzung ausgezeichnet sind. Bezüglich weiterer Details verweise ich auf BURGERSTEIN (I) und NIGGL (I). Von diesen Autoren wurde auch an den Membranen einiger Pilze und

Flechten Verholzung nachgewiesen, eine Angabe, die jedoch RICHTER (II) nach der Phloroglucin-Salzsäure-Reaktion nicht bestätigen konnte (cf. dagegen HARZ I).

5. Die Verschleimung der Membran und die übrigen Schleimbildungen der Pflanzenzelle.

Als Verschleimung der Zellmembran bezeichnet man gewöhnlich denjenigen Prozess, durch den dieselbe in einen stark quellungsfähigen Zustand übergeführt wird, der schliesslich sogar bis zur vollständigen Löslichkeit der Zellmembran gesteigert werden kann. Wie wir jedoch im zweiten Theile noch näher sehen werden, zeigen auch die echten Cellulosemembranen bezüglich ihrer Quellungsfähigkeit grosse Schwankungen und es sind namentlich an den sogen. hygrokopischen Pflanzenteilen häufig Membranen anzutreffen, die einen hohen Grad von Quellungsfähigkeit besitzen, ohne sich im Uebrigen von echten Cellulosemembranen zu unterscheiden. Ebenso sind nun ferner auch die als Pflanzenschleime oder Gummiarten bezeichneten Substanzen durch sehr verschiedene starke Quellungsfähigkeit ausgezeichnet und es besteht ein ganz allmälicher Uebergang von den stark quellungsfähigen Membranen zu den schon in kaltem Wasser löslichen Gummiarten, zu denen z. B. das *Gummi arabicum* gehört. Es ist somit auch eine Classificirung der stark quellungsfähigen Umwandlungsprodukte der Cellulose und der verwandten Körper nach dem physikalischen Verhalten derselben nicht ausführbar.

Ebenso ist es aber auch bei unseren mangelhaften Kenntnissen über die chemische Constitution der Kohlehydrate zur Zeit nicht möglich, eine Eintheilung derselben nach ihren chemischen Eigenschaften streng durchzuführen. Selbst die vielfach übliche Unterscheidung von Pflanzenschleimen und Gummiarten wird von den verschiedenen Autoren noch in verschiedener Weise begründet und es scheint mir somit am zweckmässigsten, alle die verschiedenen Cellulosemodifikationen und verwandten Körper, die mit der Cellulose ihrer prozentischen Zusammensetzung nach übereinstimmen, sich aber durch starke Quellungsfähigkeit oder Löslichkeit in Wasser von dieser unterscheiden unter der gemeinsamen Bezeichnung der Pflanzenschleime oder Pflanzengallerte zusammenzufassen.

Allerdings kann schon jetzt als sichergestellt gelten, dass mit der Verschleimung in vielen Fällen tiefgreifende chemische Umlagerungen verbunden sind. Dies geht schon daraus hervor, dass ein Theil der Pflanzenschleime bei der Oxydation mit Salpetersäure neben Oxalsäure Schleimsäure entwickelt, die bei der gleichen Behandlung der Cellulose niemals entsteht. Auch zeigen dieselben gegen Jodlösungen ein sehr verschiedenartiges Verhalten, es werden nämlich die einen schon durch Jod allein geblaut, andere dagegen nur durch Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod, wieder andere werden endlich durch Jodpräparate unter keinem Umstände gefärbt. Auch gegen Kupferoxydammoniak verhalten sich die verschiedenen Schleimarten verschieden.

Bemerkenswerth ist es jedoch, dass alle bisher näher untersuchten Schleimarten ihrer prozentischen Zusammensetzung nach mit der Cellulose vollkommen übereinstimmend gefunden wurden, und es ist somit auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die mit der Verschleimung verbundene Änderung der physikalischen Eigenschaften in manchen Fällen nur durch eine Lockerung von Molecularverbindungen oder durch einen Zerfall der Micellen hervorgebracht wird.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass viele Schleimarten mit dem von SZYSZYLOWICZ zuerst verwandten Corallin (Rosolsäure) eine sehr intensiv rote

Färbung annehmen; auch durch das HANSTEIN'sche Anilingemisch werden dieselben zum Theil sehr charakteristisch gefärbt (cf. W. BEHRENS I, 311); außerdem kann namentlich noch ihre Unlöslichkeit in Alkohol bei starker Quellung in Wasser zur Nachweisung der Pflanzenschleime dienen.

Was nun die Entstehung der Pflanzenschleime anlangt, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass sie keineswegs alle durch Umwandlung echter Cellulose entstehen, vielmehr scheint dies der bedeutend seltener Fall zu sein und der Pflanzenschleim meist schon bei seiner Bildung den gallertartigen Zustand zu besitzen; auch wird der Pflanzenschleim sicher in einigen Fällen ohne Berührung mit der Zellmembran im Inneren des Plasmakörpers gebildet. In vielen Fällen ist allerdings die Entwicklung der Schleime noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht, und ich ziehe es deshalb auch vor, die nun folgende Beschreibung der wichtigsten Fälle der Schleimbildung nach den Organen, in denen dieselbe stattfindet, zu gruppieren und werde bei dieser Gelegenheit auch nachträglich noch die im Innern der Pflanzenzellen auftretenden Schleimbildungen mit besprechen.

Bei den Phanerogamen findet nun zunächst bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen eine Schleimbildung in der Oberhaut der Samen und Schliessfrüchte statt. Wie neuerdings von KLEBS (III, 581) hervorgehoben wurde, dienen diese Schleimschichten einerseits zur Befestigung des Samens im Boden, andererseits spielen sie auch vermöge ihrer wasseranziehenden Kraft bei der Wasserversorgung der ganzen Keimpflanze eine wichtige Rolle.

Es tritt nun in diesen Fällen keineswegs eine Verschleimung der gesamten Wandung der betreffenden Epidermiszellen ein, vielmehr lassen sich auch an der Epidermis des reifen Samens die Cuticula und die Radialwände der primären Cellulosemembran meist noch ohne erhebliche Schwierigkeit nachweisen. Die Schleimschichten bilden denn auch in allen näher untersuchten Fällen eine sekundäre Membranverdickung, die erst, nachdem die betreffenden Epidermiszellen vollkommen oder wenigstens nahezu ihre definitive Grösse erreicht haben, ausgebildet wird.

Die Dicke der Schleimschicht ist an den verschiedenen Wänden meist eine verschiedene. So werden z. B. bei *Plantago Pyllium* nur die Aussenwände verdickt, und es schreitet diese Verdickung allmählich so weit fort, dass schliesslich nur noch ein ganz enges spaltenförmiges Lumen in den betreffenden Zellen übrig bleibt.

Complicirter verhalten sich die Samenschalen verschiedener *Cruciferen*, bei denen zuerst die Aussenwand und die Radialwand mit einer schleimigen Masse verdickt werden, später aber der auf diese Weise frei gebliebene conische Raum der Zelle ebenfalls mit Cellulose ausgefüllt wird, die aber im Gegensatz zu der erstgebildeten Verdickung nicht durch besondere Quellungsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Bei manchen Pflanzen findet auch ein periodischer Wechsel der Quellungsfähigkeit in den betreffenden Zellen statt, so finden sich z. B. in den Epidermiszellen des Samens von *Pyrus Cydonia* kappenförmige Schichten, die abwechselnd in Wasser löslich und unlöslich sind; auch der unlösliche Theil des Schleimes quillt jedoch in Wasser stark auf und stimmt insofern mit dem löslichen Schleim überein, dass er schon durch Jod allein weinrot und blau gefärbt wird (FRANK I, 167).

Bei manchen Pflanzen (z. B. *Salvia silvestris*) befindet sich auf der Innenseite

der Schleimschicht ein Schraubenband von geringerer Quellungsfähigkeit, das beim Hervortreten des Schleimes in steile Windungen ausgezogen wird.

Bezüglich weiterer Einzelheiten, die übrigens namentlich in entwicklungs geschichtlicher Hinsicht zum Theil noch unvollständig untersucht sind, verweise ich auf die Arbeiten von HOFMEISTER (II), NAEGELI (VII), FRANK (I), ULOTH (I), SCHENK (I), ABRAHAM (I), VESQUE (II, 184), FICKEL (I) und KLEBS (III, 581).

Erwähnen will ich nur noch, dass nach den vorliegenden Untersuchungen der Schleim jedenfalls in den meisten Fällen nicht erst aus Cellulose hervorgeht, sondern sogleich in dem stark quellungsfähigen Zustande gebildet wird. Doch sind auch verschiedenartige Aenderungen in der Consistenz der Schleime beobachtet worden. So giebt z. B. ABRAHAM (I, 608) an, dass die secundäre Verdickung der Epidermiszellen des Samens von *Erysimum cheiranthoides* zur Zeit der Bildung stark quellungsfähig sein soll, während sie mit der vollständigen Reife diese Fähigkeit verlieren und sich ganz wie gewöhnliche Cellulose verhalten soll; nach FRANK (I, 171) soll ferner in den Oberflächenzellen der Früchte von *Salvia silvestris* die innerste Schicht, die die bereits erwähnten spiraligen Streifen liefert, bei ihrer Entstehung ebenfalls stark quellungsfähig sein und erst allmählich an Quellungsfähigkeit verlieren.

Nicht selten findet nun ferner auch eine Schleimbildung in den inneren Partien des Samens statt. Dies ist zunächst der Fall bei den Zellen der Cotyledonen von *Tropaeolum majus* und verschiedenen *Papilionaceen* und den Endospermzellen vieler, vielleicht aller *Primulaceen* (cf. NAEGELI V, 210, und FRANK I, 175).

Diese bestehen aus einer primären Membran, die die Reactionen der reinen Cellulose giebt, und aus einer in Wasser stark quellungsfähigen Schicht, die sich schon mit Jod allein blau färbt; aus letzterer lässt sich ferner mit kochendem Wasser eine gummiartige Substanz ausziehen, es bleibt dann aber immer noch eine geschlossene Membran zurück, die zwar bedeutend an Dichtigkeit verloren hat, mit Jod aber noch in gleicher Weise reagirt; es geht hieraus hervor, dass diese Reaction nicht einfach auf einer Einlagerung von Stärkesubstanz in die Schleimschicht beruhen kann.

Wie von FRANK (I, 175) speciell für *Tropaeolum* nachgewiesen wurde, werden diese Verdickungen erst innerhalb der ausgewachsenen Zelle gebildet und zeigen von Anfang an die gleichen Reactionen.

Abweichend von den soeben betrachteten Fällen verhalten sich die Endospermzellen von *Ceratonia siliqua*; bei diesen zeigt im ausgebildeten Zustande nur eine zarte dem mittleren Zellraum unmittelbar anliegende Lamelle die normalen Cellulosereactionen, während gerade die äussere Zellschicht im Wasser stark aufquillt und auch in Jod und Schwefelsäure sich nicht mehr färbt. Die zwischen den einzelnen Zellen liegenden Schleimschichten haben somit grosse Ähnlichkeit mit der Intercellularsubstanz thierischer Gewebe. Leider scheint die Entwicklungsgeschichte derselben noch nicht untersucht zu sein.

Gehen wir nun zu den vegetativen Organen über, so finden wir zunächst eine sehr reichliche Schleimbildung an vielen Laubknospen. Dieselbe findet bei diesen an verschiedenartig gestalteten Trichomgebilden statt, und zwar nach den Untersuchungen von HANSTEIN (III) stets durch Metamorphose einer unmittelbar unter der Cuticula gelegenen Membranschicht; durch Sprengung der Cuticula treten dann später die Schleimschichten frei nach aussen. Bei zahlreichen Pflanzen ist das Sekret jedoch mit einer in Alkohol löslichen „harz-

artigen“ Substanz vermengt, die sich aber ebenfalls zunächst zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht ansammelt.

Von RADLKOFER (II, 100) wurde sodann nachgewiesen, dass in den Epidermiszellen verschiedener Gewächse (*Erica caffra*, *Arbutus Unedo* u. a.) eine Verschleimung der Innenwand stattfindet.

In den Blättern von *Loranthus* und *Viscum* fand ferner MARKTANNER-TURNERETSCHER (I, 437) schleimführende Zellen, die namentlich in der Nähe der Gefäßbündelendigungen lagen. Bei diesen soll die Schleimbildung ganz allmählich bis zur vollständigen Ausfüllung des Lumens der betreffenden Zellen führen.

Bei vielen *Malvaceen* (*Althaea officinalis*, *Malva vulgaris*) sind sodann im gesammten Parenchymgewebe, namentlich aber im Rhizom, schleimführende Zellen anzutreffen. Bei diesen tritt nach den Untersuchungen von FRANK (I, 165) der Schleim, der sich mit Jod und Schwefelsäure nur gelb färbt, stets als secundäre Verdickung der Membran auf, während die primäre Cellulosemembran unverändert bleibt.

Dahingegen entsteht der Schleim, der in den meisten Orchideenknollen einen Theil der parenchymatischen Zellen im ausgebildeten Zustande vollkommen erfüllt, nach den Untersuchungen von FRANK inmitten des Plasma körpers in Form eines kuglichen Tropfens, der zunächst dem Zellkern anliegt und erst durch allmähliches Wachsthum das Lumen der betreffenden Zellen vollkommen ausfüllt. Diese Zellen sind ferner noch dadurch ausgezeichnet, dass sie stets ein Raphidenbündel von Calciumoxalat enthalten, und es ist wahrscheinlich, dass die in den Raphidenschläuchen ganz allgemein anzutreffenden Schleime im Wesentlichen stets eine ähnliche Entwicklung besitzen.

Der im Rhizom von *Sympyrum officinale* enthaltene Schleim unterscheidet sich von dem der Orchideenknollen nach FRANK dadurch, dass er von seiner Entstehung an mit den übrigen Zellbestandtheilen gemischt bleibt und auch nicht auf bestimmte Zellen beschränkt ist.

Auch der in den Schleimbehältern von *Tilia*, *Angiopteris* u. a. enthaltene Schleim entsteht jenenfalls zum grössten Theil durch direkte Metamorphose der Inhaltsstoffe der schleimbildenden Zellen, wenn bei diesen auch schliesslich stets die Zellmembran ebenfalls verflüssigt wird (FRANK II, 112).

Eine Gummibildung von ganz allgemeiner Verbreitung findet sich ferner nach neueren Untersuchungen von TEMME (II, cf. auch FRANK II) bei allen Laubholzern und zwar sowohl an künstlichen Wundstellen wie auch überall da, wo während der normalen Entwicklung der Pflanze eine Abtrennung irgendwelcher Theile stattfindet. Das Gummi soll hier stets auf Kosten der Inhaltsbestandtheile der Amylomzellen entstehen und erst von diesen aus in die Gefäße und Tracheiden secernirt werden. Die Substanz dieses Sekretes unterscheidet sich aber dadurch ganz wesentlich von den bisher betrachteten Pflanzenschleimen, dass sie in Wasser nicht einmal aufquillt und selbst in Kalilauge und Schwefelsäure unlöslich ist. Sie stimmt jedoch nach TEMME insofern mit den übrigen Gummiaarten überein, als sie, wie diese, bei der Oxydation mit Salpetersäure Oxalsäure und Schleimsäure liefern soll. Von Interesse ist es noch, dass sich diese Gummitropfen nach TEMME mit Phloroglucin und Sälsäure ebenso wie die verholzten Membranen roth färben sollen. Die Function dieser Gummibildungen haben wir mit TEMME unzweifelhaft darin zu suchen, dass dieselben einen hermetischen Verschluss des Gefässsystems bewirken, wozu sie allerdings nur in Folge ihrer Unlöslichkeit in Wasser befähigt sind.

Noch nicht vollkommen aufgeklärt ist sowohl ihrer inneren Ursache, als auch ihrer physiologischen Bedeutung nach, die namentlich bei einigen *Amygdaleen* und *Mimoseen* zu beobachtende enorme Gummibildung, bei der das Gummi oft in grosser Menge nach aussen abgeschieden wird. Bei dieser sogen. *Gummosis* werden ganze Zellkomplexe vollständig in gummiartige Substanzen umgewandelt.

Endlich gehört hierher wohl auch noch der sogen. *Callus* der Siebplatten; auf diesen werde ich im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Siebporen zurückkommen.

Bei den Pteridophyten und Moosen findet nun zunächst ganz allgemein in den Archegonien eine Schleimbildung statt; der Schleim, der bei dem Oeffnen der Archgonien aus dem Archegonienhalse heraustritt und bei der Anlockung der Spermatozoen eine wichtige Rolle spielt (cf. PFEFFER VIII, 419), soll hier nach JANCZEWSKI (II, 419) durch Metamorphose aus der Membran der Halscanalzelle hervorgehen.

Ferner verdienen die Sporen der *Marsiliaceen* hier erwähnt zu werden, die im reifen Zustande mit einer dicken Schleimhülle bedeckt sind. Diese zeigt namentlich an den Makrosporen eine sehr zierliche Streifung und Schichtung und soll durch Auflagerung auf die primäre Membranschicht der Sporen entstehen.

Bei *Marsilia* findet ferner auch in den Früchten eine sehr reichliche Bildung von Schleim statt, durch dessen Quellung die feste Wandung derselben gesprengt wird und die einzelnen Sporangien aus denselben herausgedrängt werden. Der Schleim entsteht hier nach den Untersuchungen von HANSTEIN (V, 109) in gleicher Weise wie der Schleim der *Malvaceen*, dadurch, dass er der primären Cellulosemembran aufgelagert wird. Ein gleiches Verhalten zeigen nach den Untersuchungen von PRESCHER (I) auch die in zahlreichen *Marchantiaceen* vorkommenden Schleimorgane. Der in diesen enthaltene Schleim stimmt nach PRESCHER mit dem Schleim der Malvaceen auch insofern überein, als er schon bei seiner Entstehung das nämliche Verhalten wie im fertigen Zustande zeigt und wie diese durch Jod und Schwefelsäure nur gelb gefärbt wird.

Endlich sind Schleimbildungen der verschiedensten Art auch bei Algen und Pilzen sehr verbreitet; dieselben sind jedoch zum Theil zur Zeit noch sehr wenig erforscht. Ich verweise deshalb auch bezüglich der Pilze auf die Zusammenstellung von DE BARY (I, 10 und 110) und will nur eine etwas eingehendere Besprechung der von KLEBS (IV und V) näher untersuchten Schleimbildungen einiger Algen hier anreihen; es scheint mir dies um so mehr geboten, da dieselben nach diesen Untersuchungen in mannigfacher Beziehung ein ganz eigenartiges Verhalten zeigen.

Was nun zunächst die Gallertscheiden anlangt, die verschiedene Arten von *Zygnema*, *Spirogyra* und andere *Zygnemaceen* und auch eine Anzahl von *Desmidiaceen* als zusammenhängende Hülle überziehen, so hat KLEBS (IV) nachgewiesen, dass dieselben keineswegs durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen, sondern stets scharf gegen diese abgegrenzt sind und dass sie somit auch als ein besonderes Organ der Zelle zu betrachten sind. Sodann constatirte KLEBS, dass die Gallertscheiden stets zwei verschiedene Substanzen enthalten, von denen die eine mit heissem Wasser ausgezogen werden kann. Die in heissem Wasser lösliche Substanz ist ferner dadurch ausgezeichnet, dass sie durch gewisse Farbstoffe, wie Methylenblau, Methylviolett und Vesuvin ziemlich intensiv tingirt wird, während die in heissem Wasser unlösliche Substanz in den genannten Farbstoffen vollkommen farblos bleibt. Bei der Behandlung mit einem

der Farbstoffe treten nun in den Scheiden zarte Stäbchen auf, die in ihrem dem Zelllumen zugewandten Theile häufig zu einem feinen Netzwerk vereinigt erscheinen. Die nämliche Structur kann übrigens auch durch andere Mittel, wie namentlich durch Alkohol, sichtbar gemacht werden; sie beruht offenbar darauf, dass die beiden verschiedenen Substanzen in der Gallertscheide ungleichmässig vertheilt sind.

Ueber die chemische Zusammensetzung der beiden die Gallertscheide aufbauenden Substanzen lassen sich jedoch zur Zeit noch keine zuverlässigen Angaben machen. Zu der Cellulose scheinen sie jedoch jedenfalls in keiner sehr nahen Beziehung zu stehen, da sie mit Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod unter keinem Umstande die Cellulosereaction geben, eine Eigenschaft, die sie ja übrigens mit vielen der besprochenen Pflanzenschleime gemeinsam haben.

Die Gallertscheiden der Conjugaten sind nun ferner nach den Untersuchungen von KLEBS dadurch ausgezeichnet, dass sie nach Einlagerung gewisser Niederschläge, wie z. B. Berliner Blau, diese in Gemeinschaft mit einem mehr oder weniger grossen Theile der in Wasser löslichen Substanz der Gallertscheiden unter starker Verquellung nach aussen abstossen. Dieser Process erfolgt jedoch nur, wenn die gebildeten Niederschläge feinkörnig sind oder die betreffende Scheide nach Einlagerung derselben ganz homogen erscheint. Die Abstossung unterbleibt ferner bei verschiedenen Thonerde-, Eisenoxyd- und Chromoxydverbindungen, während im Uebrigen die chemische Beschaffenheit der Niederschläge auf das Gelingen der Abstossung nicht von Einfluss zu sein scheint. Dieselbe ist ferner auch von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers direkt nicht abhängig und erfolgt unter Umständen auch am getöteten Individuum. Schliesslich hat KLEBS noch die bemerkenswerthe Thatsache konstatirt, dass die Gallertscheiden in einer Lösung von Glycose und Pepton bedeutend an Dichtigkeit zunehmen durch Einlagerung einer in ihrer Zusammensetzung noch nicht ermittelten Substanz. Diese Verdichtung der Gallertscheiden erfolgt aber nur, wenn gleichzeitig lösliche Eiweissstoffe und eine Zuckerart in der umgebenden Flüssigkeit enthalten sind und ist wie die besprochene Abstossung unabhängig von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers. Ist es nun auch nicht gelungen, eine molekular-physiologische Erklärung für dies eigenartige Verhalten der Gallertscheiden zu geben und mag auch die biologische Bedeutung der beschriebenen Processe nicht allzu hoch anzuschlagen sein, so dürften sie doch insofern von Interesse sein, als sie zeigen, dass die Gallertscheiden eine komplizierte Organisation besitzen müssen, die die beschriebenen Erscheinungen veranlasst.

Im Wesentlichen übereinstimmend mit den Gallertscheiden der Conjugaten verhalten sich nun ferner auch die Gallertbildungen, die bei einer Anzahl sonst gallertfreier *Desmidiaeaeen* während der Bewegung derselben, bei der sie eine wichtige Rolle spielen (cf. KLEBS, V), ausgeschieden werden und gewöhnlich nur an ganz bestimmten Partien der Zelle auftreten. Ausserdem giebt KLEBS (IV) noch einige Mittheilungen über die Gallertbildungen einiger anderer Algen, die sich zum Theil ähnlich wie die soeben beschriebenen verhalten, zum Theil aber einfacheren Bau besitzen, vielleicht sogar zum Theil durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen.

6. Die Pilzcellulose.

Die Membranen der meisten Pilze unterscheiden sich dadurch von der reinen Cellulosemembran, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod

sich nur gelb oder braun färben und in Kupferoxydammoniak unlöslich sind; ebenso zeigen sie auch gegen Alkalien und Säuren im allgemeinen eine hohe Resistenzfähigkeit. Da sie nun aber auf der andern Seite auch nicht die Reaction auf Verholzung oder Verkorkung geben, scheint es zur Zeit geboten, in ihnen eine besondere Modifikation der Cellulose anzunehmen, die man gewöhnlich als Pilzcellulose bezeichnet.

Ob nun die abweichenden Eigenschaften der Pilzcellulose durch Einlagerung fremdartiger Körper oder durch chemische Verschiedenheit hervorgebracht wird, ist zur Zeit nicht zu entscheiden. Jedenfalls muss aber auch im letzteren Falle die Pilzcellulose zu der echten Cellulose in gewisser Beziehung stehen, denn es wurde von K. RICHTER (II) der Nachweiss geliefert, dass die Membranen einer ganzen Anzahl von Pilzen die Reactionen auf reine Cellulose geben, wenn sie vorher längere Zeit hindurch mit Kalilauge behandelt sind. In vielen Fällen ist hierzu allerdings eine wochenlange Einwirkung der Kalilauge nothwendig. Uebrigens verhalten sich in dieser Beziehung die Membranen verschiedener Pilze sehr verschiedenartig und es sind auch eine Anzahl von Pilzen bekannt, deren Membranen namentlich im jugendlichen Zustande direkt die Cellulosereaction geben (cf. DE BARY I, 9).

7. Die Mittellamelle und die Innenhaut.

Bei sehr vielen dickwandigen Zellen beobachtet man zunächst auf der nach dem Zelleninneren hin gelegenen Seite der Membran eine zarte Lamelle, die sich durch abweichenden Brechungsindex von der übrigen Membransubstanz unterscheidet, man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als tertiäre Membran, da jedoch ihre Entstehungsweise noch nicht sicher festgestellt ist, dürfte die von WIESNER herriührende Bezeichnung derselben als Innenhaut den Vorzug verdienen. Sodann findet man aber auch meist auf der Aussenseite der Zellen, mithin, wenn sie sich im Gewebeverband befinden, in der Mitte der zwei benachbarten Zellen trennenden Wandung, ebenfalls eine stärker lichtbrechende Lamelle, die häufig noch schärfer hervortritt als die Innenhaut. Man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als die Mittellamelle oder als die primäre Membran; WIESNER hat für dieselbe den Ausdruck Aussenhaut vorgeschlagen.

In vielen Fällen, wo eine gleiche Differenzirung direkt nicht sichtbar ist, lässt sich das Vorhandensein derselben mit Hilfe mikrochemischer Reagentien demonstrieren, und es kann nicht fraglich erscheinen, dass in allen Fällen auch chemische Differenzen zwischen den verschiedenen Schichten vorhanden sind.

Was nun zunächst die Innenhaut anlangt, so wurde namentlich von WIESNER (III, 53) gezeigt, dass dieselbe häufig gegen Chromsäure oder Schwefelsäure eine grösse Widerstandsfähigkeit besitzt und mit Hilfe dieser Reagentien isolirt werden kann. Am besten und ganz allgemein soll die Isolirung der Innenhaut aber mit Chlorwasser gelingen; sie erscheint dann als zusammenhängendes Häutchen, das alle Unebenheiten der Zellmembran überzieht und nicht nur die Tüpfelkanäle auskleidet, sondern auch über die Tüpfelschliesshäute sich ausbreitet. Die letzteren sollen sogar nach den Untersuchungen von DIPPEL (II, 173) in vielen Fällen nur aus den Innenhäutchen der beiden benachbarten Zellen bestehen, zuweilen aber noch Reste der Intercellularsubstanz in der Mitte enthalten.

Von DIPPEL (III) wurde neuerdings auch gezeigt, dass die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen in den betreffenden Membranen für die Existenz eines zusammenhängenden Innenhäutchens spricht.

Ueber die chemische Constitution der Innenhaut fehlt es zur Zeit noch an umfassenden Untersuchungen; ich will in dieser Hinsicht nur erwähnen, dass dieselbe nach WIESNER (III, 53) reich an Eiweissstoffen sein soll.

Demgegenüber wird nun die Substanz der Mittellamelle häufig neben der verkorkten und der verholzten Membransubstanz als besondere Cellulosemodifikation unterschieden, und es werden dann namentlich die Unlöslichkeit in Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak und die leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemische als charakteristische Reactionen derselben angeführt (cf. W. BEHRENS I, 294, und POULSEN II, 60).

Demgegenüber wurde von DIPPEL (II) festgestellt, dass die namentlich bei den meisten Holz- und Bastzellen häufig schon ohne jede weitere Präparation durch abweichende Lichtbrechung scharf hervortretende Mittellamelle keineswegs aus einer gleichartigen Masse besteht, sich vielmehr aus zwei verschiedenen Substanzen aufbaut, von denen die eine die innerste Schicht der Mittellamelle einnimmt also den aneinanderstossenden Zellen gemeinsam ist, während zu beiden Seiten derselben sich eine abweichende Substanz befindet.

Nach DIPPEL ist nun nur die innere Schicht der Mittellamelle, die er als Mittelplatte oder auch wohl als Intercellularsubstanz bezeichnet — eine Terminologie, der ich mich im Folgenden anschliessen werde — durch leichte Löslichkeit in der SCHULZE'schen Macerationsflüssigkeit und durch Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet, während die beiden die Mittelplatte umgebenden Schichten sich im wesentlichen wie der übrige Theil der Zellmembran verhalten.

Man kann sich denn auch in der That durch Behandlung zarter Holzquerschnitte mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali relativ leicht davon überzeugen, dass bei langsamer Einwirkung des Reagens nur eine innere Partie der Mittellamelle aufgelöst wird; auch ist das bei der Behandlung mit conc. Schwefelsäure restirende Zellnetz viel zu zart, um der ganzen Mittellamelle entsprechen zu können.

Ausserdem ist nun aber nach DIPPEL (II und III) die Intercellularsubstanz noch dadurch ausgezeichnet, dass sie optisch isotrop ist, während die übrigen Bestandtheile der Zellmembran, wie wir in einem späteren Kapitel noch näher sehen werden, bei der Beobachtung im Polarisationsmikroskop stets deutliche Anisotropie erkennen lassen. Ferner konnte DIPPEL an der Intercellularsubstanz in keinem Falle mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die normale Cellulosereactionen hervorrufen. Er schliesst hieraus, dass dieselbe überhaupt keine Cellulose enthält, vielleicht aus einer gummiartigen Masse besteht.

Uebrigens zeigt die Intercellularsubstanz in vielen Fällen sicher die Reactionen der verholzten Membranen, so konnte ich mich z. B. bei dem Holz von *Taxus* auf das bestimmteste davon überzeugen, dass auch die Mittelplatte im Sinne DIPPEL's sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färbt, sogar schneller und intensiver als die übrigen Theile der Wandung. Es würde sich diese Thatsache jedoch auch leicht der DIPPEL'schen Auffassung gemäss deuten lassen, da wir ja bereits pag. 623 gesehen, dass ganz unzweifelhaft aus Gummi bestehende Massen sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färben.

Fraglich könnte es nun aber erscheinen, ob eine Intercellularsubstanz mit ähnlicher Beschaffenheit in allen Gewebesystemen der höheren Pflanzen vorhanden ist. Nach DIPPEL soll allerdings das optische Verhalten für eine solche Annahme sprechen. Dahingegen sind gewisse chemische Differenzen sicher

vorhanden, denn eine in Schwefelsäure unlösliche Membran lässt sich in vielen Fällen jedenfalls nicht nachweisen; auch tritt die Rothfärbung der Intercellularsubstanz mit Phloroglucin und Salzsäure keineswegs in allen Fällen ein. Auf der andern Seite dürfte jedoch die leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch, die ja allein die Isolirung der Zellen mit Hilfe derselben ermöglicht, eine ganz allgemeine Eigenschaft der Intercellularsubstanz sein und ist auch bei unverholzten und dünnwandigen Zellen leicht zu konstatiren. Es scheint mir somit auch geboten, so lange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, mit DIPPEL eine durch ihre leichte Löslichkeit in Salpetersäure und chlorsaurem Kali und durch ihr optisches Verhalten charakterisierte Intercellularsubstanz zu unterscheiden, die jedoch im Uebrigen auch gewisse Verschiedenheiten zeigen kann.

8. Die Auskleidungen der Intercellularen.

Die Auskleidungen der Intercellularen sind gerade in der neusten Zeit von verschiedenen Forschern eingehend untersucht worden, nachdem Russow zuerst die Ansicht ausgesprochen hatte, dass dieselben plasmatischer Natur seien (cf. Russow II, TERLETKI I, BERTHOLD IV, 32, SCHENCK II, VON WISSELINGK I). Trotzdem ist es nach den vorliegenden Untersuchungen zur Zeit noch nicht möglich, ein irgendwie abschliessendes Urtheil über die Natur dieser Auskleidungen zu fällen. Nur soviel scheint mir namentlich durch SCHENCK und WISSELINGK festgestellt zu sein, dass die feinen Häutchen, die in den meisten Fällen die Intercellularen überziehen, nicht aus plasmatischer Substanz bestehen, sondern vielmehr von verkorkter oder verholzter Cellulose gebildet werden. Vielleicht stehen dieselben auch zu der Intercellularsubstanz in Beziehung, wie dies von SCHENCK angenommen wird, allerdings auf Grund von Beobachtungen, deren Richtigkeit neuerdings von BERTHOLD (IV) zum Theil bestritten wird.

In einigen Fällen ist es nun aber auch beobachtet, dass körnige Massen entweder in dünner Schicht die Intercellulargänge auskleiden oder dieselben ganz erfüllen; es stimmen dieselben auch in manchen Reactionen mit der Substanz des Plasmakörpers überein. Neuerdings ist es BARANETZKI (III, 187, Anm.) sogar gelungen, in der die Luftkanäle von *Myriophyllum spicatum* und *Ceratophyllum demersum* auskleidenden körnigen Masse Stärkekörper und Chloroplasten zu beobachten, sodass in diesen Fällen an der plasmatischen Natur dieser Auskleidungen nicht gezweifelt werden kann; dieselben sollen auch nach BARANETZKI durch feine Plasmasäden mit den angrenzenden Zellen in Verbindung stehen. Umfassendere Untersuchungen werden aber erst darüber zu entscheiden haben, ob derartige plasmatische Auskleidungen der Intercellularen eine allgemeinere Verbreitung besitzen.

Schlüsslich mögen an dieser Stelle auch die centrifugalen Wandverdickungen Erwähnung finden, die von LUERSSEN (I, 641) in den Intercellularen verschiedener *Marattiaceen* entdeckt wurden. Dieselben haben bald knötchen-, bald stäbchenförmige Gestalt, bald sind sie auch langgestreckt und in complicirter Weise verzweigt und mit einander verschmolzen.

Wie neuerdings von SCHENCK (III) nachgewiesen wurde, werden diese Gebilde, ebenso wie die nicht verdickte Wand des Intercellularraumes von einem feinen Häutchen überzogen, das in seinem chemischen Verhalten mit den gewöhnlichen Auskleidungen der Intercellularräume vollkommen übereinstimmt. Die von diesen Häuten umschlossene Masse der Verdickungen besteht jedoch

nach den Untersuchungen von SCHENCK höchst wahrscheinlich aus einer schleimartigen Substanz und ist wie die Intercellularsubstanz durch leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch und dadurch, dass es unter keinem Umstand sich mit Jod und Schwefelsäure blau färbt, ausgezeichnet.

Ob nun endlich die bei verschiedenen Selaginellen von HEGELMAIER (II, 522) an den die grossen Luftkanäle durchsetzenden Zellreihen aufgefundenen ringförmigen Verdickungen, die ebenfalls in die Intercellularräume hineinragen, eine ähnliche Constitution besitzen, muss noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Kapitel 16.

Die Gestalt der Zellmembran.

Während die Wandung der jugendlichen Zellen im Allgemeinen überall gleiche Dicke und somit auch eine vollkommen glatte Oberfläche besitzt, zeigen die Zellmembranen in den völlig differenzierten Geweben in Folge ungleicher Verdickung der verschiedenen Membranpartien eine sehr verschiedenartige Gestaltung, die jedenfalls in den meisten Fällen mit der physiologischen Funktion der betreffenden Zellen in enger Beziehung steht.

Vom rein morphologischen Standpunkte kann man nun zunächst, je nachdem die partielle Verdickung der Zellwand in das Innere der Zelle hineinragt oder nach aussen gerichtet ist, zwischen centripetalen und centrifugaler Membranverdickung unterscheiden. Ferner können aber auch die verdickten Partien der Membran überwiegen, so dass bei starker Membranverdickung von den unverdickt gebliebenen Stellen aus je nach der Form derselben verschiedenartig gestaltete Kanäle nach dem Lumen der betreffenden Zellen hin verlaufen. Man spricht in solchen Fällen von Membrantüpfeln oder auch, wenn durch Resorption des unverdickten Theiles der Membran eine offene Communication zwischen den benachbarten Zellen hergestellt ist, von Membranporen; letzterer Ausdruck wird übrigens in der Literatur auch häufig auf solche Fälle ausgedehnt, wo keine offene Communication besteht.

Es leuchtet ein, dass zwischen centripetalen Wandverdickung und Tüpfelung keine scharfe Grenze gezogen werden kann, so kann man z. B. bei gewissen Membranen ebenso gut von netzförmiger Verdickung als von spaltenförmiger Tüpfelung reden. Solche Uebergänge können uns aber nicht abhalten, obige auf die Mehrzahl der Fälle sehr gut passende Unterscheidung beizubehalten.

Endlich kann nun die Oberfläche der Zellmembran auch dadurch unregelmässig werden, dass an einzelnen Stellen derselben ein stärkeres Flächenwachsthum eintritt und in Folge dessen sich Partien derselben in das Innere der Zellen hineinwölben oder nach aussen hin vorkrümmen. Die so entstehenden Membranfaltungen sind jedoch im Allgemeinen von centripetalen und centrifugalen Wandverdickungen nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu unterscheiden und sie mögen deshalb auch, wenn ganz analog gestaltete Wandverdickungen vorkommen, im Anschluss an diese besprochen werden.

1. Die centrifugalen Wandverdickungen.

Centrifugale Verdickungen können natürlich nur an solchen Zellen auftreten, die nicht allseitig mit anderen Zellen in Berührung stehen. Doch sind auch an den an die Intercellularräume grenzenden Wänden, abgesehen von den bereits (pag. 628) besprochenen eigenartigen Gebilden in den Intercellularräumen der

Marattiaceen und von *Selaginella* spec., irgendwelche centrifugale Verdickungen nur noch an den Idioblasten von *Nuphar* und *Nymphaea* beobachtet, bei denen, wie bereits pag. 598 mitgetheilt wurde, durch die der Membran eingelagerten Krystalle von Calciumoxalat höckerartige Hervorragungen hervorgebracht werden.

Häufiger finden sich centrifugale Wandverdickungen an den Epidermiszellen und namentlich an den die verschiedenen Trichome bildenden Zellen. Dieselben sollen hier nach den Untersuchungen von SCHENCK (I), die allerdings noch in manchen Einzelheiten einer genaueren Nachuntersuchung bedürfen, in dreifach verschiedener Weise zu Stande kommen.

Im ersten Falle bilden sich Ausbuchtungen der gesammten jugendlichen Zellwand, die dann bei der späteren Verdickung der Wandung mit Cellulose ausgefüllt werden (Haare von *Medicago arborea*, *Onobrychis montana* u. a.).

Im zweiten Falle zeigt die Cuticula allein ein stärkeres Wachsthum, und es entstehen so Faltungen oder knötchenförmige Vorsprünge derselben, die ebenfalls von Cellulose oder von verkorkter Membransubstanz erfüllt werden. Solche Cuticularfalten sind namentlich an Blumenblättern anzutreffen; ferner zeigt dieselben z. B. auch die Epidermis von *Helleborus foetidus*, diese ist auch deshalb von Interesse, weil bei ihr die Cuticularfalten nicht die geringste Beziehung zu den einzelnen Epidermiszellen erkennen lassen, sondern in den verschiedensten Richtungen verlaufen und sich auch über die Radialwände der Epidermiszellen fortsetzen.

Bei der letzten Bildungsweise der centrifugalen Verdickungen sollen endlich höckerartige Erhebungen dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht winzige Tröpfchen eines seiner Zusammensetzung nach noch gänzlich unbekannten Secretes abgeschieden werden, die dann die Cuticula in gleicher Weise wie bei den Drüsenaaren vorwölben. Die Entwicklung dieser Verdickungen wurde von SCHENCK z. B. an den Haaren von *Cornus sibirica* näher untersucht.

Sehr mannigfaltig sind nun aber den soeben besprochenen Fällen gegenüber die centrifugalen Verdickungen derjenigen Zellen, die wie die Pollenkörner der Phanerogamen und die Sporen der Kryptogamen sich vollkommen aus dem Gewebeverbande isoliren und von der Mutterpflanze loslösen. Diese haben bald die Gestalt von spitzen Stacheln oder warzenförmigen Höckern, bald bilden sie Leisten, die in der verschiedenartigsten Gruppierung über dieselben verlaufen und auch in der mannigfältigsten Weise mit Warzen und Stacheln combinirt sein können.

Der feinere Bau und die Entstehung dieser Gebilde wurde neuerdings an den Pollenkörnern und den Sporen der Gefäßkryptogamen und Moose namentlich von STRASBURGER (I, 86) und LEITGEB (IV) eingehender untersucht. Ueber die Membransculptur der Pilzsporen verdanken wir dagegen namentlich DE BARY (I, 107) werthvolle Aufschlüsse.

Es ist nun in dieser Hinsicht zunächst hervorzuheben, dass bei den meisten Sporen und Pollenkörnern drei verschiedene Membranen zu unterscheiden sind, von denen die mittlere zuerst entstehende neuerdings meist als Exine (Exosprium) bezeichnet wird, während für die der Exine nach innen und aussen aufgelagerten Schichten die Ausdrücke Intine (Endosporium) und Perine (Perinium, Episporium) gebraucht werden. Von diesen drei Schichten ist nun vorwiegend die Perine bei der Bildung der centrifugalen Verdickungen betheiligt. Sie geht nach den vorliegenden Untersuchungen höchst wahrscheinlich in den

meisten Fällen aus dem ausserhalb der Exine befindlichen Plasma, dem Periplasma, hervor. Für eine Anzahl Lebermose hat jedoch LEITGEB nachgewiesen, dass die Perine durch Metamorphose der innersten Membranschicht der Sporenmutterzelle entsteht. Für die meisten Fälle sind diese grössttentheils sehr complicirten Verhältnisse noch durch genauere Untersuchungen klarzulegen (cf. auch BERTHOLD, IV, 314).

2. Die centripetalen Wandverdickungen.

Da die centripetalen Wandverdickungen natürlich keineswegs auf die an die freie Oberfläche grenzenden Wände der Zellen beschränkt sind, kann es nicht auffallen, dass dieselben eine viel grössere Verbreitung als die centrifugalen Wandverdickungen besitzen und in den verschiedenartigsten Gewebesystemen anzutreffen sind.

Den einfachsten Fall von ungleicher Membranverdickung bieten nun die excentrisch verdickten Zellwände, bei denen von den am stärksten verdickten Theilen der Zellmembran ein ganz allmählicher Uebergang zu den am wenigsten verdickten Theilen stattfindet und das Maximum und Minimum der Membranverdickung einander diametral gegenüberstehen. Solche excentrisch verdickten Zellen, die im Querschnitt eine gewisse Aehnlichkeit mit den excentrisch gebauten Stärkekörnern haben, sind z. B. in sehr typischer Ausbildung im hygrokopischen Säulchen der Gramineengrannen anzutreffen. Aehnlich verhalten sich auch bei zahlreichen Gewächsen die Zellen der Epidermis, des Korkes und der Schutzscheiden, und zwar ist bei diesen eine ganz bestimmte Orientirung zu der Oberfläche desjenigen Organes, dem sie angehören, zu constatiren: Die Epidermiszellen sind vorwiegend nach der Aussenseite hin verdickt, die Schutzscheiden aber auch sehr häufig auf der dem Innern des Pflanzenkörpers zugekehrten Membran. Die letzteren zeigen überhaupt nebst ihren mechanischen Verstärkungen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Verdickungsform, die sogar bei nahestehenden Gattungen sehr verschieden sein kann (cf. SCHWENDENER I, 26). Noch verschiedenartiger ist aber die Verdickungsweise bei den Zellen der Samenschalen (cf. PRINGSHEIM IV, LOHDE I, FICKEL I und MARLOTH I).

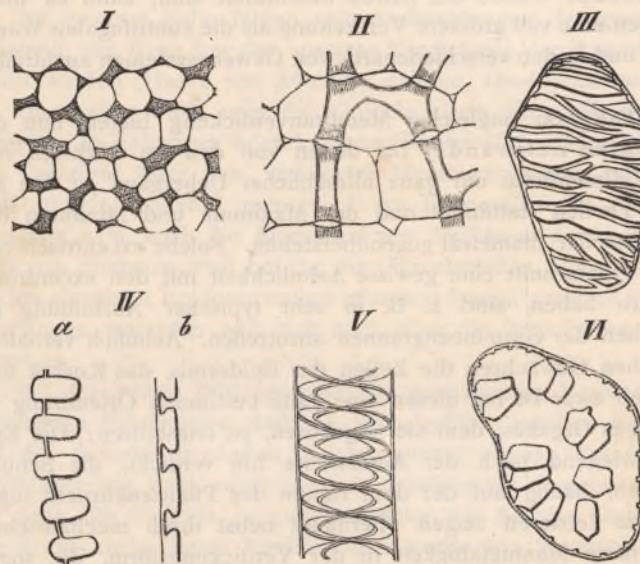
Ein nicht gerade seltener Fall ist nun ferner auch der, dass diejenigen Partien einer Membran, welche die Contactflächen zwischen zwei benachbarten Zellen bilden, ganz vorwiegend verdickt sind, während die an die Intercellularräume grenzenden Membranen unverdickt bleiben. Eine solche Membranverdickung findet sich z. B. an den Zellen des Assimilationsgewebes von *Lycopodium annotinum*. Hieran schliesst sich dann die Verdickung der typischen Collenchymzellen, die lediglich auf die Kanten, in denen mehrere Membranen zusammgestossen, beschränkt ist (cf. Fig. 26, I).

Die Verdickung der Collenchymzellen bildet sodann den Uebergang zu den leistenförmigen Verdickungen, die namentlich an den Elementen des trachealen Systemes sehr verbreitet sind und eine sehr verschiedenartige Configuration zeigen können. So bilden dieselben bald Ringe, die in mehr oder weniger grossen Abständen übereinander stehen, bald Schraubenbänder, die in Einzahl oder zu mehreren an den betreffenden Membranen auftreten können, bald auch ein feines Netzwerk.

Es treten nun diese verschiedenen Verdickungsformen meist in ein und denselben Organe neben einander auf und zwar besitzen die zuerst gebildeten Tracheen und Tracheiden meist ringförmige Verdickungen, die sodann entstehenden spiralige; erst nach Vollendung des Längenwachsthums des betreffenden Organes treten

auch netzförmige oder leistenförmige Verdickungen auf. Doch ist diese Regel keineswegs ohne Ausnahme, so sind namentlich spiralige Verdickungen auch häufig an den Tracheiden des secundären Holzes zu finden, so z. B. bei *Tilia* und *Taxus*.

Auch sind die leistenförmigen Verdickungen keineswegs auf das tracheale System beschränkt; vielmehr findet man namentlich netzförmige Verdickungen sehr häufig auch an den verschiedenartigsten parenchymatischen Zellen. So ist z. B. im Blatt von *Cycas circinalis* das gesamte parenchymatische Gewebe durch leistenförmige Verdickungen ausgezeichnet. Sehr verschiedenartige Verdickungen



(B. 562.)

Fig. 26.

I Querschnitt durch das subepidermale Collenchym des Blattstieles von *Acanthus spec.* (125). II *Cathleya Skinneri*. Querschnitt durch Wurzelrindenzellen mit leistenförmigen Verdickungen (105). III *Epidendron ciliare*, isolierte Zelle aus der Wurzelhülle (105). IV a u. b Profilsichten von spiralförmig verdickten Gefäßwandungen von *Cucurbita Pepo*. (SEIBERT 10, I). V *Mamillaria elongata*. Stück einer Tracheide aus dem Holzkörper des Stengels (250). VI *Aërides odoratum*. Querschnitt durch eine Faserzelle (VI nach PFITZER).

breite leistenförmige Verdickungen, die an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren und sich auf die Querwände fortsetzen. Ausserdem beobachtet man übrigens bei anderen Zellen derselben Wurzelrinde häufig auch noch feinere netzförmige Verdickungen, die sich aber an benachbarten Zellen nicht immer genau entsprechen. Fig. 29, III, stellt sodann eine isolirte Zelle aus der Wurzelhülle von *Epidendron ciliare* dar, die durch feine netzförmige Verdickung ausgezeichnet ist.

Die spiraligen Verdickungen bilden nach MOHL (III, 287) in der bei weitem grössten Mehrzahl der Fälle rechtsläufige Schraubenlinien¹⁾, doch kommen zuweilen auch linksläufige vor; es wurden von MOHL in einigen Fällen sogar an ein und demselben Gefäße Änderungen in der Drehungsrichtung der Spiralen beobachtet. Häufiger sind jedoch Uebergänge zwischen spiraler und ringförmiger

¹⁾ Nach der in der Botanik zumeist üblichen Terminologie von der Achse der Schraubenlinie aus gesehen, wie in Fig. 26, V.

Verdickung. Weitere Details über den Verlauf und Zusammenhang der leistenförmigen Verdickungen finden sich ferner bei HOFMEISTER (I, 168).

Was nun schliesslich die Querschnittsform der verschiedenen leistenförmigen Verdickungen anlangt, so lassen sich namentlich drei verschiedene Arten unterscheiden, die aber durch Uebergänge unter sich verbunden sind.

Bei der ersten findet ein ganz allmählicher Uebergang von den verdickten zu den unverdickten Partien statt, so dass also die Leisten in der Profilansicht ungefähr linsenförmig erscheinen. Diese Art der Verdickung findet sich namentlich an parenchymatischen Zellen (cf. Fig. 26, II).

Die Verdickungen der zweiten Art haben einen quadratischen oder rechteckigen Querschnitt und ragen auch im letzteren Falle meist nur wenig in das Lumen der betreffenden Zellen hinein (cf. Fig. 26, IV, a). Nur bei den ringförmig oder spiralig verdickten Tracheiden aus dem Holzkörper der mit dickem fleischigen Stamm versehenen *Cacteen* findet man den entgegengesetzten Fall, dass die breit bandförmigen Verdickungen mit der dünnen Kante der Membran aufsitzen und wie Fig. 26, V, die ein Stück einer solchen Tracheide aus dem Stamm von *Mammillaria elongata* darstellt, zeigt, wendeltreppenartig in das Lumen der betreffenden Zelle hineinragen.

Endlich finden sich nun aber auch häufig solche Verdickungen, die nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu bedeutend an Breite zunehmen und sich also über die unverdickte Membran hinüberwölben. Derartige Verdickungen sind ebenfalls an den Tracheen und Tracheiden sehr häufig anzutreffen und bilden den Uebergang zu den alsbald zu besprechenden Hoftüpfeln. Sie finden sich ferner auch, wie von PFITZER (III, 24) gezeigt wurde, in den eigentümlichen Faserzellen der Blätter und Luftwurzeln von *Aërides odoratum*, wo die Verdickungen durch so feine Leisten mit der Membran verbunden sind, dass sie bei der Präparation äusserst leicht von derselben abgerissen werden und sogar nach PFITZER schon in der lebenden Pflanze in Folge irgend welcher Spannungen sich von der Membran loslösen sollen. Fig. 26, VI, stellt den Querschnitt durch eine solche Faserzelle dar, an dem die meisten Fasern durch den Schnitt losgerissen sind und sich zum Theil noch im Inneren der Zelle befinden.

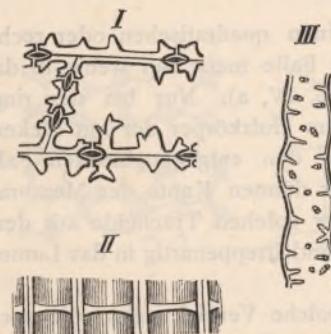
Als dritte Art der Membranverdickungen sind nun endlich diejenigen zu nennen, die sich balken- oder zapfenartig von der Membran abheben und frei in das Innere der Zelle hineinragen. Unter diesen sind zunächst die Zellstoffbalken zu erwähnen, die in den Riesenzellen der *Caulerpen* ein reichverzweigtes System bilden, das in Verbindung mit der stark verdickten Aussenwand diesen Zellen die nötige Festigkeit verleiht. Aehnliche Zellstoffbalken sind übrigens auch im Embryosack einiger Dicotylen (*Pedicularis silvatica*, *Veronica triphyllus* u. a.) beobachtet (cf. HOFMEISTER I, 181).

Cellulosebalken, die ebenfalls eine mechanische Bedeutung besitzen, wurden ferner von LEITGEB (V, 128) in den an die Spaltöffnungsschliesszellen grenzenden Epidermiszellen im Perigon von *Galtonia* und einigen anderen Monocotylen beobachtet. Dieselben sind häufig zu Bündeln vereinigt und verlaufen stets von der Rückenseite der Schliesszellen aus frei durch das Lumen der betreffenden Zellen und sollen nach LEITGEB eine Zusammendrückung der Schliesszellen verhindern, wenn in den Epidermiszellen ein starker Ueberdruck entstanden ist.

In ähnlicher Weise functioniren vielleicht auch die von P. SCHULZ (I, 7) in den Tracheiden verschiedener *Pinus spec.* (namentlich *P. nigra*, *Pinea* und *Pumilio*)

aufgefundenen eigenartigen Verdickungen, die in diesen aber nur in den an die Markstrahlen grenzenden Theilen vorkommen und das Lumen derselben meist in tangentialer, selten in schiefer oder radialer Richtung durchsetzen sollen. An den Berührungsstellen mit der Membran sollen diese Balken zu flachen Scheiben verbreitert sein.

Radialverlaufende Querbalken wurden ferner von verschiedenen Autoren an einer Anzahl von Tracheiden beobachtet. So sollen dieselben zunächst nach SANIO (II, 117) in den Tracheiden von *Hippophaë rhamnoides* häufig vorkommen; ferner wurden dieselben von WINKLER (I, 585) im Holz von *Araucaria brasiliensis* und von KNY (I, 199) in den Tracheiden von *Pinus silvestris* angetroffen. Diese Querbalken zeigen, wie aus Fig. 27, II, die ein Stück eines Radialschnittes durch das Holz von *Pinus silvestris* darstellt, ersichtlich ist, häufig in benachbarten Zellen einen gleichen Verlauf und lassen sich nach KNY bei *Pinus silvestris* häufig in einer und derselben Radialreihe durch mehrere Jahrringe hindurch verfolgen.



(B. 563.) Fig. 27.
I *Pinus silvestris*, Stück einer Quertracheide mit zackenförmiger Verdickung (500). II Id. Balkenförmige Verdickungen in den Tracheiden, Radialschnitt (125). III *Fegatella conica*, Stück eines Wurzelhaares (250).

laufen. Diese Balken schliessen zum Theil kleine Krystalldrüsen ein und bilden somit den Uebergang zu den bereits pag. 597 besprochenen Celloseumhüllungen der Calciumoxalatkristalle, die sich nach STOLL in gleicher Ausbildung, wie bei *Kerria japonica*, in den kleineren Markzellen von *Hibiscus reginae* regelmässig vorfinden sollen.

Balken- oder zapfenförmige Verdickungen, die aber meist frei im Lumen der betreffenden Zellen endigen, finden sich ferner im sogen. Transfusionsgewebe einiger *Cupressineen*, wo dieselben bald ausschliesslich von den Hoftüpfeln, bald auch von beliebigen Stellen der Membran ausgehen und namentlich bei *Cupressus* oft ein reichverzweigtes Balkensystem bilden (cf. KLEMM I, 528); dasselbe Verhalten zeigen die bekannten Quertracheiden der Markstrahlen von *Pinus silvestris*, von denen in Fig. 27, I ein Stück abgebildet ist.

Ferner ist ein Theil der Wurzelhaare von *Marchantia*, *Fegatella* und einigen anderen Lebermoosen durch Verdickungen ausgezeichnet, die bald nur kurze Zacken, bald auch längere Balken bilden, die bis in die Mitte der betreffenden Zellen hineinragen und sich zuweilen auch verzweigen (cf. Fig. 27, III). Aehnliche Verdickungen hat KNY (II) auch bei den Wurzelhaaren von *Stratiotes aloides* aufgefunden; dieselben sind hier aber stets auf die Basis der Haare beschränkt und häufig korallenartig verzweigt.

Endlich sind zapfenförmige Verdickungen auch an den Quer- und Längswänden von *Sphaeroplea annulina* von HEINRICHER (I, 434) beobachtet worden, wo sie namentlich bei mangelhaftem Wachsthum in reichlicher Menge auftreten. Aehnliche Verdickungen beobachtete ich auch gelegentlich an einigen Exempla-

ren von *Cladophora*, die lange Zeit hindurch im Zimmer cultivirt waren. Ebenfalls mehr abnormalen Charakter besitzen schliesslich auch die von VÖCHTING (II, 390) an den ganz oder zum Theil verkümmerten Spaltöffnungen von *Rhipsalis micrantha* beobachteten balkenförmigen Auswüchse.

3. Die Membrantüpfel.

Bevor ich auf die Form der verschiedenen Tüpfel näher eingehe, mag an dieser Stelle auf die allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit derselben hingewiesen werden, dass sie an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren, so dass sie Canäle zwischen den einzelnen Zellen bilden, die nur in ihrer Mitte durch eine zarte Membran, die Tüpfelschliesshaut, unterbrochen sind. Offenbar wird somit durch die Tüpfel der diosmotische Stofftransport von Zelle zu Zelle in hohem Grade erleichtert, ohne dass gleichzeitig die Festigkeit der betreffenden Membranen in erheblicher Weise beeinträchtigt würde.

In scheinbarem Widerspruch mit dieser Auffassung von der Function der Tüpfel stehen jedoch offenbar diejenigen Fälle, wo dieselben sich auf den Aussenwänden der Epidermiszellen befinden. Wie nun aber von AMBRONN (I) gezeigt wurde, haben wir es bei diesen meist gar nicht mit echten Tüpfeln zu thun, vielmehr entstehen diese scheinbaren Tüpfel in den meisten Fällen durch Wellungen oder Faltungen der Membran, die zur Erhöhung der Festigkeit derselben beitragen. Nur in zwei Fällen finden sich nach AMBRONN (I, 107) echte Tüpfel auf den Aussenwänden der Epidermiszellen, nämlich an den Knollen einiger epiphytischer Orchideen und am Stengel und an den Blattscheiden von *Bambusa*. Die Orchideeknollen sind nun aber in ihrer Jugend stets von den dicht anliegenden Blättern eingehüllt, und es hat somit die von AMBRONN ausgesprochene Ansicht eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich, dass zwischen den jungen Knollen und den Blättern ein Stoffaustausch stattfinden möchte und dass die Tüpfel dann also in gleicher Weise wie die im Innern des Pflanzenkörpers befindlichen functioniren möchten. Entsprechendes gilt auch für *Bambusa*.

Sodann verdient noch an dieser Stelle erwähnt zu werden, dass die Tüpfelkanäle in manchen Fällen auch gegen Intercellularräume hin gerichtet sind; so hat Russow (IX, 137) zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass namentlich bei den Markstrahlzellen von *Larix*, *Quercus* u. a. die Tüpfelkanäle häufig nach den feinen das Holz in radialer Richtung durchsetzenden Intercellularen hin verlaufen, wie dies auch aus Fig. 28, die die Tangentialansicht einer Markstrahlzelle von *Quercus sessiliflora* darstellt, ersichtlich ist. In diesen Fällen dürften die Tüpfelkanäle unzweifelhaft zur Erleichterung des Gasaustausches der Markstrahlzellen mit den Intercellularräumen dienen.

Dahingegen ist das eigenthümliche Verhalten der Bastzellen vieler *Cupressineen*, bei denen die Tüpfelkanäle der zum Theil sehr stark verdickten Membranen meist von den mit Intercellularsubstanz erfüllten Ecken, in denen mehrere Zellen zusammenstossen, ausgehen, zur Zeit vollkommen unerklärt, wenn man nicht mit STRASBURGER (I, 35) annehmen will, dass diese Tüpfelkanäle mit der bereits erwähnten Ablagerung von Calciumoxalatkristallen in der Mittellamelle dieser Zellen in Beziehung stehen.

Je nach der Gestalt der Tüpfel lassen sich nun zunächst zwei verschiedene Arten derselben unterscheiden, die auch in ihrem Vorkommen meist auf ganz bestimmte Gewebesysteme beschränkt sind: die einfachen und die gehöften



Fig. 28.
Tangentialschnitt durch eine Markstrahlzelle von *Quercus sessiliflora* (500).

Tüpfel. Bei den erstenen besitzt der Querschnitt des Tüpfelcanales im allgemeinen in allen Theilen dieselbe Grösse und Querschnittsform, während bei den behöften Tüpfeln stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelcanales nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu stattfindet.

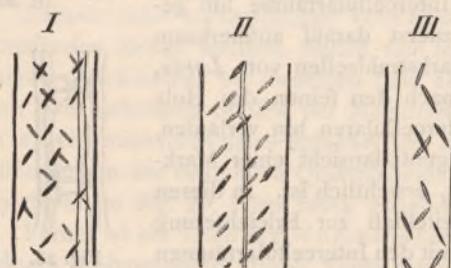
Unter den einfachen Tüpfeln kann man ferner nach der Querschnittsform des Tüpfelcanales zwischen rundlichen und spaltenförmigen Tüpfeln unterscheiden. Endlich ist noch eine Combination von einfachen und behöften Tüpfeln überall da anzutreffen, wo Zellen, von denen die einen durch einfache, die anderen durch behöfte Tüpfel ausgezeichnet sind, aneinander grenzen. Für derartige Tüpfel hat Russow (IX, 134) die Bezeichnung einseitige Hoftüpfel vorgeschlagen.

I. Was zunächst die einfachen rundlichen Tüpfel anlangt, so können dieselben entweder einen kreisrunden oder einen mehr ovalen Querschnitt besitzen. Im letzteren Falle steht die längere Achse der Querschnittsellipse meist transversal, selten longitudinal, niemals aber schief.

Die Längsachse des Tüpfelcanales zeigt im allgemeinen einen radiären Verlauf; bei den exzentrisch verdickten Zellen steht sie meist senkrecht auf dem Verlauf der Schichten, doch kommen bei diesen auch Abweichungen nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin vor (cf. SCHWENDENER II, 431). Bei stark verdickten Zellen müssen sich nun offenbar die benachbarten Tüpfelkanäle einander immer mehr nähern, dieselben weichen aber dann auch häufig noch derartig von der radialen Richtung ab, dass sie schliesslich zu einem Tüpfelkanal verschmelzen; auf diese Weise entstehen die sogenannten verzweigten Tüpfelkanäle, die z. B. in den stark verdickten Zellen der Samenschale von *Cocos* angetroffen werden.

Durch rundliche Tüpfel sind nun namentlich die Reservestoffe speichernden Zellen, speciell die Holzparenchym-, Mark- und Markstrahlzellen ausgezeichnet. Sie finden sich jedoch auch nicht selten an anderen parenchymatischen Zellen, scheinen dagegen den prosenchymatischen ganz zu fehlen.

II. Spaltenförmige Tüpfel finden sich namentlich an den mechanisch wirksamen Zellen. So besitzen die langgestreckten Collenchymzellen meist



(B. 565.)
I u. II *Avena sterilis*. Stück einer isolierten mechanischen Zelle, I aus dem äussern, II aus dem inneren Theile der Granne (250). III *Geranium sanguineum*, Stück einer mechanischen Zelle aus dem inneren Theile der Granne (250).

auch eine andere Orientirung der Tüpfel. So verlaufen dieselben z. B. bei den inneren dickwandigen Zellen des hygrokopischen Säulchens der Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* derartig, dass sie mit einander verbunden, schiefe Ringe bilden würden (cf. Fig. 29, II); in den Fruchtschnäbeln von *Geranium striatum*

kommen ferner auch Zellen mit rechts schief gestellten Tüpfeln vor, von denen in Fig. 29, III, ein Stück abgebildet ist (cf. ZIMMERMANN I). Schliesslich wurden von NAEGELE (VII, 146) bei den Bastzellen sogar an ein und demselben Tüpfelkanale derartige Richtungsänderungen beobachtet, dass die Längsachse des spaltenförmigen Querschnittes derselben in den äusseren Wandschichten einer linksgewundenen, in den inneren aber einer rechtsgewundenen Schraubenlinie entsprach; dasselbe wurde von SANIO bei *Cassytha filiformis* beobachtet (cf. HOFMEISTER I, 173).

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass in einigen Fällen auch abwechselnde Erweiterungen und Verengungen des Tüpfelkanals vorkommen, und zwar sollen dieselben eine derartige Beziehung zur Schichtung der betreffenden Membranen zeigen, dass stets in den weicheren Schichten eine Erweiterung des Tüpfelkanals stattfindet (cf. HOFMEISTER I, 177).

III. Die echten (zweiseitigen) Hoftüpfel sind in ihrer Verbreitung lediglich auf die Elemente des trachealen Systems, die Tracheen und Tracheiden beschränkt.

Bezüglich des Baues derselben wurde bereits hervorgehoben, dass bei ihnen nach dem Innern der Zellen zu stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelkanals stattfindet; es muss somit, da sie an benachbarten Zellen genau mit einander correspondiren, ein linsenförmiger Raum, der Tüpfelhof, entstehen, der nach beiden Seiten hin durch einen engen Kanal mit dem Lumen der betreffenden Zellen in Verbindung steht und durch die unverdickt gebliebene Membran, die Tüpfelschliesshaut, durchsetzt wird (cf. Fig. 30).

Was nun zunächst die letztere anlangt, so bleibt dieselbe, wie von TH. HARTIG zuerst auf experimentellem Wege und von SANIO durch sorgfältige anatomische Untersuchungen festgestellt wurde, auch nach der vollständigen Ausbildung der Hoftüpfel stets erhalten. Von Russow (IX, 60) wurde ferner constatirt, dass die Tüpfelschliesshaut im frischen Splintholz stets in der Mitte des Tüpfelhofes ausgespannt bleibt und sich nur im Kernholz nach einer Seite hin der Hofwandung anlegt; das gleiche findet jedoch auch statt, wenn vor oder während der Präparation in den betreffenden Zellen durch Verdunstung Druckdifferenzen entstanden sind.

Die Schliesshaut zeigt nun ferner in allen Fällen in ihrer Mitte eine mehr oder weniger starke Verdickung (cf. Fig. 30, t), die neuerdings auf Vorschlag von Russow meist als Torus bezeichnet wird, während für den dünnwandigen Rand der Schliesshaut von demselben Autor der Ausdruck Margo vorgeschlagen wurde. Der Torus soll nun nach Russow (IX, 36) im Frühjahrsholz stets eine ebene Platte bilden, im Herbstholz dagegen eine linsenförmige Gestalt besitzen.

Der Rand der Schliesshaut soll nach den Untersuchungen von Russow (IX, 66) bei vielen Coniferen und Gnetaceen, namentlich bei den Cupressineen und Abietineen eine deutlich ausgeprägte radialstreifige Structur besitzen, die an Flächenschichten des Hoftüpfels häufig scharf hervortritt und auf einer Differenzierung in Streifen verschiedener Dichtigkeit beruhen soll.

Ich will an dieser Stelle noch bemerken, dass es, an Alkoholmaterial wenigstens, mit Hilfe

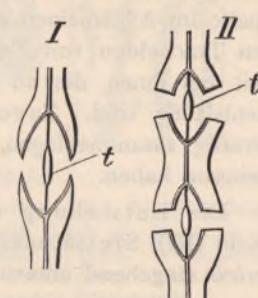


Fig. 30. (B. 566).
Hoftüpfel von einem Tangentialschnitt von *Abies excelsa*. I Frühjahrsholz, II Herbstholz; t Torus; (SEIBERT 70 III).

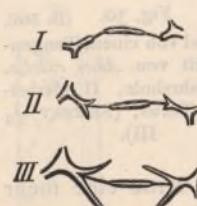
von Gentianaviolett leicht ist, auch an relativ dicken Schnitten die Tüpfelschliesshaut sichtbar zu machen; dieser Farbstoff wird nämlich aus wässriger Lösung ganz besonders stark von der Tüpfelschliesshaut aufgenommen und es erscheint diese schon ganz dunkel gefärbt, wenn die übrige Membran noch fast vollkommen farblos ist; nach der Tüpfelschliesshaut wird die Mittellamelle am intensivsten tingirt. Die Beobachtung geschieht am besten in Nelkenöl oder Cannabalsam. In letzterem lassen sich die tingirten Präparate auch conserviren.

Die Flächenansicht des Tüpfelhofes ist meist mehr oder weniger genau kreisrund, häufig aber auch in der Querrichtung der Zelle in die Länge gestreckt; nicht selten erstrecken sich auch die Tüpfelhöfe über die ganze zwischen zwei Tracheiden liegende Wand und stehen in so geringen Abständen übereinander, dass man die betreffenden Wände auch wohl als leiterförmig verdickt bezeichnen kann.

Verschiedenartig gestaltet ist nun endlich auch der Ausmündungskanal des Tüpfelhofes. So ist zunächst zu bemerken, dass derselbe nur bei dickwandigen Zellen, also namentlich im Herbstholz (Fig. 30, II) einen wirklichen Kanal darstellt, während im Frühjahrsholz die Ausmündung des Tüpfelhofes meist durch den zugespitzten Rand der Hofwandung bedeckt wird, die häufig noch mehr oder weniger stark gegen das Innere des Tüpfelhofes zu gekrümmmt erscheint (Fig. 30, I).

Sodann zeigt auch die Flächenansicht des Ausmündungskanals gewisse Verschiedenheiten und ist bald der Gestalt des Tüpfelhofes entsprechend kreisförmig oder oval, bald aber auch spaltenförmig. In letzterem Falle entspricht die Spalte im Allgemeinen einer linksschiefen Schraubenlinie; dies ist z. B. auch bei den Tracheiden von *Taxus* der Fall, die desswegen besonders interessant sind, weil bei ihnen die an denselben Zellen auftretenden spiraligen Verdickungen rechtsläufig sind. Zuweilen ist auch beobachtet, dass sich mehrere Holztüpfel derartig zusammenlegen, dass sie einen spaltenförmigen Ausmündungskanal gemeinsam haben.

Die Entstehung der gehöfteten Poren wurde bisher namentlich von SANIO (III), STRASBURGER (I) und RUSSEW (IX) an den Tracheiden von *Pinus sylvestris* eingehend untersucht. Dieselben gehen nach diesen Untersuchungen, die

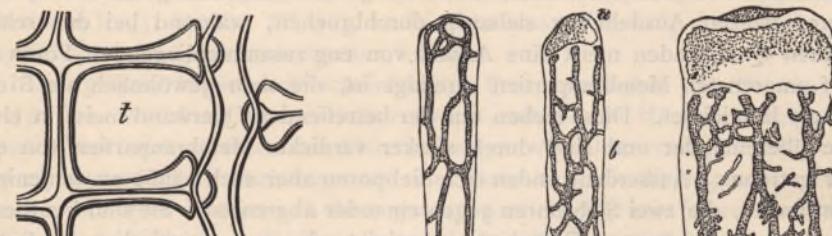


(B. 567.) Fig. 31.
Querschnitte durch die in Entwicklung begriffenen Holztüpfel der Tracheiden von *Pinus sylvestris*. Nach SANIO (650).

Mechanik des aufsteigenden Saftstromes in der Pflanze eine vollkommen einwurfsfreie Theorie aufzustellen, ebensowenig ist es zur Zeit möglich, über die Mechanik des Hostüpfels eine experimentell begründete Ansicht auszusprechen (cf. RUSSEW XI, 95, und GODLEWSKI II, 615).

IV. Einseitige Hostüpfel finden sich an allen denjenigen Wänden, die Elemente des trachealen und des reservestoffspeichernden Systems trennen, also namentlich zwischen Gefäßen und Tracheiden einerseits und Holzparenchym- oder Markstrahlzellen andererseits.

In allen diesen Fällen wird stets nur auf der nach dem trachealen Elemente



(B. 568.) Fig. 32.
I *Pinus sylvestris*, Stück eines Holzquerschnittes (550). t Tracheide. Nach RUSSEW.

hin gelegenen Seite ein Tüpfelhof ausgebildet, während auf der anderen Seite eine Verdickung der Membran entweder ganz unterbleibt oder wenigstens keine Vorwölbung über die dünne Schliesshaut des Tüpfelhofes stattfindet.

Die einseitigen Hostüpfel sind ferner nach RUSSEW (IX, 135) dadurch ausgezeichnet, dass die Tüpfelschliesshaut eine gleichmässige Dicke besitzt, eine Differenzierung in Torus und Margo an ihr somit unterbleibt (cf. Fig. 32). Ferner besitzt der Tüpfelhof bei ihnen meist einen viel weiteren Ausmündungskanal als bei den zweiseitigen Hoftüpfeln.

Schliesslich mögen an dieser Stelle noch die ganz eigenartigen Tüpfelbildungen Erwähnung finden, die von MILLARDET (I) an den subepidermalen Zellen der Samenschale von *Bertholletia excelsa* aufgefunden wurden. Bei diesen kann, wie aus Fig. 33 ersichtlich ist, von einem eigentlichen Lumen kaum die Rede sein, vielmehr befindet sich in den Zellen ein System von reich verzweigten Canälen, von denen wieder engere Canälchen ausgehen, die die ersten häufig spiraling umkreisen. Leider wurden diese Zellen bisher noch nicht entwicklungsgeschichtlich untersucht (cf. auch STRASBURGER I, 28).

4. Die Membranporen.

Poren, die eine unmittelbare Verbindung zwischen zwei Zellen darstellen, deren Canal also nicht durch ein Schliesshäutchen unterbrochen ist, wurden zuerst an den Siebröhren aufgefunden, deren Plasmakörper durch diese Poren zu einem zusammenhängenden Systeme vereinigt werden. Erst in neuerer Zeit

wurde der Nachweis geliefert, dass auch in zahlreichen anderen Geweben die Zellwände durchgehende Poren besitzen und es ist sogar nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen nicht unwahrscheinlich, dass die meisten lebenden Zellen einer Pflanze durch solche Perforationen mit einander in Verbindung stehen.

I. Bei den Siebröhren befinden sich nun die Poren namentlich auf den Querwänden und zwar sind diese, wenn sie genau transversal gestellt sind, stets in ihrer ganzen Ausdehnung siebartig durchbrochen, während bei den schiefgestellten Querwänden meist eine Anzahl von eng zusammenliegenden Poren auf scharf umgrenzten Membranpartien vereinigt ist, die man gewöhnlich als Siebplatten bezeichnet. Diese stehen auf der betreffenden Querwand meist in einer Reihe übereinander und sind durch stärker verdickte Membranpartien von einander getrennt. Ausserdem finden sich Siebporen aber auch häufig an denjenigen Längswänden, die zwei Siebröhren gegen einander abgrenzen. Sie sind bei diesen meist auch zu grösseren Complexen vereinigt, die man gewöhnlich als Siebfelder bezeichnet.

Die Siebporen gestatten nun übrigens nur so lange eine offene Communication, als die betreffenden Siebröhren noch functionsfähig sind, und es findet bei der späteren Obliteration derselben, die stets auch mit Aenderungen der Inhaltsbestandtheile verbunden ist (cf. FISCHER IV), ein Verschluss der Siebporen statt. Derselbe wird bewirkt durch eine ziemlich stark lichtbrechende Masse, die in manchen Reactionen mit den oben besprochenen schleimartigen Modificationen der Cellulose übereinstimmt und gewöhnlich als Callus bezeichnet wird, deren Zusammensetzung jedoch noch nicht sicher festgestellt werden konnte. Der Callus ist dadurch ausgezeichnet, dass er sich mit verdünnter Chlorzinkjodlösung, der etwas Jod und Jodkalium hinzugefügt ist, intensiv rothbraun färbt. Ferner kann man sich zum Nachweis desselben auch sehr gut des Corallins bedienen, das den Callus ebenso wie manche Pflanzenschleime schön hyacinthrot tingirt (JANCZEWSKY I). Endlich sollen nach Russow (V, 63) bei der Tinction mit Anilinblau und nachherigem Auswaschen mit Glycerin nur der Callus und die Zellkerne blau gefärbt erscheinen.

Nach den Untersuchungen von Russow (V und VI) sind nun sowohl bei den Angiospermen und Gymnospermen, als auch bei den Pteridophyten derartige Callusmassen ganz allgemein an den Siebplatten und Siebfeldern anzutreffen; und zwar treten dieselben schon vor der vollkommenen Ausbildung der Siebporen auf und überziehen mit ganz dünner Schicht auch die activen noch functionirenden Siebporen; erst mit dem Alter der Siebröhren nimmt der Callus immer mehr zu, und es bilden sich zu beiden Seiten der Siebplatten dicke Calluspolster, die von den immer enger werdenden Poren durchsetzt werden, schliesslich aber überhaupt keine Perforation mehr erkennen lassen. Solche Calluspolster sind namentlich in den perennirenden Gewächsen zur Zeit der Winterruhe ausnahmslos anzutreffen, während im Frühjahr in diesen wieder eine partielle Auflösung des Callus stattfindet. Eine gänzliche Auflösung des Callus tritt an den obliterirten Siebröhren ein, aber stets erst dann, wenn auch die Inhaltsbestandtheile der Siebröhren verschwunden sind.

Ueber den Ursprung des Callus lassen sich noch keine sicheren Angaben machen, doch sprechen manche Beobachtungen dafür, dass derselbe durch Metamorphose des Siebröhreninhaltes, speciell des in diesem enthaltenen Schleimes, entsteht (cf. FISCHER IV, 15). Die physiologische Bedeutung des Callus konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

II. Gehen wir nun zu den an anderen Gewebesystemen beobachteten Membranperforationen über, so verdient zunächst hervorgehoben zu werden, dass dieselben in keinem Falle solche Dimensionen zeigen, wie bei manchen Siebröhren, vielmehr erscheinen die betreffenden Membranen meist nur von äusserst feinen Plasmafäden durchsetzt, die selbst in den günstigsten Fällen meist nur mit Hilfe unserer besten derzeitigen Objective und nach sehr sorgfältiger Präparation (cf. GARDINER I, 53, RUSSOW IV, 565, und STRASBURGER VII, 616) mit vollkommener Deutlichkeit wahrgenommen werden können.

Die grösste Mächtigkeit scheinen die Poren noch bei den Endospermzellen zu erreichen, wo sie auch von TANGL (I und II) zuerst aufgefunden wurden und nach umfassenden Untersuchungen von GARDINER (I) eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung sind. Bei diesen sind nun diejenigen Membranen, die keine Tüpfel besitzen, in ihrer ganzen Ausdehnung von feinen Plasmafäden durchsetzt; dies ist z. B. der Fall bei den Endospermzellen der *Strychnos* spec. Nach L. M. MOORE (I, 596) sollen bei *Strychnos*, *Ignatia* die Plasmaverbindungen eine solche Mächtigkeit besitzen, dass sie bereits ohne weitere Präparation in Wasser sichtbar sein sollen. Bei den mit Tüpfeln versehenen Membranen sind die Perforationen dagegen meist auf die Schliesshäute derselben beschränkt und zwar verlaufen in diesen nur die in der Mitte derselben gelegenen Poren in gerader Richtung, während die am Rande befindlichen Poren sich meist mit der Mitte nach aussen krümmen. Die die Schliesshaut durchsetzenden Plasmafäden geben somit ein ähnliches Bild wie die achromatische Kernspindel; diese Aehnlichkeit wird noch dadurch erhöht, dass die Plasmafäden in ihrer Mitte häufig knötchenförmig verdickt erscheinen; es ist nun allerdings auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese Bilder zum Theil der mit der Präparation vorhandenen starken Quellung zuzuschreiben sind.

Aehnliche, aber relativ mächtige Perforationen hat sodann GOROSCHANKIN (I) bei den *Gymnospermen* zwischen den Corpusculis und den umgebenden Endospermzellen beobachtet.

Von Russow (III und IV) wurde ferner nachgewiesen, dass auch zwischen den Zellen des Rindenparenchyms und der Rindenmarkstrahlen eine offene Communication besteht, die durch Perforation der Schliesshäute der grossen rundlichen Tüpfel bewerkstelligt wird. Die diese durchsetzenden Plasmafäden zeigen im allgemeinen dieselbe spindelförmige Anordnung wie bei den Endospermzellen (cf. Fig. 34). Auf der andern Seite stehen nun nach FISCHER (IV, 33) die Siebröhren mit den Geleitzellen durch zarte Plasmafäden in Verbindung, während zwischen dem System der Siebröhren und den Rindenparenchymzellen nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Russow und FISCHER keine offene Communication besteht.

Ausserdem hat GARDINER (I, 60) auch in den Parenchymzellen verschiedener reizbarer Organe Plasmaverbindungen nachgewiesen, die allerdings meist von sehr grosser Zartheit sind.

Nach den Untersuchungen von TERLETSKI (I) sollen ferner bei verschiedenen Farnen die Parenchymzellen unter sich in Verbindung stehen.

Unter den niederen Gewächsen sind neuerdings namentlich die *Florideen* und *Fucaceen* in dieser Hinsicht untersucht und zwar sollen bei den *Fucaceen* nach HICK (I) die Plasmaverbindungen eine viel grössere Mächtigkeit erreichen als bei



Fig. 34.

Rhamnus frangula. Stück einer Längswand aus dem Rindenparenchym, mit Schwefelsäure und Anilinblau behandelt (SEIBERT, 20 II).

den Phanerogamen und es sollen bei diesen sowohl im Rindengewebe als in dem centralen Gewebe bald die Mitte der Querwände von einem dicken Plasmastrange durchsetzt sein, bald von einer grossen spaltförmigen Oeffnung, bald von einer Anzahl kleiner Oeffnungen siebartig durchbohrt sein. Aehnlich verhalten sich auch die Florideen, bei denen Plasmaverbindungen ebenfalls sehr häufig anzutreffen sind und eine sehr verschiedenartige Gestaltung zeigen (cf. SCHMITZ XI, 218 und L. M. MOORE I, 602).

An den Membranen der Pilze sind Perforationen bislang noch nicht mit Sicherheit konstatirt worden; doch scheint in dieser Hinsicht beachtenswerth, dass nach den Angaben von STRASBURGER (VII, 325) an den Querwänden der Basidiomyceten und Ascomyceten ganz allgemein Tüpfel vorkommen, die die Mitte der betreffenden Zellen einnehmen und von einer Masse überzogen sind, die mit dem Callus der Siebröhren übereinstimmen und meist knopfförmig in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen soll.

Die Entstehung der Membranperforationen wurde zuerst von RUSSOW (IV, 572) näher verfolgt. Da derselbe schon an den Primordialtüpfeln der Radiärwände der Cambiumzellen Perforationen der Schliesshäute sicher nachweisen konnte und ferner auch schon an den Zellen des Vegetationskegels einen Zusammenhang der Plasmakörper benachbarter Zellen beobachtete, nimmt er an, dass die porösen Membranen gleich bei ihrer Entstehung die betreffenden Perforationen besitzen; er weist ferner auch darauf hin, dass möglicherweise zwischen den Plasmaverbindungen und den aus der achromatischen Kernspindel hervorgegangenen Verbindungsfäden ein Zusammenhang bestehen möchte. Demgegenüber hat nun A. FISCHER (IV, 38) nachgewiesen, dass die Querwände der Siebröhren vor der Ausbildung der Siebporen vollkommen geschlossen sind und dass sich keine Spur von plasmatischen Verbindungsfäden in ihnen nachweisen lässt. Ebenso gelang auch die Beobachtung der feinen Plasmafäden zwischen den Siebröhren und den Geleitzellen erst nach der vollständigen Ausbildung der Ersteren. Es muss also in diesen Fällen die Membranperforation erst einer nachträglichen Resorption ihre Entstehung verdanken.

Was nun schliesslich die Function der Plasmaverbindungen anlangt, so ist es wohl wahrscheinlich, dass dieselben außer bei den Siebröhren, wo sie allein bedeutendere Dimensionen annehmen, einen ausgiebigen Stoffaustausch zu vermitteln im Stande sind. Ob sie nun aber zur Uebertragung von Reizen oder zur Fortleitung von Fermenten dienen oder als Träger der erblichen Eigenschaften anzusehen sind, wie dies von verschiedenen Autoren angenommen wird, oder noch eine andere Function besitzen, lässt sich zur Zeit nicht mit genügender Sicherheit entscheiden.

Kapitel 17.

Die feinere Structur der Zellmembran.

Da ich vorziehe die über die Molecularstructur der Zellmembran aufgestellten Hypothesen erst im folgenden Abschnitte zu besprechen, soll in diesem Kapitel die feinere Structur der Zellmembran nur, soweit sie unter dem Mikroskop direct sichtbar ist oder durch geeignete Reagentien sichtbar gemacht werden kann, ihre Behandlung finden, und zwar werde ich beginnen mit der Schichtung der Zellmembran, daran wird sich dann die Besprechung der Streifung derselben knüpfen und schliesslich werde ich noch auf die von WIESNER neuerdings ausge-

sprochenen Ansichten über den Aufbau der Zellmembran aus Plasma und Dermatosomen kurz eingehen.

1. Schichtung. Die meisten Zellmembranen zeigen, wenn sie eine etwas grössere Dicke erreicht haben, eine mit mehr oder weniger grosser Schärfe hervortretende Schichtung, die wie bei den Stärkekörnern darauf beruht, dass die betreffenden Membranen aus Schichten von abwechselnd stärkerer und schwächerer Lichtbrechung bestehen. Diese Schichten zeigen im Allgemeinen einen der Oberfläche der Zellen parallelen Verlauf und erscheinen in Folge dessen bei regelmässig gebauten Zellen auf dem Querschnitt derselben als concentrische Kreise, auf dem Längsschnitt aber bei genauer Einstellung auf die Profilansicht der Membran als schmale Streifen, die der Achse der betreffenden Zelle parallel laufen. Die excentrisch verdickten Zellmembranen verhalten sich dagegen ähnlich wie die excentrischen Stärkekörner und können sowohl bezüglich der Dicke als auch der Anzahl der Schichten in den verschiedenen Theilen grosse Verschiedenheiten zeigen.

Es wurde nun namentlich von HOFMEISTER (I, 189) der Nachweis geliefert, dass die Deutlichkeit der Schichtung in hohem Grade von dem Wassergehalt der betreffenden Membranen abhängig ist, dass die Schichtung, wenn dieselben in Alkohol gelegt werden oder austrocknen, entweder ganz verschwindet, oder wenigstens bedeutend undeutlicher wird. Es kann somit als sichergestellt gelten, dass die Schichtung ebenso wie bei den Stärkekörnern zum grössten Theil auf ungleicher Quellungs-fähigkeit der verschiedenen Schichten beruht; hierfür spricht ferner auch die Thatsache, dass bei starker Quellung in Säuren und Alkalien in vielen Fällen die Deutlichkeit und Anzahl der Schichten ganz bedeutend zunimmt.

Auf der anderen Seite dürften jedoch in manchen Fällen auch andere Differenzen, vielleicht chemischer Natur, bei der Schichtung mitwirken, wenigstens konnte ich bei den schön geschichteten Steinzellen aus dem Mark von *Podocarpus latifolius* auch durch vollkommene Austrocknung die Schichtung nicht vollkommen zum Verschwinden bringen.

Auf die abweichenden Ansichten STRASBURGER's über das Wesen der Schichtung, die schon bei der Besprechung der Schichtung der Stärkekörner erwähnt wurden, verzichte ich an dieser Stelle noch einmal näher einzugehen. Erwähnen will ich nur, dass man sich z. B. an den Steinzellen von *Hoya carnosa* mit voller Sicherheit davon überzeugen kann, dass bei der starken Quellung in Schwefelsäure sowohl die dichteren als auch die weniger dichten Schichten an Dicke bedeutend zunehmen.

2. Streifung. Die Streifung der Zellmembran wird dadurch hervorgebracht, dass in ein und derselben Membranschicht heller und dunkler erscheinende Streifen mit einander abwechseln, die natürlich auf der Flächenansicht der betreffenden Membran am deutlichsten hervortreten.

Diese Streifen zeigen nun in den verschiedenen Zellen eine sehr verschiedene Orientirung. So verlaufen dieselben zunächst in manchen Fällen, namentlich bei einer Anzahl von Algen (*Cladophora fracta*, *Chaetomorpha crassa* u. a.), theils der Längsachse parallel, theils in transversaler Richtung. Bei den mechanischen Zellen zeigt die Streifung dagegen meist einen spiraligen Verlauf und bildet je nach der Pflanzenart sehr verschieden grosse Neigungswinkel mit der Längsachse. Endlich wurde von NAEGELI (VII, 124) bei den Tracheiden des Herbstholzes von *Abies excelsa* auch zuweilen eine schiefe Ringstreifung beobachtet.

Für eine Anzahl von Bastzellen gab NAEGELI an, dass in denselben längere Stücke mit spiriger Streifung mit kürzeren ringförmig gestreiften Partien abwechseln sollten; es wurde je-

doch durch von HÖHNER (V) der Nachweis geliefert, dass diese scheinbare Ringstreifung durch Knickungen oder Verschiebungen hervorgerufen wird, die durch die Druckkräfte der umliegenden Zellen bewirkt werden. Gewöhnlich tritt allerdings in Folge dieser Druckkräfte nur eine Wellung der Oberfläche an den angrenzenden Bastzellen auf, wie dies schon früher von WIESNER (IV) beobachtet wurde; bei den hier in Frage kommenden Zellen sollen diese Verschiebungen aber nach den Untersuchungen von HÖHNER's meist auch feine Querspalten in den Membranen derselben hervorrufen, durch die das abweichende Verhalten der betreffenden Zellen gegenüber verschiedenen Reagentien und Farbstoffen erklärlieb wird.

Besonders beachtenswerth ist es nun aber, dass sehr häufig sogar in ein und derselben Membran verschiedene Streifensysteme vorkommen; so findet man meist gleichzeitig longitudinale und transversale Streifung; ferner sind bei den spiralf gezeichneten Membranen häufig zwei in entgegengesetzter Richtung und unter verschiedenem Neigungswinkel gegen die Längsachse verlaufende Streifensysteme vorhanden. Während nun aber NAEGELI annahm, dass auch in ein und derselben Schicht eine Kreuzung verschiedener Streifensysteme stattfinden sollte, kommt nach den neueren Untersuchungen von DIPPFL (II) STRASBURGER (I) u. a. eine solche Kreuzung innerhalb ein und derselben Schicht niemals vor, die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Streifensysteme sollen vielmehr stets auch verschiedenen Membranschichten angehören. In der That konnte ich mich ebenfalls mit Hilfe des ausgezeichneten ZEISS'schen apochromatischen Systemes (Ap. 1,3, Brennw. 2,0) mit Sicherheit davon überzeugen, dass in den Bastzellen von *Vinca major* von den beiden Streifensystemen das eine, das eine linksschiefe Spirale bildet, den äusseren Schichten angehört, während das andre (rechtsschiefe) auf die inneren Schichten beschränkt ist.

Beztiglich der der Streifung zu Grunde liegenden Structur wurde nun von NAEGELI die Ansicht vertheidigt, dass die Streifung ebenso wie die Schichtung auf einer Differenzierung in Streifen ungleicher Quellfähigkeit beruhen möchte. Demgegenüber hat jedoch neuerdings DIPPEL (II) namentlich am Coniferenholz eine Reihe von Beobachtungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass bei diesen die Streifung durch eine feine spiralfige Verdickung hervorgebracht wird, indem die helleren Streifen den verdickten Stellen, die dunkleren den Zwischenräumen der Zellhülle entsprechen. DIPPEL schliesst dies namentlich daraus, dass durch Wasser entziehende Mittel wie auch durch Austrocknenlassen die Streifung nicht zum Verschwinden gebracht werden kann, vielmehr häufig an Deutlichkeit noch zunimmt, dass sie umgekehrt an feuchten Objecten auch dann verschwindet, wenn dieselben in Cassiaöl oder eine andre Flüssigkeit, die nahezu denselben Brechungsindex, wie die Cellulosemembran besitzt, eingebettet werden, während sich die auf ungleicher Quellfähigkeit beruhende Schichtung in beiden Fällen gerade entgegengesetzt verhält. Endlich sollen auch nach DIPPEL die dunklen Streifen bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien keine Zunahme in der Breite erleiden.

Ob nun aber die Streifung in vielen oder gar in allen Fällen auf gleichen Umständen beruht, muss erst noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

3. Was nun schliesslich die neuerdings von WIESNER (III) ausgesprochenen Ansichten über die feinere Structur der Zellmembran anlangt, so scheint mir namentlich beachtenswerth, dass nach WIESNER alle Zellmembranen mit Ausnahme der der Pilze, bei verschiedenartiger Behandlungsweise in kleine ründliche Körper zerfallen sollen, die mit Micrococci die grösste Aehnlichkeit haben sollen und

von WIESNER als Dermatosomen bezeichnet werden. Der genannte Autor nimmt ferner an, dass diese Dermatosomen in allen Membranen zunächst durch feine Plasmafäden zusammengehalten werden sollen, ohne jedoch irgend welche Beweise für diese Annahme zu erbringen; vielmehr giebt er l. c. p. 35 selbst an, dass bei der Leinenfaser die zwischen den Dermatosomen befindliche gelatinöse Masse sich mit Chlorzinkjod lebhaft violett färbe, während diese selbst viel weniger deutlich gefärbt wurden. Weitere Untersuchungen werden auch erst darüber zu entscheiden haben, ob den Dermatosomen WIESNER's wirklich eine höhere Bedeutung beim Aufbau der Cellulosemembran zukommt oder ob ihre Isolirung nicht einfach dadurch hervorgebracht wird, dass sie als die dichtesten Partien der Membran den angewandten Reagentien am längsten Widerstand leisten. Immerhin scheint es mir aber sehr wahrscheinlich, dass eine umfassendere Anwendung der WIESNER'schen Untersuchungsmethoden auf die feinere Structur der Zellmembran einiges Licht zu werfen im Stande sein wird.

Kapitel 18.

Entstehung und Wachsthum der Zellmembran.

1. Membranbildung.

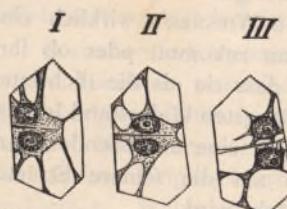
Wie bereits pag. 533 erwähnt wurde, entsteht die bei der Zelltheilung auftretende Scheidewand, wenn jene mit Kerntheilungen Hand in Hand geht, in der Aequatorialebene der karyokinetischen Kernfigur. Wir sahen auch bereits a. a. O., dass nach Vollendung der Karyokinese zwischen den beiden Tochterkernen noch fädige Differenzirungen bestehen, die man gewöhnlich als Verbindungsfäden bezeichnet und von denen man bis vor kurzem fast allgemein annahm, dass sie zum Theil durch die erhalten gebliebenen achromatischen Spindelfasern gebildet würden, außerdem aber noch durch Differenzirung aus dem Cytoplasma vermehrt würden. Ich will jedoch bemerken, dass nach neueren Untersuchungen von BERTHOLD (IV, 207) zwischen den Verbindungsfäden und den Spindelfasern keine genetische Beziehung bestehen soll, die ersteren vielmehr stets erst nach Vollendung der Karyokinese aus dem Cytoplasma hervorgehen sollen.

Vor der Bildung der neuen Scheidewand treten nun in der Mitte der Verbindungsfäden stets knötchenartige Verdickungen auf, die die sogenannte Zellplatte bilden und genau an der Stelle sich befinden, an der später die Cellulosemembran entsteht. Die Elemente dieser Zellplatte, die in stofflicher Beziehung mit den sogenannten Mikrosomen übereinstimmen sollen und aus Eiweißstoffen zu bestehen scheinen, bleiben jedoch stets von einander getrennt, es scheint aber durch Verschmelzung des dieselben umgebenden Cytoplasmas zunächst eine zusammenhängende Plasmaplatte zu entstehen, aus der dann erst die Cellulosemembran hervorgeht. Letztere soll sich nach STRASBURGER (I, 174) auf Kosten der Kernplatte bilden; ob aber eine directe Umwandlung der Mikrosomen der Kernplatte in die sogenannten Dermatosomen der Zellmembran stattfindet, wie dies neuerdings von WIESNER (III) angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Wenn nun die Verbindungsfäden sich am Aequator nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Membran der Mutterzelle ausbreitet haben, so kann die Bildung der neuen Zellmembran offenbar simultan, also in allen

Theilung gleichzeitig erfolgen, und es scheint dies in der That eine in den vegetativen Geweben der höheren Gewächse sehr verbreitete Art der Membranbildung zu sein.

In anderen Fällen wurde aber von TREUB (III) beobachtet, dass die in Theilung begriffenen Kerne sich der einen Seite der Mutterzelle nähern und dass dann auch zunächst nur auf dieser Seite die Verbindungsfäden sich der Mutterzelle anlegen. Ganz dem entsprechend beginnt dann auch die Bildung der Zellmem-



(B. 571.) Fig. 35.
Zelle aus der peripherischen Schicht
der Samenkapsel von *Epipactis pa-*
lustris während der Theilung. Nach
TREUB (365).

17 Minuten liegen.

In ähnlicher Weise spielt sich auch die Membranbildung bei den *Spirogyren* ab, doch breiten sich hier die Verbindungsäden nach Vollendung der Kerntheilung nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Seitenwand der Mutterzelle aus und erzeugen an dieser zunächst eine ringförmige Verdickung, die unter entsprechender Bewegung der Verbindungsäden immer mehr nach innen fortschreitet und schliesslich zur vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen führt.

Fanden nun in diesem Falle die Wanderungen der Verbindungsäden bereits nach der vollständigen Vollendung der Kerntheilung und ganz unabhängig von dieser statt, so tritt bei der Bildung der Pollenkörner sicher häufig eine nachträgliche Neubildung ganzer Systeme von Verbindungsäden im Cytoplasma ein. So beobachtete GUIGNARD (VI), dass nach der ersten Kerntheilung der Pollenmutterzellen der *Orchideen* eine Membranbildung ganz unterbleibt, dass aber zwischen den nach abermaliger Zweittheilung gebildeten vier Kernen dann Verbindungsäden im Cytoplasma auftreten, in deren Mitte schliesslich die Membran der Pollenzellen entsteht.

Eine noch grössere Unabhängigkeit von dem Zellkerne zeigen sodann nach den Untersuchungen von STRASBURGER (VI, 158) die bei der Sporenbildung von *Anthoceros* auftretenden Verbindungsäden. Bei diesen soll nämlich der Kerntheilung eine wiederholte Zweittheilung des Chromatophors und eine entsprechende Sonderung des Plasmakörpers vorausgehen und sollen nach der Kerntheilung die Verbindungsäden ganz unabhängig von der winzigen Kernspindel zwischen den vier thetaëisch angeordneten Plasmapartien auftreten.

Die Membranbildung bei *Anthoceros* bildet den Uebergang zu denjenigen Fällen, wo Membranbildung und Kerntheilung überhaupt ganz unabhängig von einander verlaufen, wie bei der Theilung der mehrkernigen Zellen und der Membranbildung der Primordialzellen. Was zunächst die ersteren anlangt, so will ich nur die Zelltheilung von *Cladophora* erwähnen, die ähnlich wie bei *Spirogyra* mit der Bildung einer ringförmigen Leiste beginnt, die dann durch centripetales Wachsthum zur Scheibe vervollständigt wird. In diesem Falle unterbleibt aber

die Bildung von Verbindungsäden gänzlich und es geht der Membranbildung nur eine Einschnürung der Chromatophoreschicht und eine Ansammlung von farblosem Plasma und Zellsaft, an der Stelle, wo später die Scheidewand auftritt, voraus; außerdem wurde von STRASBURGER (VI, 208) eine Strömung von plasmatischen Mikrosomen nach den Bildungsstätten der Membran hin beobachtet.

Ebenso lässt sich nun auch bei den sich mit einer Membran umhüllenden Primordialzellen, wie z. B. bei den zur Ruhe gekommenen Schwärmsporen keine morphologische Beziehung zwischen der Membranbildung und dem Zellkerne nachweisen. Immerhin lassen es aber die bereits pag. 522 erwähnten KLEBS'schen Beobachtungen nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass auch in diesen Fällen dem Kern eine gewisse Bedeutung bei der Membranbildung zukommt.

2. Das Wachsthum der Zellmembran.

Ueber die Wachstumsweise der Zellmembran ist es zur Zeit noch nicht möglich, ein entscheidendes Urtheil zu fällen und zwar begegnen wir hier, wie bei der Besprechung der Wachstumsweise der Stärkekörper, namentlich zwei verschiedenen Theorien, der Intussusceptionstheorie und der Appositionstheorie, die beide auch in der letzten Zeit noch von verschiedenen Autoren verteidigt und bekämpft wurden.

Was nun zunächst die erstere, die Intussusceptionstheorie, anlangt, so liegen theoretische Bedenken gegen dieselbe nicht vor, denn es ist ja *a priori* sehr wohl denkbar, dass sowohl das Dickenwachsthum als auch das Flächenwachsthum der Membran durch Einlagerung neuer Cellulosemoleküle oder durch das Wachsthum der bereits vorhandenen Membranmicellen bewirkt wird. Es kann dieser Process um so weniger auftreten, als ja auch weitgehende chemische Umlagerungen, wie z. B. die Verkorkung und Verschleimung der Zellmembran, sicher in vielen Fällen ohne unmittelbare Berühring mit dem Plasmakörper erfolgen.

Ebenso ist nun aber auf der anderen Seite das Dickenwachsthum der Zellmembran auch nach der Appositionstheorie vollkommen verständlich. Wenn man namentlich bedenkt, dass die in die Dicke wachsende Membran in den meisten Fällen jedenfalls einen hohen hydrostatischen Druck zu überwinden hat, dürfte die Appositionstheorie in dieser Hinsicht vielleicht *a priori* für wahrscheinlicher gehalten werden. Es bleibt jedoch zu berücksichtigen, dass ein Druck von 10—15 Atmosphären auf die meisten molecularen Processe, zu denen das Intussusceptionswachsthum im Sinne NAEGELI's unzweifelhaft gehört, meist keinen erheblichen Einfluss auszuüben vermag.

Anders verhält es sich nun aber mit dem Flächenwachsthum der Membran, dies kann offenbar, da wir es bei der Membran ja stets mit geschlossenen Figuren zu thun haben, durch einfaches Appositionswachsthum niemals bewirkt werden. Um nun aber auch dieses ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum erklären zu können, haben namentlich SCHMITZ (IV) und STRASBURGER (I) die Ansicht vertreten, dass das Flächenwachsthum der Membran lediglich eine Folge der durch den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes auf dieselbe ausgeübten Dehnung sei, dass dasselbe also in gleicher Weise zu Stande komme, wie die Längenzunahme eines beliebigen Körpers, der über seine Elasticitätsgrenze hinaus gespannt ist. Das Flächenwachsthum würde somit einen sehr einfachen mechanischen Process darstellen, der von den übrigen Zellbestandtheilen ganz unabhängig sein und sich auch ohne Mitwirkung des Plasmakörpers in ganz gleicher Weise abspielen müsste. Dem letzteren wird von STRASBURGER nur in sofern eine Be-

deutung für das Flächenwachsthum eingeräumt, als er die Dehnbarkeit bestimmter Membranpartien erhöhen soll, die dann auch in Folge dessen ein stärkeres Wachsthum zeigen.

Es scheint mir nun aber schon aus rein mechanischen Gründen bedenklich, eine so hohe Dehnbarkeit der Zellmembran anzunehmen, wie sie die Identificirung von Flächenwachsthum und passiver Dehnung nothwendig macht. Die Membranen müssten doch sicher in vielen Fällen um das vielfache ihrer ursprünglichen Länge ausgedehnt werden, eine solche Dehnung ist aber selbst bei den weniger festen Membranen, wie z. B. bei denen der Collenchymzellen, unmöglich.

Dass auch durch eine andauernde Dehnung über die Elasticitätsgrenze hinaus eine solche Ausdehnung nicht bewirkt werden kann, geht aus Versuchen von AMBRONN (II, 54) hervor; bei diesen wurden Collenchymstreifen 2—3 Tage lang einer die Elasticitätsgrenze bedeutend überschreitenden Belastung ausgesetzt, und es zeigte sich, dass trotzdem die bleibende Verlängerung der betreffenden Streifen nicht grösser war, als nach einstündiger Belastung.

Es scheint mir somit erwiesen, dass das Flächenwachsthum der Membran durch einfache Dehnung nicht erklärt werden kann; es soll damit aber keineswegs die Bedeutung der Spannung für das Flächenwachsthum ganz in Abrede gestellt werden; vielmehr werden wir später noch sehen, dass die Grösse des Turgors jedenfalls einen wichtigen Factor bei dem Wachsthum der Zellen bildet.

Gehen wir nun zu den zu Gunsten einer jeden der beiden Theorien angeführten Beobachtungen über, so scheint es am zweckmässigsten ebenfalls das Dickenwachsthum und das Flächenwachsthum der Zellmembran gesondert zu besprechen.

I. Beziiglich des Dickenwachsthums der Zellmembran kann es nun zur Zeit als sehr wahrscheinlich gelten, dass jedenfalls in manchen Fällen eine Apposition neuer Lamellen auf die alte Zellmembran stattfindet. Es dürfte dies namentlich dann der Fall sein, wenn nach längeren Ruhepausen plötzlich wieder von Neuem ein Dickenwachsthum der Membran eintritt. Ein Beispiel hierfür bieten die Bastzellen von *Taxus baccata*, die zunächst stets dünnwandig sind, nach längerer Zeit aber zum Theil fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt werden. Bei diesen Zellen lassen die bereits vor dem Beginn der Verdickung der Innenseite der Membran aufgelagerten Krystalle von Calciumoxalat, die später von den Verdickungsschichten überzogen werden, keinen Zweifel darüber, dass die spätere Verdickung mit der Apposition einer neuen Lamelle beginnt; außerdem zeigen übrigens die nachträglichen Verdickungsschichten nach STRASBURGER (VI, 34) auch ein abweichendes chemisches Verhalten.

Eine Apposition neuer Schichten findet ferner ebenfalls bei der nachträglichen Theilung der Epidermiszellen von *Viscum album* statt. Hier spricht der schon von MOHL (IV) geschilderte Schichtenverlauf für ein solches Wachsthum.

Sodann ist es nach Untersuchungen von SCHMITZ (IV, 8), die später von STRASBURGER (I, 189) bestätigt wurden, sehr wahrscheinlich, dass auch am Stammescheitel von *Bornetia secundiflora* mit dem Flächenwachsthum der Membran die Apposition neuer kappensförmiger Schichten Hand in Hand geht; immerhin kann aber der von STRASBURGER (I, Tf. IV, Fig. 55) abgebildete Schichtenverlauf nicht als zwingender Beweis gegen die Intusceptionstheorie gelten, da die Möglichkeit, dass derselbe durch innere Differenzirung entstanden sei, keineswegs ausgeschlossen erscheint.

Dahingegen scheinen mir die Beobachtungen, die BERTHOLD (IV, 275) an den Membranen von *Conferva amoena* und einigen *Florideen* gemacht hat, unzweifelhaft dafür zu sprechen, dass bei diesen bei der Zelltheilung die Apposition einer neuen Membranschicht stattfindet, ob aber das weitere Dickenwachsthum dieser Schicht durch Apposition oder Intussusception erfolgt, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Besonders beachtenswerth für unsere Frage scheinen mir nun aber endlich die Beobachtungen, die neuerdings von KLEBS (IV, 371) bei einigen Fadenalgen gemacht wurden und ebenfalls für ein Appositionswachsthum bei diesen sprechen. KLEBS beobachtete nämlich, dass bei verschiedenen *Zygnema spec.* bei Cultur derselben in verschiedenen Eisenverbindungen und einigen anderen Salzen zwischen Plasmakörper und Membran dunkelgefärbte körnige Massen ausgeschieden werden, während die Zellen im Uebrigen normal weiter wachsen; es zeigte sich nun, dass diese Körnchen nach einiger Zeit ganz von Membransubstanz eingehüllt waren und sogar in einigen Fällen ganz nach aussen abgestossen wurden.

Demgegenüber fehlt es nun aber auch nicht an Beobachtungen, die wenigstens für manche Fälle ein Intussusceptions-Dickenwachsthum der Membran wahrscheinlich machen.

Vor Allen scheint mir in dieser Beziehung beachtenswerth, dass das pag. 626 erwähnte Innenhäutchen, das sich von der übrigen Membransubstanz durch chemisches und meist auch durch physikalisches Verhalten unterscheidet, in vielen Fällen schon bevor die betreffenden Membranen ihr Dickenwachsthum vollendet haben, an diesen deutlich nachweisbar ist. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird auch von STRASBURGER (I, 19) zugegeben, derselbe nimmt jedoch an, dass das Innenhäutchen, das er als Grenzhäutchen bezeichnet, in allen Fällen die jüngste Lamelle der wachsenden Membran darstellt und dass dasselbe erst, nachdem neue Schichten auf dessen Innenseite apponirt sind, andere chemische und physikalische Eigenschaften erhält. Diese Annahme scheint mir jedoch nur äusserst geringe Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da sich, wie wir bereits pag. 626 sahen, das Innenhäutchen vielfach durch chemische Mittel als zusammenhängendes Häutchen isoliren lässt und namentlich auch der a. a. O. besprochene Verlauf der optischen Achsen an den Porenkanälen ganz mit dem Vorhandensein eines solchen Häutchens im Einklang steht.

Sodann hat neuerdings WILLE (II, 8) gezeigt, dass das Wachsthum der Membran der Pollenmutterzellen von *Paeonia officinalis* ohne Annahme von Intussusceptionswachsthum nicht erklärt werden kann, es findet hier nämlich eine ganz beträchtliche Dickenzunahme der äusseren weicheren Schichten statt, obwohl dieselben gleichzeitig auch noch in die Fläche wachsen.

Ferner weist WILLE darauf hin, dass die sogenannten Zwischenkörper an den Pollenkörnern von *Oenothera biennis* sowohl an Höhe als an Breite zunehmen, obwohl sie mit dem Plasmakörper nicht direct in Verbindung stehen. Dieser Fall scheint mir allerdings deshalb nicht völlig beweiskräftig, weil die Zwischenkörper gleichzeitig mit ihrer Grössenzunahme an Dichtigkeit immer mehr verlieren, so dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass das Wachsthum derselben nur ein scheinbares ist und die Volumzunahme lediglich durch erhöhte Wasseraufnahme bewirkt wird.

Als einen dritten Beweis gegen die Appositionstheorie führt WILLE sodann die weitere Beobachtung an, dass bei den Pollenkörnern von *Armeria vulgaris*

die centrifugalen Wandverdickungen, die hier aus Reihen dichtgestellter kurzer Stäbchen bestehen, bereits eine bedeutende Grösse erreicht haben sollen, bevor die Membran der Pollenmutterzellen aufgelöst ist, so dass also das Plasma der Tapetenzellen hier jedenfalls nicht an der Bildung der stäbchenförmigen Verdickungen betheiligt sein kann, wie STRASBURGER (I) für andere Fälle annimmt.

Es scheint mir jedoch in dieser Beziehung die neuerdings von BERTHOLD (IV, 322) beschriebene Bildung der Pollenkörner von *Althaea rosea* beachtenswerth; bei dieser soll nämlich während der Contraction des Plasmakörpers des Pollenkernes an der Membran der Specialmutterzellen ein feiner plasmatischer Wandbeleg zurückbleiben, der mit dem Plasma des Pollenkernes durch feine Plasmasäden in Verbindung steht. Nachdem nun das Pollenkorn sich mit einer Membran umgeben, sollen dann in diesen Plasmasäden die stachelförmigen Verdickungen der Pollenhaut entstehen. Es folgt hieraus nun natürlich noch nicht, dass sich *Armeria vulgaris* ebenso verhalten müsste, immerhin dürfte doch eine sorgfältige Nachuntersuchung in dieser Hinsicht erwünscht erscheinen.

Ausserdem hat nun neuerdings auch LEITGEB (IV, 74, Anm.) aus seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Sporenhäute der Lebermoose geschlossen, dass hier in mehreren Fällen jedenfalls Intussusceptionswachsthum stattfinden muss. Ob ferner die centrifugalen Wandverdickungen mancher Algen- und Pilzsporen, die wie die Zygosporen der *Mucorineen* nicht im Innern einer Zelle entstehen und bei denen also die Mitwirkung des Periplasmas gänzlich ausgeschlossen ist, sich ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum werden erklären lassen, muss erst noch durch eingehendere speciell diese Frage ins Auge fassende Untersuchungen entschieden werden. Dasselbe gilt endlich von den zum Theil sehr complicirten Membranskulpturen der *Demidiaceen*, deren Entstehung nach WILLE (II, 21) durch die Appositionstheorie nicht soll erklärt werden können.

Es kann somit wohl schon jetzt als sehr wahrscheinlich gelten, dass das Dickenwachsthum der Cellulosemembran theils durch Appositions-, theils durch Intussusceptionswachsthum bewirkt wird; es muss aber weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben über die Verbreitung dieser beiden Wachstumsweisen ein Urtheil zu fällen.

Bevor ich nun zum Flächenwachsthum der Membran übergehe, will ich noch kurz auf die Vorgänge eingehen, welche sich während der Bildung der leistenförmigen Verdickungen im Cytoplasma abspielen sollen. In dieser Beziehung wurde zuerst von CRÜGER (III) beobachtet, dass in den Zellen der Luftwurzelhülle der *Orchideen* und in den in Gefässe sich verwandelnden Zellen während der Zeit, wo die Bildung der leistenförmigen Verdickungen begonnen hat, in dem der Wand anliegenden Cytoplasma eine Anordnung der Mikrosomen besteht, die den Verdickungsleisten vollkommen entspricht; das Cytoplasma sammt den Mikrosomen soll ferner um so mehr an Masse abnehmen, je mehr die Verdickung der Membran fortschreitet; endlich soll nach CRÜGER der cytoplasmatische Wandbeleg während der partiellen Membranverdickungen Strömungen zeigen, die den leistenförmigen Verdickungen parallel laufen.

Ganz analoge Beobachtungen machte sodann DIPPET (IV), und zwar lieferten ihm namentlich die in der Entwicklung begriffenen Spiralzellen der Kapselwand und die Elateren verschiedener Lebermoose günstiges Beobachtungsmaterial. SCHMITZ constatirte ferner ein ähnliches Verhalten auch bei den Zellen der Samenschale von *Torrenia Fournieri*.

Neuerdings wurde aber von STRASBURGER (I, 78) darauf aufmerksam gemacht, dass bei den in Entwicklung begriffenen Gefässwandungen die Mikrosomenstreifen nicht den Verdickungen, sondern den unverdickt bleibenden Wandpartien ent-

sprechen. Der genannte Autor konnte später dieselbe Vertheilung der Mikrosomen auch bei der Entwicklung der schraubenförmigen Verdickungen an den Elateren von *Trichia fallax* beobachten (cf. STRASBURGER XI, 308). Diese Untersuchungsergebnisse lassen natürlich eine sehr verschiedene Deutung zu, immerhin scheinen sie mir aber nicht dafür zu sprechen, dass eine directe Verwandlung der Mikrosomen in die Substanz der Zellmembran stattfindet.

II. Gehen wir nun zu dem Flächenwachsthum der Membran über, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass in der That, wie wir im zweiten Abschnitte noch näher sehen werden, in den wachsenden Zellen durch osmotische Druckkräfte fast oder ganz ausnahmslos eine Dehnung der Membran bewirkt wird. Hieraus folgt nun aber natürlich noch nicht, dass das Wachsthum einfach als directe Folge dieser Dehnung anzusehen ist, vielmehr muss es mit Rücksicht auf die obigen Deductionen *a priori* viel wahrscheinlicher erscheinen, dass die Dehnung nur das Intussusceptionswachsthum der Zellmembran erleichtert, eine Anschauungsweise, die schon von NAEGLI ausgesprochen war, neuerdings aber namentlich von SACHS und H. de VRIES vertheidigt wurde.

Ein Zersprengen der äussersten Schichten durch Dehnung, das neuerdings von KLEBS (IV, 375) an einigen Algen beobachtet wurde, kann dieser Auffassung natürlich nicht widersprechen, da man ja nach der Intussusceptionstheorie zur Erklärung desselben bloss die Annahme zu machen braucht, dass diesen Schichten die Fähigkeit der weiteren Intussusception verloren gegangen ist.

Localisiertes Flächenwachsthum, wie es z. B. bei der Sprossung der Hefezellen und bei der Bildung der sternförmigen Zellen des Markes von *Juncus spec.* beobachtet wird, kann ferner nach beiden Theorien eine befriedigende Erklärung finden; nach der Appositionstheorie ist es ja nur nothwendig eine localisierte Erhöhung der Dehnbarkeit in den betreffenden Membranpartien anzunehmen.

Dahingegen wäre nun natürlich die Appositionstheorie aufzugeben, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass ein Flächenwachsthum der Membran auch ohne Dehnung stattfinden kann.

In dieser Beziehung verdienen nun zunächst die Pollenschläuche Beachtung, wenn dieselben wenigstens, wie dies von STRASBURGER (IV, 194) angegeben wird, auch in solchen Fällen ein intensives Wachsthum an ihrem vorderen Ende zeigen, in denen die älteren Theile, speciell das Pollenkorn selbst bereits collabirt sind. Nach STRASBURGER soll nun trotzdem auch bei den Pollenkörnern das Flächenwachsthum ebenfalls einfach als Dehnung aufzufassen sein, die durch die treibende Kraft des vorwärtsströmenden Plasmas bewirkt wird. Es leuchtet nun aber ein, dass diese Kraft nur äusserst gering sein kann, denn von einem Widerhalt, den das Protoplasma nach STRASBURGER an den Seitenwänden des Pollenschlauches finden soll, kann doch, wenn wir dem Plasma einen flüssigen Aggregatzustand, wofür speciell in diesem Falle die lebhaften Bewegungserscheinungen sprechen, zuschreiben, nicht die Rede sein. Es scheint mir somit die STRASBURGER'sche Erklärung für das Wachsthum der Pollenschläuche nur dann mechanisch möglich, wenn man annimmt, dass die fortwachsende Spitze des Pollenschlauches eine ganz bedeutende Dehnbarkeit oder eine mehr halbflüssige Beschaffenheit besitzt. Ob nun diese Annahme berechtigt ist, muss erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Sehr schwer mit der Appositionstheorie vereinbar scheinen mir sodann diejenigen Fälle zu sein, in denen eine Wellung der Membranen stattfindet, wie dies

bei manchen Epidermiszellen, namentlich denen der Blumenblätter zu beobachten ist. Da diese Wellung meist nach beiden Seiten hin symmetrisch ausgebildet ist, kann dieselbe offenbar weder durch eine erhöhte Dehnbarkeit bestimmter Partien der Radialwände, noch auch durch überwiegenden Turgor in einer der beiden aneinander grenzenden Zellen erklärt werden. Die einzige mechanisch mögliche Erklärung scheint mir die zu sein, dass die Tangentialwände der betreffenden Zellen in der Zeit, wo die Wellung stattfindet, in verschiedenen Partien eine ungleiche Festigkeit besitzen, derart, dass sie an den sich in die Nachbarzelle hineinwölbenden Partien der Dehnung einen geringeren Widerstand entgegensetzen. Da jedoch nicht die geringsten Beobachtungen für eine solche Annahme sprechen, dürfte die viel einfachere Erklärung, dass die Wellung der betreffenden Zellen durch ein actives Membranwachsthum hervorgebracht wird, unzweifelhaft den Vorrang verdienen.

Ganz unvereinbar mit der Annahme eines ausschliesslichen Flächenwachstums der Zellmembran durch Dehnung sind nun aber natürlich Membranfaltungen, die in das Innere der Zellen hineinragen, da diese ja dem hydrostatischen Drucke der Zelle entgegen wachsen müssen. Auf solche Membranfaltungen hat man nun aber bisher fast allgemein den Cellulosering, durch dessen Sprengung bei *Oedogonium* das Längenwachsthum der Zellen hervorgebracht wird, ferner die auf den Querwänden vieler *Spirogyra* spec. befindlichen ringsförmigen Erhebungen und die leistenförmigen und bandförmigen Verdickungen vieler Blumenblattempidermen zurückgeführt; den grössten Umfang erreichen diese Bildungen aber endlich in den sogenannten »Armpallisadenzellen« des Assimilationsgewebes, die von *Pinus silvestris* schon seit längerer Zeit bekannt sind, von HABERLANDT (IV, 96) aber auch noch bei einer Anzahl von Angiospermen und Pteridophyten aufgefunden wurden.

In der That spricht nun auch die Beobachtung des fertigen Zustandes sehr für eine Entwicklung dieser Gebilde durch wirkliche Faltung der Membran, denn einerseits haben diese Erhebungen meist ganz dieselben chemischen und physikalischen Eigenschaften wie die übrige Membran, andererseits setzt sich auch häufig die Intercellularsubstanz oder auch ein Intercellularraum in diesen fort.

Genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Membranfaltungen liegen nun aber zur Zeit nur von STRASBURGER (I, 196) vor. Nach diesen sind dieselben mit den leistenförmigen Verdickungen in eine Kategorie zu bringen und bilden bei ihrer Anlage stets homogene Leisten, die erst durch spätere Differenzirung in ihrem Innern an Dichtigkeit verlieren sollen. Mag nun dieser Erklärungsversuch für manche Fälle etwas sehr Gezwungenes haben, so scheinen mir Beobachtungen, die volle Beweiskraft gegen denselben besässen, zur Zeit nicht vorzuliegen; auf der anderen Seite lässt sich aber aus den bisher angestellten Untersuchungen noch viel weniger ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie entnehmen, und es muss umfassenderen Untersuchungen, die mir namentlich bei den Armpallisadenzellen einen Erfolg zu versprechen scheinen, vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung eine sichere Entscheidung zu ermöglichen.

Mögen nun nach alledem zwar völlig beweiskräftige Beobachtungen gegen die Appositionstheorie zur Zeit nicht vorliegen, so scheint mir doch soviel sicher, dass das Flächenwachsthum der Zellmembran in sehr viel befriedigender Weise durch die Intussusceptionstheorie erklärt wird.

Kapitel 19.

Zellbildung und Zellwachsthum.

Nachdem wir im Obigen bereits die Entwicklung der einzelnen Zellbestandtheile eingehend geschildert haben, was mir der einfacheren Darstellung halber geboten erschien, bleibt uns in Bezug auf die Vermehrung und das Wachsthum der ganzen Zelle nur noch wenig zur Besprechung übrig.

I. Zellbildung.

Was nun zunächst die Frage nach der Entstehung der Zellen anlangt, so verdanken wir namentlich den Untersuchungen von MOHL, SCHLEIDEN und NAEGELI die Constatirung der wichtigen Thatsache, dass in keinem Entwicklungsstadium der Pflanzen eine Neubildung von Zellen ohne Mitwirkung bereits vorhandener Zellen stattfindet, dass vielmehr alle Zellen einer höheren Pflanze aus einer befruchteten Eizelle durch Wachsthum und Theilung entstanden sind und dass diese wieder aus dem Plasmakörper einer Zelle der Mutterpflanze hervorgegangen ist. Ebenso ist auch bei den einfachst gebauten Pflanzen in keinem Falle eine Neubildung von Zellen beobachtet worden und wenn auch die Möglichkeit einer solchen Neubildung natürlich nicht in Abrede gestellt werden kann, so haben sich doch irgendwelche auf exakter Beobachtung beruhende Beweise für dieselbe bislang ebensowenig erbringen lassen, wie für eine Urzeugung niederer Organismen aus lebloser Materie.

Die Untersuchungen der letzten Decennien haben ja sogar zu dem Ergebniss geführt, dass auch verschiedene Zellbestandtheile eine gleiche Selbständigkeit wie die Zelle selbst besitzen. Wir sahen in Kap. 6 und Kap. 9, dass der Zellkern sich sicher, und die Chromatophoren höchst wahrscheinlich ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Wenn nun eine Uebertragung dieser Körper auf die sämmtlichen Tochterzellen stattfinden soll, so muss offenbar mit der Zelltheilung stets auch eine Theilung des Kernes und der Chromatophoren Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch in der That, dass bei denjenigen Zellen, die nur ein einziges oder eine geringe und bestimmte Anzahl von Chromatophoren besitzen, der Zelltheilung stets eine Theilung der Chromatophoren vorausgeht; in keinem Falle lassen sich aber ausser dieser zeitlichen Aufeinanderfolge irgendwelche morphologischen Beziehungen zwischen diesen beiden Prozessen nachweisen.

Dahingegen haben wir bereits pag. 645 auf die zwischen der Kerntheilung und der Zelltheilung bestehenden Beziehungen hingewiesen und es mag an dieser Stelle nur noch einmal hervorgehoben werden, dass beide Prozesse zwar in den meisten Fällen in ganz bestimmter Weise ineinander greifen, dass sie sich aber auch ganz unabhängig von einander abspielen können, wie dies namentlich bei den mehrkernigen Zellen der Fall ist.

Sehr verschiedenartig ist nun ferner auch das Verhalten der Cellulosemembran und des Plasmakörpers der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen, und man hat, gestützt auf diese Verschiedenheiten, verschiedene Arten von Zellbildung unterschieden, die jedoch auch jetzt noch von verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise gegeneinander abgegrenzt werden (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 552; SACHS V, 8; STRASBURGER VI, 353 u. a.).

Am zweckmässigsten scheint es mir jedoch in dieser Beziehung 4 ver-

schiedene Fälle zu unterscheiden: die Zellverjüngung, die freie Zellbildung, die Zelltheilung und die Zellverschmelzung.

Als Zellverjüngung oder auch wohl als Vollzellbildung sollen zunächst alle diejenigen Zellbildungsvorgänge bezeichnet werden, bei denen der gesamte Plasmakörper der Mutterzelle zur Bildung einer einzigen neuen Zelle verwandt wird, wo also nur die Cellulosemembran der ersteren nicht mit auf die Tochterzelle übergeht. Wenn man bedenkt, dass der Plasmakörper das eigentlich Lebende innerhalb der Zelle darstellt, so dürfte es berechtigt erscheinen, diesen Prozess eher als eine Zellmetamorphose wie als Zellbildung zu bezeichnen.

Zweifelhaft könnte es erscheinen, ob man auch diejenigen Fälle, in denen außerhalb der neugebildeten Zelle noch Plasmreste als Periplasma zurückbleiben mit hierher rechnen soll. Da jedoch das Periplasma einer selbständigen Lebensfähigkeit jedenfalls ganz entbehrt und wohl functionell meist mehr als Excret aufzufassen ist, scheint mir dies immerhin am zweckmässigsten.

Die freie Zellbildung und die Zelltheilung haben sodann das gemeinsam, dass bei ihnen stets eine Vermehrung der Zellen eintritt, sie unterscheiden sich aber dadurch von einander, dass bei der ersteren die neugebildeten Tochterzellen mit der Mutterzelle von Anfang an nicht im Gewebeverbande stehen, während bei der Zelltheilung auch die Membran der Mutterzelle auf die Tochterzellen übergeht und die zwischen diesen auftretenden neuen Scheidewände mit jener zu einem einheitlichen Ganzen verschmelzen.

Die obige Definition der freien Zellbildung schliesst sich im Wesentlichen der von BERTHOLD (IV, 287) gegebenen an, während man bislang gewöhnlich als charakteristisch für dieselbe angesehen hat, dass nicht der gesamte Plasmakörper der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen Verwendung findet. Aus den bereits bei der Zellverjüngung mitgetheilten Gründen scheint mir obige Definition unzweifelhaft den Vorzug zu verdienen.

Als Zellverschmelzung oder Zellfusion werden endlich alle diejenigen Fälle zu bezeichnen sein, wo zwei oder mehr Zellen sich derartig mit einander vereinigen, dass dadurch wieder ein einheitliches Ganze, eine neue Zelle, entsteht.

1. Eine Zellverjüngung findet nun ausschliesslich bei der Bildung solcher Fortpflanzungszellen statt, die sich entweder von der Mutterpflanze loslösen oder doch nach dem Absterben derselben frei werden.

Bei den Phanerogamen kommen also in dieser Beziehung nur die Pollenkörner in Betracht; diese gehen aber auch in der That aus den sogen. Specialmutterzellen, die durch wiederholte Zweittheilung der Pollenmutterzellen entstanden sind, in der Weise hervor, dass sich der Plasmakörper derselben contrahirt und mit einer neuen Membran umgibt, während die Membran der Specialmutterzellen später aufgelöst wird.

Dagegen ist nun die Zellverjüngung bei den niederen Gewächsen viel häufiger anzutreffen und zeigt hier auch eine bei weitem grössere Mannigfaltigkeit. Am einfachsten gestaltet sich der Vorgang noch bei der Bildung vieler Schwärmsporen, wie z. B. bei *Vaucheria*. Hier zieht sich ebenfalls unter Wasserausstossung der gesamte Plasmakörper der Mutterzelle zusammen und rundet sich zu einem kugeligen oder ellipsoidischen Körper ab; es unterbleibt in diesem Falle aber zunächst die Bildung einer Cellulosemembran, vielmehr tritt die Schwärmspore nach Ausbildung der Cilien als Primordialzelle aus der Membran der Mutterzelle heraus.

Ueber die bei diesem Vorgange stattfindenden Umlagerungen im Plasmakörper, die in den Einzelheiten meist noch der genaueren Untersuchung bedürfen, vergl. BERTHOLD IV, 288.

In anderen Fällen findet ferner, wie bereits bemerkt wurde, eine Ausscheidung von Periplasma bei der Zellverjüngung statt; als Beispiel dieser Art er-

wähne ich nur die Oogonbildung der *Peronosporen*, bei denen das Periplasma zum Theil zur Bildung der Perine verwandt wird, zum Theil aber auch nach der Reife der Sporen als feinkörnige Masse in dem zwischen dem Oogon und der Membran der Oogonmutterzelle gelegenen Raume zurückbleibt. Die Bedeutung des Periplasmas im letzteren Falle ist noch nicht aufgeklärt (cf BARY I, 146).

Die complicirteste Art der Zellverjüngung findet aber bei der Bildung der Spermatozoiden der *Pteridophyten*, *Muscineen* und *Characeen* statt. Diese beginnt nach den Untersuchungen von CAMBELL (I) damit, dass das Cytoplasma der Spermatozoidmutterzelle in den Kern derselben eine Einstülpung treibt, die allmählich zur runden Blase anschwillt, während der Kern sich gleichzeitig in den schraubenförmigen Körper des Spermatozoids verwandelt, zuletzt sollen dann die Cilien und zwar ebenso wie das Bläschen aus der Masse des Cytoplasmas gebildet werden.

2. Freie Zellbildung ist bislang in den Geweben der Phanerogamen nicht nachgewiesen, denn die Zellbildungsvorgänge im Embryosack, die gewöhnlich als freie Zellbildungen bezeichnet werden, sind nach der oben gegebenen Definition dieses Begriffes nicht hierher zu rechnen, da sowohl die Eizelle sammt den Synergiden und Antipoden, als auch die Endospermzellen sich der Membran der Mutterzelle anlegen.

Unter den niederen Gewächsen findet sich nun aber typische freie Zellbildung z. B. bei der Sporenbildung in den Ascis der *Ascomyceten*; hier sammelt sich die Hauptmasse des Plasmas der Ascis um die zuvor durch successive Zweittheilung vermehrten Zellkerne an, und nachdem sich dann die einzelnen Plasmapartien abgerundet haben, grenzen sie sich durch eine Cellulosemembran gegen das Periplasma hin ab.

Ein zweites Beispiel für freie Zellbildung bildet sodann die Bildung der Oosporen von *Sphaeroplea*, die bereits pag. 503 kurz geschildert wurde. In ähnlicher Weise spielt sich auch die Schwärmsporenbildung bei *Cladophora* ab, und es geht auch bei dieser der gesamte Plasmakörper der Mutterzelle in die Tochterzellen über und unterbleibt mithin die Bildung von Periplasma.

3. Die Zelltheilung ist keineswegs wie die beiden soeben besprochenen Zellbildungsvorgänge lediglich auf die Fortpflanzungsorgane beschränkt, sie bildet vielmehr bei den vegetativen Zellen die ausschliessliche Art der Zellvermehrung.

Je nach der Richtung der nach einander auftretenden Scheidewände und der späteren Verbindungsweise der successive entstandenen Zellen können nun durch die Zelltheilungen sehr verschiedene Arten von Zellkomplexen entstehen.

Zunächst kann die Gewebebildung ganz unterbleiben, indem die Tochterzellen sich nach vollendeter Theilung der Mutterzelle alsbald von einander trennen und abrunden, wie dies bei manchen niederen Algen und Pilzen der Fall ist.

Der nächst einfache Fall ist sodann der, dass die Theilungswände alle zu einander parallel verlaufen und senkrecht auf der Wachstumsrichtung der Mutterzelle stehen, so entstehen Zellfäden, die entweder unverzweigt sind, wie z. B. bei *Spirogyra*, oder verzweigt wie bei *Cladophora*.

In dem folgenden Falle verlaufen die Scheidewände zwar nicht mehr parallel zu einander, stehen aber alle senkrecht auf ein und derselben Ebene, in der vorwiegend das Wachsthum des betreffenden Zellcomplexes stattfindet;

auf diese Weise entwickeln sich Zellflächen, die man z. B. bei verschiedenen *Coleochaete* spec. in typischer Weise ausgebildet findet.

Liegen endlich die Theilungswände in allen möglichen Ebenen, so entstehen Zellkörper, aus denen sich der Organismus aller höheren Gewächse aufbaut, und zwar findet bereits bei einer grossen Anzahl höher differenzierter *Algen* die Bildung echter Zellkörper statt, während dieselbe bei den *Pilzen* nicht ange troffen wird; vielmehr bestehen selbst die grossen Fruchtkörper der *Basidio-* und *Ascomyceten* aus verzweigten Zellsäulen (Hyphen), die jedoch häufig derartig mit einander verwachsen sind, dass sie ganz den Eindruck eines echten Gewebes machen und in Folge dessen auch wohl als *Pseudoparenchym* bezeichnet werden.

Indem ich nun auf die Beziehungen zwischen der äusseren Form der Pflanzenorgane und der Richtung der in ihnen auftretenden Wände, sowie auf die mechanische Erklärung der hier zu Tage tretenden Gesetzmässigkeiten zurückkomme, will ich an dieser Stelle nur noch auf zwei eigenartige Theilungsvorgänge, die bei einigen niedrigen Gewächsen zu beobachten sind, kurz eingehen.

Der erste derselben, die Zelltheilung durch Sprossung, findet sich namentlich an den Hefezellen, deren vegetative Vermehrung ausschliesslich in der Weise geschieht, dass sich in den rundlichen Zellen zunächst durch localisiertes Flächenwachsthum einer im Verhältniss zur ganzen Zelle nur sehr kleinen Membranpartie eine kleine warzenförmige Erhebung bildet. Diese schwollt sodann immer mehr an, bleibt aber zunächst noch durch einen feinen Canal mit der Mutterzelle in Verbindung; erst nachdem die neue Zelle bereits eine beträchtliche Grösse erreicht hat, erfolgt die eigentliche Zelltheilung, dadurch, dass die Verbindung zwischen Mutter- und Tochterzelle durch eine Scheidewand aufgehoben wird.

In ganz gleicher Weise erfolgt ferner auch die Sporenbildung bei den *Basidiomyceten*, nur entsteht hier zunächst durch Ausstülpung der Basidienwandung ein längeres Stielchen (Sterigma), dessen Spitze dann erst zu der Spore anschwillt.

Noch eigenartiger verhält sich ferner die Zelltheilung bei den *Diatomeen*. Die Membran dieser Algen besteht bekanntlich aus zwei Theilen, von denen der eine wie der Deckel einer Pappschachtel über den anderen hinübergreift. Die Theilung erfolgt nun in diesem Falle in der Weise, dass die beiden Theile aus einander weichen und zu jedem ein neues Membranstück gebildet wird, das von dem Rande der älteren Membranhälften überragt wird. Da diese Membranen nun später keine Streckung mehr erfahren, so leuchtet ein, dass in Folge dieser fortgesetzten Einschachtelung die neugebildeten Membranen immer geringere Grösse zeigen müssen. Dieser Verkleinerung wird jedoch dadurch eine Grenze gesetzt, dass bei der Auxosporenbildung wieder eine bedeutende Vergrösserung der Zellen eintritt. Außerdem wurde von OTTO MÜLLER (II) gezeigt, dass die Zelltheilungsfolge bei den vegetativen Zellen eine derartige ist, dass die Verkleinerung der Individuen möglichst verlangsamt wird. Es beruht dies im Wesentlichen darauf, dass von den zwei durch Theilung entstandenen Tochterzellen sich immer die grössere schneller theilt als die kleinere.

Aehnliche Zelltheilungsvorgänge wie bei den *Diatomeen* wurden übrigens neuerdings von BERTHOLD (IV, 275) an einigen *Conferva* spec. beobachtet.

4. Bei der Zellverschmelzung kann man zweckmässig zwei verschiedene Arten unterscheiden; bei der einen beschränkt sich die Vereinigung lediglich auf den Plasmakörper und den Zellsaft, bei der andern findet dagegen auch eine

Verschmelzung der Zellkerne statt. In letzterem Falle kann natürlich kein Zweifel darüber bestehen, dass wir es bei derselben mit einem wirklichen Zellbildungs vorgange zu thun haben. Ebenso wurde nun aber auch bereits pag. 500 ange deutet, dass es nicht unberechtigt ist, die durch Zellverschmelzung der ersteren Art entstehende Zellfusion ebenfalls als Zelle zu bezeichnen, und es soll dieselbe denn auch gleichfalls an dieser Stelle besprochen werden.

Eine Zellverschmelzung mit gleichzeitiger Vereinigung der Kerne findet nun, wie bereits pag. 539 mitgetheilt wurde, ausschliesslich bei dem eigentlichen Sexualacte der niederen Gewächse bis hinauf zu den *Pteridophyten* statt, mag derselbe nun auf einer Vereinigung gleicher oder ungleicher Fortpflanzungs zellen beruhen.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen, wie dies neuerdings von FISCH (II) gezeigt wurde, bei der bei *Ustilagineen* häufig zu beobachtenden Copulation von Promycelzellen oder Sporidien, und man muss somit, wenn man in der Kernverschmelzung einen wesentlichen Factor des Sexualactes sehen will, wie dies neuerdings, wohl unstreitig mit Recht, meist geschieht, diese Copulationen für einen ungeschlechtlichen Vorgang halten.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen stets bei der Vereinigung rein vegetativer Zellen. Eine solche findet zunächst in sehr einfacher Form bei der Bildung der eigenartigen Spaltöffnungen der *Polytrichaceen* und *Fumariaceen* statt. Diese bestehen nämlich nach den Untersuchungen von HABERLANDT (V, 461) im jugendlichen Stadium zunächst wie die gewöhnlichen Spaltöffnungen aus zwei Schliesszellen, später verschmelzen diese aber durch Resorption der zu beiden Seiten der Spalte gelegenen Membranpartien zu einer Zelle, während die Kerne auch nach dieser Vereinigung ihre Lage zu beiden Seiten der Spalte beibehalten.

Ebenso verhalten sich nun ferner auch die gegliederten Milchröhren, die aber durch Verschmelzung einer ganz unbeschränkten Anzahl von Zellen entstehen können. Ferner sind dieselben dadurch interessant, dass sie auch nach der Zellverschmelzung noch ein bedeutendes Längenwachsthum erfahren können; so beobachtete SCHMIDT (I, 447), dass bei einem Laubblatte von *Chelidonium*, das erst den dreissigsten Theil seiner definitiven Länge erreicht hatte, die Resorption der Querwände zwischen den die gegliederte Milchröhre bildenden Zellen bereits begonnen hatte.

Ferner gehört hierher aber auch die der Bildung der Tracheen voraus gehende Zellverschmelzung; dieselbe wurde von MANCIN (I, 322) bei einigen Monocotylen näher verfolgt und vollzieht sich nach diesen Untersuchungen ungefähr zu der Zeit, wo die Membranverdickung der Längswände beginnt, und zwar geht der vollständigen Resorption der Querwände stets eine bedeutende Quellung derselben voraus. Ebenso soll nun übrigens nach Untersuchungen von KNV (III) bei der Bildung der Tracheiden verschiedener mit Dickenwachsthum versehener Monocotylen (*Yucca*, *Dracaena* u. a.) eine Zellverschmelzung stattfinden.

Endlich müssen wir nun aber auch die Plasmodienbildung der *Myceten* als eine Zellverschmelzung auffassen, und es scheint mir keineswegs nothwendig, die Plasmodien als Zellcolonien zu bezeichnen, wie dies neuerdings von ZOPF (I, 31) geschehen ist, namentlich mit Rücksicht darauf, dass dieselben einer sehr weitgehenden Theilung fähig sind, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen; mit demselben Rechte müsste man ja dann auch für eine *Vaucheria*-Zelle, die die gleiche Eigenschaft besitzt, dieselbe Bezeichnung anwenden.

2. Zellwachsthum.

Da, wie wir im Anfang dieses Kapitels gesehen haben, sämmtliche Vermehrung der Zellen auf Theilung bereits vorhandener Zellen beruht, muss, wenn keine fortwährende Verkleinerung derselben stattfinden soll, offenbar ein entsprechendes Wachsthum mit der Vermehrung Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch z. B. bei einem Zellfaden von *Spirogyra*, der bekanntlich aus lauter physiologisch und morphologisch gleichartigen Zellen besteht, Zellwachsthum und Zelltheilung in der Weise parallel gehen, dass eine neue Theilung erst dann erfolgt, wenn die aus der letzten Theilung hervorgegangenen Zellen ungefähr wieder die Grösse der Mutterzelle erlangt haben.

Eine so einfache Beziehung zwischen Zellwachsthum und Zellvermehrung findet jedoch nur in den seltensten Fällen statt, und es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass diese beiden Processe, die die Grösse der Zellen bedingen, ganz unabhängig von einander verlaufen können.

So haben wir in den einzelligen Pflanzen, wie *Mucor* oder *Caulerpa*, ein sehr ausgiebiges Wachsthum ohne jede Zelltheilung, bei *Stylocaulon* und anderen *Sphaerariaceen* findet ferner nach GEYLER (I) ein Wachsthum fast ausschliesslich an der Spitze der Zweige statt, während die Zelltheilung erst in einiger Entfernung vom Scheitel beginnt und da am intensivsten ist, wo gar kein Wachsthum mehr erfolgt. Im Gegensatz hierzu findet bei den höheren Gewächsen die Zelltheilung meist gerade vorwiegend am Stammscheitel statt, während das Wachsthum der Zellen in einiger Entfernung vom Scheitel, in dem in der »Zellstreckung« begriffenen Theile, am intensivsten ist. Endlich haben wir in der Bildung der Schwärmsporen von *Cladophora* und *Saprolegnia* Beispiele intensiver Zelltheilung ohne jedes Wachsthum der Mutterzelle.

Bei den höheren Gewächsen können nun offenbar Grössenunterschiede zwischen den verschiedenen Zellen, die aus einem aus lauter gleichartigen Zellen bestehenden Meristeme hervorgegangen sind, nur dadurch hervorgebracht werden, dass die durch bedeutendere Grösse ausgezeichneten Zellen entweder eine geringere Anzahl von Theilungen oder ein intensiveres Wachsthum erfahren. Während man nun früher fast allgemein annahm, dass namentlich der erstere Factor bei der Gewebedifferenzirung der höheren Gewächse eine wichtige Rolle spielte, hat KRABBE (I) neuerdings gezeigt, dass Wachstumsverschiedenheiten der verschiedenen Zellen eine viel allgemeinere Verbreitung besitzen und in ganz hervorragender Weise die Gewebebildung beeinflussen.

Offenbar ist nun aber ein intensiveres Wachsthum einer beliebigen im festen Gewebeverbande befindlichen Zelle, wenn keine Compression oder Resorption der umliegenden Zellen stattfindet, ohne Verschiebungen zwischen den verschiedenen Zellen nicht möglich. So hat denn auch KRABBE durch eine umfassende Untersuchung den Nachweis zu liefern gesucht, dass sogen. gleitendes Wachsthum, bei dem also die Membranen benachbarter Zellen sich auf einander verschieben, auf einander »gleiten«, eine in den Geweben der höheren Gewächse ganz allgemein verbreitete Erscheinung ist. Es scheint mir nun eine eingehende Besprechung dieser Untersuchungen um so mehr geboten, da sie auch für unsere Anschauungen von der Selbständigkeit der Zelle im pflanzlichen Organismus und den Zusammenhang derselben untereinander eine grosse Bedeutung besitzen; ich will es zunächst versuchen im Wesentlichen im Anschluss an die KRABBE'schen Deductionen, an einem möglichst einfachen Beispiele die hierbei in Frage kommenden Punkte klarzulegen. Ich wähle hierzu die Gefässbildung der Dicotylen und

beschränke mich auf die Frage, wie die ganz beträchtliche Zunahme des tangentialen Durchmessers derselben, der den Durchmesser der Cambiumzellen oft um das mehrfache desselben übertrifft, zu erklären ist.

Die Untersuchung des jungen Splintes, in dem die Ausbildung der Gefäss beginnt und die im Cambiumring vorhandene radiale Anordnung der aus einer Cambiumzelle hervorgegangenen Tochterzellen die ersten Störungen erfährt, ergiebt nun Bilder, die im Wesentlichen nach dem in der beistehenden Figur 36, B dargestellten Schema gestaltet sind, in dem I eine Zelle darstellt, die im Begriff steht, sich in ein Gefäss umzuwandeln, während die herumliegenden Zellen 1—6 gewöhnliche Zellen etwa junge Holzparenchymzellen darstellen mögen. Es muss nun an diesem Schema sofort auffallen, dass die tangentiale Wand (*dc*) zwischen den Zellen 1 und 6 (ebenso wie die entsprechende Wand zwischen 3 und 4), die doch im cambialen Zustande offenbar dieselbe Länge besessen haben muss, wie die übrigen Tangentialwände, ganz bedeutend kürzer erscheint als diese. Da nun an eine theilweise Compression oder Resorption der betreffenden Tangentialwände nicht zu denken ist, bleibt allein die Annahme übrig, dass ein Theil der ursprünglichen Tangentialwand zwischen 1 und 6 sich gespalten hat und auf die schrägen Wände *ca* und *ce* übergegangen ist.

Gehen wir also von dem Stadium Fig. 36, A aus, in dem alle Zellen noch gleiche Grösse besitzen, so würde aus diesem das Stadium B in der Weise entstehen, dass sich das Membranstück *cb* zwischen 1 und 6 spaltet und dass die Membranstücke *ab* und *bc* (in A) zusammen das Membranstück *ac* (in B) bilden; ebenso wird *cb* + *be* (in A) zu *ce* (in B). Wenn wir nun aber keine Verkürzung dieser Membranstücke annehmen wollen, so muss offenbar mit diesen Verschiebungen ein radiales Wachsthum Hand in Hand gehen, denn die direkte Verbindungsline *ac* würde ja natürlich kürzer ausfallen als die Summe aus *ab* und *bc*. Die Fig. B ist denn auch in der That unter der Annahme construit, dass die radiale Streckung gerade so intensiv ist, dass das der Zelle I angehörende Membranstück zwischen *c* und *a* in seiner Länge unverändert geblieben ist.

Wir kommen nun zu der wichtigen Frage, wie verhält sich während dieser Verschiebungen die Wand der Zelle I, die zukünftige Gefässwand. Dieselbe muss offenbar ein bedeutendes Flächenwachsthum erfahren haben, denn die Strecke *ac* in Fig. B ist nach unserer Construction genau um die Strecke *bc* länger als *ab* in Fig. A, und es muss somit die Gefässwand bei der vollkommenen Symmetrie unserer Construction offenbar um 4 *bc* gewachsen sein. Je nachdem wir nun aber annehmen, dass das Flächenwachsthum auf die ganze Membran gleichmässig vertheilt ist, oder nur auf bestimmte Membranpartien beschränkt ist, muss ein sehr verschiedenartiges Gleiten der betreffenden Zellen auf einander stattfinden.

Es scheinen mir nun namentlich drei verschiedene Möglichkeiten in dieser Beziehung in Frage zu kommen: entweder die Membran wächst gleichmässig im ganzen Umfange, oder es wachsen nur die Radialwände oder es wächst nur der schmale Längsstreifen der Gefässwand, der der Radialwand zwischen 1 und 6 (resp. 3 und 4) gegenüberliegt. Im ersten Falle muss offenbar ein Gleiten der gesamten Gefässwand auf den benachbarten Zellen stattfinden, während nach

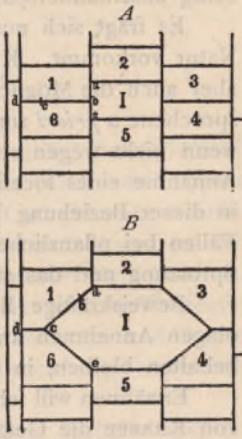


Fig. 36. (B. 572.)
Schematische Darstellung
der Gefässbildung.

der zweiten Annahme nur die Radialwände des Gefäßes auf den Radialwänden und den gespaltenen Tangentialwänden hingleiten. Nach der letzten Annahme bleiben dagegen auch die Radialwände der anliegenden Zellen mit der Gefäßwandung in fester Verbindung und es drängt sich nur die wachsende Zone der Letzteren zwischen die Tangentialwände der benachbarten Zellen, die sie gleichzeitig auseinanderspalten.

Es fragt sich nun, welche von diesen drei Wachstumsweisen wirklich in der Natur vorkommt. KRABBE hält den zweiten Fall für den wahrscheinlichsten, giebt aber auch die Möglichkeit des ersten zu; mir scheint nun aber der zuletzt besprochene *a priori* zum mindesten die gleiche Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, wenn nicht wegen seiner grösseren Einfachheit den Vorzug zu verdienen. Die Annahme eines localisirten Flächenwachstums der Gefäßwandung kann natürlich in dieser Beziehung kein Bedenken erregen, da ein solches ja sicher in vielen Fällen bei pflanzlichen Zellmembranen zu beobachten ist; ich erinnere nur an die Sprossung und das streng localisirte Spitzenwachstum vieler niederer Gewächse.

Beweiskräftige Beobachtungen lassen sich nun aber zur Zeit für keine der obigen Annahmen anführen, und es muss somit erst weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung die nöthigen Anhaltspunkte zu liefern.

Erwähnen will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass nach den Untersuchungen von KRABBE die Gefäßwand auch häufig in radialer Richtung zwischen die benachbarten Zellen hineinwachsen muss. Ebenso werden von dem genannten Autor auch die Bildung der Siebröhren, der Tracheiden, der Libriform- und Bastzellen, sowie verschiedene andere Differenzirungen auf gleitendes Wachsthum zurückgeführt. Die hierbei in Frage kommenden Erscheinungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, sind nun zwar zum Theil nicht so leicht darzustellen, weil sie sich nicht in einer Ebene abspielen, beruhen aber im Wesentlichen stets auf denselben Principien.

II. Abschnitt.

Physiologie der Zelle.

Da ja der gesammte pflanzliche Organismus sich aus Zellen und Zellderivaten aufbaut, so ist es natürlich nicht möglich, eine Grenze zu ziehen zwischen der Pflanzenphysiologie und der Physiologie der Zelle, und es sollen denn auch im Folgenden, mehr nach willkürlicher Wahl, diejenigen Theile der Zellphysiologie eine vorwiegende Berücksichtigung finden, die nicht bereits in den Handbüchern der allgemeinen Pflanzenphysiologie eine umfassende Bearbeitung gefunden haben und bei denen es bereits gelungen ist, die beobachteten Erscheinungen auf das Wirken bestimmter Zellbestandtheile zurückzuführen.

Zum Verständniss der gesammten Zellmechanik ist nun aber vor allem eine genaue Kenntniss der physikalischen Eigenschaften der organisirten Substanzen nothwendig, und ich werde deshalb auch zunächst in einem Kapitel eine genaue Besprechung der Quellungserscheinungen sowie der sogenannten osmotischen Erscheinungen geben, wobei gleichzeitig auch die molecularphysikalische Erklärung derselben, wie sie namentlich von NAEGELI und PFEFFER begründet

wurde, auseinandersetzt werden soll. Daran wird sich dann zunächst noch eine eingehende Besprechung der physikalischen Eigenschaften der Zellmembran und des Plasmakörpers schliessen.

Kapitel I.

Theorie der Quellung und Osmose.

I. Wesen der Quellung.

Als quellungsfähig bezeichnet man einen Körper, der bei der Berührung mit Wasser unter gleichzeitiger Volumzunahme eine gewisse Menge davon, ohne diese chemisch zu binden, in sich aufnimmt, an trockene Luft gebracht dieselbe aber wieder abgibt. Die Menge des aufgenommenen Wassers kann je nach der Substanz sehr verschieden gross sein, für jeden bestimmten Stoff lässt sich jedoch eine Grenze angeben, nach deren Erreichung keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Das Verhältniss zwischen fester Substanz und Wasser in diesem Stadium, dem Quellungsmaximum, wird als Quellungscapacität bezeichnet.

Auf den ersten Blick hat nun die Quellung eine grosse Aehnlichkeit mit der Wasseraufnahme oder Imbibition eines porösen Körpers, wie Gyps, Thon oder dergl. Es besteht jedoch insofern ein principieller Unterschied zwischen beiden Processen, als bei dem letzteren das Wasser in Hohlräume eindringt, die schon vorher in dem betreffenden Körper vorhanden waren und aus denen das einströmende Wasser nur die eingeschlossene Luft zu verdrängen braucht, während bei der Quellung das Wasser sich erst durch Auseinanderdrängen der kleinsten Theilchen in der quellungsfähigen Substanz Raum schaffen muss. So ist denn auch die Quellung stets mit einer entsprechenden Volumzunahme verbunden, während das Volumen eines porösen Körpers bei der Wasseraufnahme natürlich unverändert bleibt. Ferner wird man bei einem porösen Körper bei genügender Vergrösserung stets ein System von Capillaren direct beobachten können, während gequollene Körper auch bei den stärksten Vergrösserungen unserer Mikroskope bekanntlich noch keine Spur eines solchen Capillarnetzes erkennen lassen. Dass ein solches mit Luft erfülltes Capillarnetz in den quellungsfähigen Körpern im ausgetrockneten Zustande derselben überhaupt nicht vorhanden sein kann, folgt aus dem Umstände, dass dieselben vollkommen durchsichtig sind, während sie doch, wenn Hohlräume vorhanden wären, ebenso wie der Hydrophan, ganz undurchsichtig sein müssten. Es muss bei der Quellung mithin eine viel innigere Mischung von Wasser und fester Substanz stattgefunden haben.

Man hat deshalb auch wohl den gequollenen Körper mit einem Krystallwasser enthaltenden Krystalle verglichen. Doch auch zwischen diesen bestehen ganz erhebliche Unterschiede. Vor Allem besteht in dem letztgenannten Körper doch stets ein ganz bestimmtes durch kleine ganze Zahlen ausdrückbares Verhältniss zwischen den Salz- und Wassermolekülen, während bei dem gequollenen Körper hiervon um so weniger die Rede sein kann, als die Quellungscapacität mit der Temperatur eine stetige Änderung erfährt. Ferner besitzt aber das Quellungswasser eine zum Theil sehr leichte Verschiebarkeit, während das Krystallwasser, wie sich aus der grossen Differenz in der Wärmeentwicklung

bei der Lösung wasserhaltiger und wasserfreier Salze direct ergiebt, fester gebunden sein muss als selbst in Eis (cf. NAEGELI I, 130).

Dahingegen scheint es nun geboten, die Quellung als einen der Lösung analogen Prozess zu betrachten. Wie in einem gequollenen Körper Bewegungen des eingeschlossenen Wassers leicht möglich sind, so können sich in einer Salzlösung die Salzmoleküle den Diffusionsgesetzen folgend, fortbewegen. In beiden Fällen wird ferner, die Homogenität der Substanzen vorausgesetzt, ein Gleichgewichtszustand nicht eher erreicht, bis die Vertheilung von Wasser und fester Substanz in allen Theilen dieselbe ist. Während jedoch eine Salzlösung stets den flüssigen Aggregatzustand besitzt, zeigen die gequollenen Substanzen im allgemeinen die Eigenschaften fester Körper und können sogar, wie wir noch sehen werden, auch im Quellungsmaximum eine sehr hohe Festigkeit besitzen. Doch giebt es auf der anderen Seite auch Körper, wie die verschleimten Cellulosemodifikationen, die mit der Quellung sich in ihren Eigenschaften immer mehr den Flüssigkeiten nähern.

Ja es kann sogar bei ein und derselben Substanz ein ganz allmäßlicher Uebergang zwischen Quellung und Lösung stattfinden. So nimmt ein Stück *Gummi arabicum*, in feuchte Luft gebracht, Wasser auf und verliert immer mehr von seiner Sprödigkeit, behält aber zunächst noch immer seine selbständige Gestalt und wird also mit vollem Rechte als ein gequollener Körper angesehen. Erst bei der Berührung mit grösseren Wassermassen verliert dasselbe seine selbständige Gestalt und geht vollständig in Lösung über. Aehnlich verhält sich auch die Gelatine, nur ist diese im kalten Wasser nur äusserst wenig löslich, quillt aber stark darin auf, sodass man, wenn man einen Gelatinestreifen in kaltes Wasser bringt, die Grenze zwischen der gequollenen Masse und dem überstehenden Wasser stets vollkommen scharf erkennen kann, besonders wenn man den Streifen durch geeignete Farbstoffe, wie z. B. Eosin oder Methylenblau, gefärbt hat. Erwärmst man nun langsam, so sieht man den Gelatinestreifen immer mehr an Volumen zunehmen. Erst bei 35° verschwindet aber die scharfe Grenze zwischen der gequollenen Masse und der Lösung und diese rundet sich ab, soweit sie noch nicht in Lösung übergegangen ist, verhält sich also ganz wie eine Flüssigkeit. Man sieht übrigens namentlich beim Schütteln alsbald die ganze Gelatinemasse in Lösung übergehen.

Wir müssen somit Quellung und Lösung als 2 vollkommen analoge Prozesse ansehen, die sogar durch Uebergänge verknüpft sind. Als das Unterscheidende zwischen denselben muss aber gelten, dass bei der Quellung der feste Körper das Wasser in sich aufnimmt und in diesem Falle durch die Vereinigung des festen Körpers und des Wassers ein Körper entsteht, der ebenfalls im Allgemeinen den festen Aggregatzustand besitzt, während bei der Lösung die kleinsten Theilchen des festen Körpers sich in der Flüssigkeit vertheilen und somit eine Masse mit flüssigem Aggregatzustand resultiert. Wie aber das Wasser von den meisten Salzen nur eine beschränkte Menge zu lösen vermag, so sind auch die quellungsfähigen Körper im Allgemeinen nur einer begrenzten Wasseraufnahme fähig. Ist diese Wasseraufnahme dagegen eine unbegrenzte, wie bei dem *Gummi arabicum*, so findet eben ein Uebergang von der Quellung zur Lösung statt.¹⁾

¹⁾ Es sei bemerkt, dass verschiedene Autoren, wie namentlich NAEGELI, Körper mit begrenzter Quellungsfähigkeit »organisiert« nennen, ein Ausdruck, der jedoch von anderen Autoren zur Bezeichnung einer specifisch dem lebenden Organismus zukommenden und physika-

Endlich hat aber die Quellung auch eine gewisse, allerdings mehr äusserliche Aehnlichkeit mit der Ausdehnung der Krystalle durch die Wärme. Wie nämlich diese nur bei den regulären Krystallen in allen Richtungen eine gleiche ist, bei den übrigen aber mit der Richtung sich ändert, so kann auch die Volumenzunahme bei der Quellung in verschiedenen Richtungen eine sehr verschiedene sein. Dieselbe kann gleichzeitig in der einen Richtung ein Minimum ausmachen, ja selbst in Contraction übergehen und in einer anderen Richtung das Mehrfache der früheren Länge betragen. Eine aus der Substanz herausgeschnittene Kugel wird auf diese Weise also im Allgemeinen in ein Rotationsellipsoid oder ein dreiachsiges Ellipsoid übergehen. Man bezeichnet mit Rücksicht hierauf die Richtungen der grössten und der geringsten Quellungsfähigkeit, die, wie wir noch sehen werden, im Allgemeinen mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen, als Quellungsachsen.

2. Micellartheorie.

Zur molekularphysikalischen Erklärung der Quellungserscheinungen und einiger verwandter Phaenomene hat NAEGELI eine Theorie aufgestellt und in höchst scharfsinniger Weise begründet, nach der in den quellungsfähigen Körpern die chemischen Moleküle noch zu Massentheilchen höherer Ordnung, zu Moleküolverbindungen, zusammentreten; und zwar unterscheidet NAEGELI (I, 121), neuerdings drei verschiedene Arten von Moleküolverbindungen: Findet die Vereinigung der Moleküle nach bestimmten Verhältnissen statt, wie z. B. in den mit Krystallwasser krystallisirenden Salzen, so nennt er dieselben Pleone (von τὸ πλέον, die Mehrzahl). Dem gegenüber stehen die Micellen (Diminutiv von *mica*, Krume). Dieselben können entweder durch Vereinigung von Pleonen oder direkt durch Zusammenlagerung von Molekülen gebildet werden. Diese stehen aber in den Micellen nicht mehr in einem constanten Verhältniss, vielmehr sind die Micellen wachstumsfähig wie Krystalle und theilungsfähig, ohne ihre specifischen Eigenschaften zu verlieren. Durch Vereinigung der Micellen zu wieder grösseren Complexen sollen nach NAEGELI endlich auch Micellverbände entstehen können.

Aus Micellen oder Micellverbänden bauen sich nun nach der NAEGELI'schen Theorie, die auch den folgenden Betrachtungen zu Grunde gelegt werden soll, alle quellungsfähigen Körper auf.

Bemerken will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass PFEFFER, fast gleichzeitig mit der Einführung des Wortes Micell, für Moleküolverbindung im Allgemeinen den Ausdruck Tagma (von τὸ τάγμα der durch Gesetz geordnete Haufen) vorgeschlagen hat, der auch bereits von verschiedenen Autoren angewandt wurde.

Während nun die Micellen eines quellungsfähigen Körpers im vollständig wasserfreien Zustande desselben einander bis zur Berührung genähert sind, werden sie bei der Quellung auseinander gedrängt und umgeben sich mit Wasserhüllen, deren Dicke im Verlauf der Quellung immer mehr zunimmt, bis dieselben im Quellungsmaximum ihre grösstmögliche Mächtigkeit erlangt haben.

Es macht diese Auffassung der Quellung zunächst die Annahme nothwendig, dass die Anziehungskräfte zwischen Micellen und Wassermolekülen die zwischen den Micellen untereinander herrschenden Adhäsionskräfte überwiegen; denn nur dann können sich überhaupt Wassermoleküle zwischen die Micellen einschieben.

lich nicht definirbaren Structur angewandt wird. Da derselbe in beiden Fällen entbehrlich, habe ich ihn, um Missverständnissen vorzubeugen, ganz vermieden (cf. PFEFFER I, 152 und STRASBURGER I, 218).

Ferner müssen aber mit der Entfernung der Micellen von einander schliesslich die Anziehungskräfte der Micellen zu einander die Anziehungskräfte der Micellen zum Wasser überwiegen, denn nur so ist es erklärlich, dass nach Erreichung des Quellungsmaximums keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Beides wird nun nach der NAEGELI'schen Theorie dadurch erreicht, dass die zwischen den Micellen und den Wassermolekülen herrschenden Anziehungskräfte mit der Entfernung schneller abnehmen oder einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional sind, als die Anziehungskräfte der Micellen untereinander. Das Quellungsmaximum bezeichnet dann dasjenige Stadium, in dem die Anziehungskräfte der Micellen zu einander den zwischen den Wassermolekülen und Micellen herrschenden Anziehungskräften gleich geworden sind.

Tritt nun ein gequollener Körper mit Luft in Berührung, so werden von seiner Oberfläche, ebenso wie von einer freien Wasseroberfläche in Folge der Wärmeschwingungen Wassermoleküle in den Luftraum hinausgeschleudert. Durch den Wasserverlust an der Oberfläche wird ferner eine Bewegung der Wassermoleküle aus dem Inneren nach der Oberfläche hin erzeugt, und es kann ein Gleichgewichtszustand natürlich nicht eher eintreten, bis einerseits die Dicke der Wasserhüllen in der ganzen Masse dieselbe ist und andererseits dem Körper aus der Wasserdampf enthaltenden Atmosphäre in der Zeiteinheit ebensoviel Wassermoleküle zugeführt werden, wie in diese hinaustreten. Wenn nun auch wohl als sicher anzunehmen ist, dass dieser Zustand, ähnlich wie bei Salzlösungen, bei einer geringeren Dampfspannung erreicht werden muss, wie bei einer freien Wasseroberfläche, so lassen sich doch bei dem gänzlichen Mangel von experimentellen Untersuchungen in dieser Hinsicht genauere Angaben hierüber nicht machen.

Für die bereits erwähnte Thatsache, dass die Ausdehnung bei der Quellung in verschiedenen Richtungen ungleich ist, erhalten wir nun unter Zugrundelegung der Micellartheorie ebenfalls eine Erklärung, wenn wir annehmen, dass die Dimensionen der Micellen in den verschiedenen Richtungen ungleich gross sind und dass dieselben eine regelmässige Anordnung in den betreffenden Substanzen besitzen. Es leuchtet ein, dass bei gleichmässiger Dicke der Wasserhüllen in diesem Falle parallel der längsten Achse der Micellen die Ausdehnung eine geringere sein muss, als parallel der kleineren Achse, da ja in die Richtung der ersteren eine viel geringere Anzahl von Wasserhüllen fällt.

Die ungleiche Grösse der Quellungscapacität bei gleicher chemischer Zusammensetzung wird endlich dadurch erklärt, dass in dem Körper mit grösserer Quellungscapacität die Micellen kleiner sind, sodass also in diesem Falle die Zahl der Wasserhüllen natürlich für eine gleiche Masse grösser ist, als in dem anderen Körper mit grösseren Micellen.

3. Kraftentwicklung bei der Quellung.

Da wir die Quellung als einen der Lösung analogen Vorgang ansahen, kann es uns natürlich nicht wundern, dass bei derselben grosse Kräfte zur Entwicklung gelangen. So ist es ja denn auch in der That bekannt, dass quellende Samen einen grossen Druck zu erzeugen im Stande sind und z. B. Schädel aus einander zu sprengen vermögen. Eine direkte Messung dieser Kraft wurde jedoch bislang nur in einem Falle von REINKE (I, 49) ausgeführt, derselbe zeigte, dass lufttrockene *Laminarien*-Stücke selbst bei einer Belastung von 41,2 Atmosphären noch 16% Wasser aufzunehmen vermögen. Es können aber bei der Quellung

jedenfalls noch viel bedeutendere Druckkräfte zur Entwicklung gelangen, wie aus der bedeutenden Wärmeentwicklung hervorgeht, die gerade in den ersten Stadien der Quellung und namentlich beim Uebergange aus dem bei 100° getrockneten Zustand in den lufttrockenen Zustand stattfindet. So hat NAEGELI (I, 133) gezeigt, dass Weizenstärke die bei 80—90° getrocknet war, sich bei der Aufnahme einer gleichen Gewichtsmenge Wassers um 11,6° C. erwärmt, während bei lufttrockener Stärke, die auf 100 Grm. Stärke 15,1 Grm. Wasser enthielt, auf Zusatz weiterer 84,9 Grm. Wasser nur eine Temperaturerhöhung von 2,7° eintrat. Mithin kommt auf die zuerst aufgenommenen 15,1 Grm. Wasser eine Temperaturerhöhung von 11,6—2,7 = 8,9° C.

Da nun ähnliche Verhältnisse sich höchst wahrscheinlich bei der *Laminaria* herausstellen dürften — REINKE (I, 80) konnte eine Temperaturerhöhung von 1° C. bei der Quellung der lufttrockenen Masse constatiren —, so ist wohl die Annahme berechtigt, dass auch hier die zuerst eintretenden Wassermoleküle eine ganz bedeutend grössere Kraft zu entwickeln im Stande sind, als 41 Atmosphären, was uns ja mit Rücksicht auf die Grösse der übrigen Molekularkräfte nicht wundern kann.

Diese enormen Kräfte müssen natürlich auch eine Compression des Quellungswassers bewirken, die namentlich die Wassermoleküle in der unmittelbaren Umgebung der Micellen treffen muss, da diese ja nach obigem am stärksten angezogen werden. So konnte denn auch REINKE (I, 65) in der That constatiren, dass bei Stücken von *Laminaria* das eintretende Wasser um ca. 0,2% comprimirt ist, was einem Drucke von 40 Atmosphären entspricht. Für die Grösse der Contraction kann natürlich auch die Wärmebildung bei der Quellung gewisse Anhaltspunkte liefern; doch kann dieselbe keineswegs direkt zur Berechnung der Contraction benutzt werden. Denn die zur Ermöglichung der Quellung nothwendige Entfernung der Micellen und die Vermehrung ihrer Beweglichkeit muss nothwendig mit einer Wärmeabsorption verbunden sein, während die Verminderung der Beweglichkeit der Wassermoleküle allein als wärmeerzeugender Process in Frage kommt (cf. NAEGELI I, 134). Die wirklich eintretende und messbare Temperaturveränderung ist nun offenbar nur die Resultante dieser antagonistischen Processe. Immerhin kann die bei der Quellung eintretende Temperaturerhöhung zur Bestimmung des Minimums der Contraction benutzt werden, und wir sind somit zu der Annahme berechtigt, dass namentlich die zuerst aufgenommenen Wassermoleküle mit sehr grosser Kraft von den Micellen angezogen werden müssen.

4. Filtration durch quellungsfähige Körper.

Mit der Stärke der Anziehungskraft, die die Micellen auf die Wassermoleküle ausüben, muss nun natürlich auch die Beweglichkeit derselben abnehmen und die durch äusseren Druck bewirkte Bewegung durch die Micellarinterstitien quellungsfähiger Körper, die auch wohl als Filtration bezeichnet wird, verlangsamt werden. So ist denn auch der Bewegungswiderstand in quellungsfähigen Körpern (Filtrationswiderstand) im Allgemeinen wohl bedeutend grösser, als die Reibungswiderstände in feinen Capillarröhren oder porösen Körpern. So constatierte PFEFFER (I, 60) mit Hilfe eines alsbald noch näher zu beschreibenden Apparates, dass bei einem Druck von 100 Centim. Quecksilber durch eine Thonzelle 950—1300 Ccm. Wasser im Verlaufe einer Stunde hindurchgepresst wurden, während durch eine dieser Thonzelle aufgelagerte quellungsfähige Membran von Ferrocyan kupfer in derselben Zeit und bei gleichem Druck stets weniger als

0,04 Centim. hindurchtraten. Ferner geht aus einer anderen Versuchsreihe desselben Autors (cf. PFEFFER I, 71 und 158), in der ebenfalls Filtration durch eine Ferrocyan kupfermembran stattfand, hervor, dass die Menge der durchfiltrirten Flüssigkeit innerhalb der Grenzen von 38 und 210 Centim. Quecksilber der Grösse des Druckes proportional ist, wenigstens lagen die Abweichungen innerhalb der unvermeidlichen Versuchsfehler.

Ueber den Filtrationswiderstand der Zellmembranen und der Plasmamembranen lassen sich zur Zeit keine genaueren Angaben machen, da es bisher nicht gelungen ist, eine vorwurfsfreie Untersuchungsmethode ausfindig zu machen, bei der nachweislich die Wanderung des Wassers in der unveränderten Membran und nicht in den Poren derselben stattfindet.

5. Aufnahme von Lösungen.

Ebenso wie das Wasser können nun ferner auch im Wasser gelöste Stoffe und auch andere Flüssigkeiten von den quellungsfähigen Körpern aufgenommen werden. Ob eine solche Aufnahme stattfindet oder nicht, wird lediglich von der Grösse der Molecularkräfte abhängen, die zwischen den Micellen der quellungsfähigen Substanz und den Molekülen des Wassers und des im Wasser gelösten Stoffes, der im Folgenden kurz des Ausdrucks halber einfach als Salz bezeichnet werden soll, herrschen. Offenbar wirken in dieser Beziehung die Anziehungskräfte der Micellen zu den Salzmolekülen die Anziehungskräfte der Micellen zu den Wassermolekülen und die der letzteren zu den Salzmolekülen entgegen. Da nun die Resultante dieser Kräfte in verschiedener Entfernung von den Micellen im Allgemeinen verschiedene Werthe besitzen wird, so muss auch die Vertheilung der Salz- und Wassermolekülen in verschiedenen Abständen von den Micellen eine verschiedene sein.

Es sind nun in dieser Beziehung namentlich folgende Fälle zu unterscheiden, die für das osmotische Verhalten der betreffenden Substanz, wie wir noch sehen werden, von grösster Wichtigkeit sind: Entweder wird überhaupt kein Salz von dem quellungsfähigen Körper aufgenommen, oder eine verdünntere oder eine gleich concentrirte oder endlich eine concentrirtere Lösung desselben. In den 3 letzteren Fällen können wir natürlich durch direkte Beobachtung über die Vertheilung der Salzmoleküle in den Wasserhüllen der Micellen keinen Aufschluss erlangen. Es ist jedoch wohl anzunehmen, dass bei Aufnahme einer verdünnteren Lösung, in der unmittelbaren Umgebung der Micellen reines Wasser oder jedenfalls sehr verdünnte Lösung sich befindet, und dass mit der Entfernung von diesen die Concentration der Lösung immer mehr zunimmt. Ebenso ist es nicht ausgeschlossen, dass bei der Aufnahme einer concentrirteren Lösung die Micellen gleichsam mit einem Panzer von Salzmolekülen umgeben sind und dass erst an diesen eine mit der Entfernung an Concentration abnehmende Lösung grenzt.

Was nun die in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen anlangt, so fehlen uns für pflanzliche Substanzen allerdings genaue quantitative Bestimmungen noch gänzlich. Doch lässt sich auch jetzt schon mit Sicherheit behaupten, dass sowohl die Aufnahme einer concentrirteren als auch die einer verdünnteren Lösung tatsächlich stattfindet. Das erstere wurde von NAEGELI constatirt, der, als er in ein und dieselbe Menge Kalilauge zu verschiedenen Zeiten Stärkekörner eintrug, eine stetige Abnahme der Quellungserscheinungen nachweisen konnte, offenbar weil eine allmähliche Verdünnung der Lösung durch die quellenden Stärkekörper bewirkt wurde. Auf der anderen Seite beobachtete REINKE, wie sich aus

einer concentrirten Lösung von Glaubersalz Krystalle ausschieden als trockene gehäutete Erbsen in dieselbe gebracht wurden. Ebenso verhält sich auch der Alkohol, denn als REINKE trockene Erbsen längere Zeit lang in 50% Alkohol belassen hatte, war die Concentration der überstehenden Flüssigkeit so sehr erhöht, dass keine Quellung mehr in derselben stattfand.

Ferner beruhen aber auch die in der heutigen mikroskopischen Technik zu so grosser Bedeutung gelangten Tinctionsmethoden sicher zum grössten Theile darauf, dass die verschiedenen quellungsfähigen Substanzen des Thier- und Pflanzenkörpers die betreffenden Farbstoffe in verschiedener Menge in sich aufnehmen.

Durch die in Wasser gelösten Stoffe kann nun ferner eine Änderung der Quellungs-capacität bewirkt werden. Es werden zunächst Stoffe, die gar nicht von der quellenden Substanz aufgenommen werden, diesem vermöge ihrer Wasser anziehenden Kraft Wasser zu entziehen suchen. In gleicher Weise werden aber auch solche Stoffe, die in geringerer Menge aufgenommen werden, als sie in der umgebenden Lösung enthalten sind, eine Veränderung der Quellungs-capacität bewirken, wie denn auch in der That Alkohol, Glycerin und concentrirte Salzlösungen der im Wasser gequollenen Zellmembran Wasser zu entziehen vermögen. Im entgegengesetzten Sinne müssen nun im Allgemeinen die in concentrirterer Lösung aufgenommenen Stoffe wirken, wenn sie selbst eine starke Anziehung zum Wasser besitzen. In dieser Weise dürfte die stärkere Quellung der Stärkekörper und Zellmembranen in verdünnten Alkalien und Säuren, soweit sie durch nachheriges Auswaschen wieder rückgängig gemacht werden kann, ihre Erklärung finden. Bei der starken Quellung in concentrirten Alkalien und Säuren, die auch nach Uebertragung in reines Wasser erhalten bleibt, scheint es geboten mit NAEGELI eine Zertrümmerung der Micellen oder auch vielleicht zunächst nur der Micellverbände anzunehmen.

Endlich kann aber auch die Einlagerung solcher Substanzen, die von Wasser nicht benetzt werden, eine Herabdrückung der Quellungs-capacität bewirken; so nimmt man ja in der That an, dass die geringe Quellungsfähigkeit der Cuticula und der verkorkten Membranen auf Einlagerung eines Fettes beruht.

6. Theorie der osmotischen Erscheinungen.

Wenn ein gequollener Körper zwei verschiedene Salzlösungen oder Lösungen von verschiedener Concentration von einander trennt, so werden durch denselben Bewegungen der Salz- und Wassermoleküle stattfinden, die als diosmotische oder auch kürzer als osmotische Strömungen bezeichnet werden. Da alle Stoffwanderungen von Zelle zu Zelle wesentlich durch osmotische Strömungen bewirkt werden, so wollen wir auf die Theorie dieser Erscheinung, wie sie namentlich durch PFEFFER begründet ist, etwas näher eingehen.

Wir haben nun zunächst 3 Wege zu unterscheiden auf denen Wasser und darin gelöste Stoffe eine quellungsfähige Membran zu durchdringen vermögen.

Zunächst wäre es denkbar und ist auch in der That von PFEFFER als möglich hingestellt, dass eine Bewegung durch die Micellen selbst stattfinde (diagramatische Osmose nach PFEFFER). NAEGELI (I, 132) führt jedoch verschiedene Gründe an, die es wahrscheinlich machen, dass das in den Micellen enthaltene Wasser in diesen ebenso, wie das Krystallwasser in den Krystallen, sehr fest gebunden ist und dass eine Wanderung durch die Micellen nicht stattfinden kann. Da nun ferner alle osmotischen Erscheinungen ohne die Annahme einer Wande-

rung durch die Micellen hindurch erklärt werden können, scheint es mir nicht geboten, auf diesen Punkt näher einzugehen.

Nehmen wir also an, dass nur eine Bewegung um die Micellen herum stattfindet, so wird sich die Osmose sehr verschieden abspielen, je nachdem in der betreffenden Membran Canäle vorhanden sind, in denen die Salzmolekeln dieselbe zu durchwandern vermögen, ohne jemals in das Bereich der von den Micellen auf dieselben ausgeübten Molekularkräfte zu gelangen, oder ob nur eine Bewegung innerhalb der molecularen Wirkungssphären der Micellen möglich ist. PFEFFER (I, 41) unterscheidet hiernach zwischen »capillarer« und »molecularer Osmose«.

Was nun zunächst die erstere anlangt, so findet dieselbe in gleicher Weise statt, wie die Diffusion oder die Bewegung von Salzmolekeln ohne Anwesenheit einer trennenden Membran. Es findet hier ein Austausch von Salz- und Wassermolekeln statt, ohne dass aber auf irgend einer Seite eine Volumzunahme stattfände. Eine solche capillare Osmose findet nun in den meist zu osmotischen Versuchen benutzten thierischen Membranen jedenfalls gleichzeitig mit molecularer Osmose statt, sie ist aber bei den Niederschlagsmembranen von Ferrocyan kupfer etc. und bei der Plasmamembran, dem osmotisch wichtigsten Theile der lebenden Pflanzenzelle, ausgeschlossen.

Bei dieser ist nur molekulare Osmose möglich, die auch allein im Stande ist, eine einseitige Bewegung und, wenn die eine Lösung in einem begrenzten Raume sich befindet, Druckkräfte hervorzubringen. Betrachten wir nun zunächst die Osmose durch eine Membran, die auf ihrer einen Seite mit reinem Wasser, auf der anderen mit einer Salzlösung gefüllt ist und nehmen ferner an, dass in irgend welcher Weise eine Drucksteigerung durch die osmotischen Strömungen verhindert wird. Wir haben dann den obigen Erörterungen über Aufnahme gelöster Stoffe durch quellungsfähige Körper gemäss (cf. p. 666) 4 verschiedene Fälle zu unterscheiden: Wenn zunächst die Salzmolekeln gar nicht in die Membran eindringen, so wird an der Grenze zwischen Membran und Salzlösung eine Zone (Diffusionszone nach PFEFFER) entstehen, in der der Uebergang von dem unter der Wirkung der Micellen stehenden Wasser zur Salzlösung stattfindet. Hier wird die Letztere in Folge der wasseranziehenden Kraft der Salzmolekeln fortwährend Wasser an sich ziehen, das durch einen Zustrom aus der Membran und der auf der anderen Seite derselben befindlichen Flüssigkeit fortwährend ersetzt wird. Es muss so also ein constanter Wasserstrom durch die Membran hindurch nach der Salzlösung hin stattfinden, der so lange andauert, bis die Salzlösung so verdünnt geworden ist, dass die wasseranziehende Kraft derselben den Filtrationswiderstand der Membran nicht mehr zu überwinden vermag.

Nimmt nun aber die betreffende Membran Salzlösung zwar auf, aber in geringerer Concentration, als die der angrenzenden Lösung, so können wir zunächst einmal annehmen, dass die Concentration der Lösung innerhalb der ganzen Ausdehnung der Micellarinterstitien dieselbe wäre. Es wird sich dann offenbar zwischen der Membran und der Lösung eine Diffusionszone bilden, in der die concentrirte Lösung in die verdünntere übergeht und dieser wie in dem soeben besprochenen Falle Wasser zu entziehen sucht. Es wird so wiederum ein Wasserstrom nach der Salzlösung hin erzeugt, der um so stärker sein muss, je grösser der Concentrationsunterschied in der Diffusionszone ist.

In Wirklichkeit wird sich die Bewegung nun allerdings viel complicirter gestalten, da wohl im Allgemeinen die Micellen zunächst von reinem Wasser oder

sehr verdünnter Lösung umgeben sein werden und in der Mitte zwischen zwei Micellen die Concentration der Lösung eine bedeutend grössere, vielleicht der Concentration der Membran angrenzenden Lösung gleich sein wird. Es wird dann jedes Micell von einer Diffusionszone umgeben sein und in der Umgebung der Micellen eine vorwiegende Wasserströmung nach der Lösung hin eintreten, während in der Mitte der intermicellaren Canäle um so mehr ein einfacher Austausch von Wasser und Salzmolekeln nach den Diffusionsgesetzen stattfindet, je höher die Concentration der Lösung in derselben ist.

In dem dritten der pag. 666 aufgeführten Fälle, wo die Lösung von dem quellenden Körper in gleicher Concentration aufgenommen wird, wo die Micellen also gar keinen verändernden Einfluss auf die Concentration der Lösung ausüben, wird offenbar eine Diffusionszone in dem vorhin gekennzeichneten Sinne überhaupt nicht zu Stande kommen, es wird ein Austausch von Salz und Wasser einfach nach den Diffusionsgesetzen stattfinden, ebenso als wenn die trennende Membran nicht vorhanden wäre.

In dem letzten Falle endlich, wo eine concentrirtere Lösung aufgenommen wird, muss ganz entsprechend dem zweiten Falle in der unmittelbaren Umgebung der Micellen eine überwiegende Wanderung von Salzmolekeln stattfinden, während der Stoffaustausch mit der Entfernung von den Micellen immer mehr der gewöhnlichen Diffusion sich nähert.

7. Osmose unter Druck.

Ein für das Verständniß der Mechanik der Pflanzenzelle wichtiger Fall ist nun der, dass die quellungsfähige Membran die osmotisch wirksame Lösung vollständig umschließt und auch im imbibirten Zustande eine grosse Festigkeit besitzt. Es wird dann mit der Volumzunahme derselben ein Druck auf die Membran ausgeübt, dem die elastische Spannung der letzteren entgegenwirkt. Offenbar wird ferner durch die Spannung der Membran eine nach aussen gerichtete Filtrationsströmung veranlasst und die maximale Druckhöhe wird erreicht sein, wenn der nach aussen gerichtete Filtrationsstrom dem durch die osmotische Wirkung der Lösung erzeugten Einstrome gleich geworden ist.

Für den uns namentlich interessirenden Fall, bei dem kein Durchtritt des osmotisch wirksamen Stoffes stattfindet, müssen nun offenbar beide Strömungen in denselben Bahnen stattfinden und, da sie mithin auch gleiche Widerstände zu überwinden haben, so muss, wenn die Gleichheit der nach aussen und nach innen gerichteten Strömungen oder die Maximadrückhöhe erreicht ist, auch die Spannung der Zellmembranen der osmotischen Kraft der Lösung gleich geworden sein. Es leuchtet ferner ein, dass in diesem Falle der Maximadruck auch unabhängig ist von der Beschaffenheit der Membran und für ein und dieselbe Lösung in verschiedenen Membranen dieselbe sein muss. Es wird eben bei einer Membran mit grösserem Filtrationswiderstand die Druckhöhe viel langsamer wachsen, es wird aber auch hier ein Gleichgewichtszustand nicht eher eintreten, als bis die Spannung der Membran der wasseranziehenden Kraft der Lösung gleich geworden ist.

Treten nun mit ein und derselben Membran verschiedene Lösungen in Beührung, so kann natürlich für diese die osmotische Wirksamkeit derselben eine sehr verschiedene sein. Es ist aber keineswegs gestattet, aus der grösseren oder geringeren Permeabilität einen Schluss auf die relative Grösse der Salzmoleküle zu ziehen, denn die die Grösse der Permeabilität bedingende Gestalt und

Constitution der Diffusionszone ist nicht von der Grösse der Salzmolekeln, sondern von den zwischen Micellen, Salz- und Wassermolekeln obwaltenden Molekularkräften abhängig. Es ist aber sehr wohl möglich, dass ein Körper mit kleinen Molekeln von einer Membran gar nicht aufgenommen wird, die ein anderer mit bedeutend grösseren Molekeln leicht durchwandert.

Für die Mechanik der Zelle ist nun wieder der Fall von besonderem Interesse, dass eine Membran in Gestalt eines geschlossenen Schlauches die eine Lösung vollkommen umschliesst, während sich ausserhalb derselben eine andere Lösung befindet. Offenbar werden dann beide Lösungen Wasser an sich ziehen. Ist nun zunächst die wasseranziehende Kraft der inneren Lösung grösser, so muss ein Wasserstrom nach dieser gerichtet sein. Dadurch wird dann die Membran ausgedehnt und ein Filtrationsdruck erzeugt, der ebenso, wie die wasseranziehende Kraft der äusseren Lösung, der inneren Lösung das Wasser zu entziehen sucht. Es wird nun offenbar ein Gleichgewichtszustand eintreten, wenn die Summe aus der wasseranziehenden Kraft der äusseren Lösung und der Spannung der Zellmembran der wasseranziehenden Kraft der inneren Lösung gleich geworden ist. Die Spannung der Zellmembran in diesem Stadium wird also direct die Differenz zwischen der wasseranziehenden Kraft der inneren und der äusseren Lösung angeben.

Besitzt nun aber die trennende Membran die Fähigkeit, einem Drucke sofort durch entsprechendes Wachsthum nachzugeben, ohne dass dabei eine Spannung eintrate, so wird die Ausdehnung derselben offenbar so lange fort dauern müssen, bis die innere Lösung durch Wasseraufnahme so sehr verdünnt ist, dass die wasseranziehende Kraft der inneren und der äusseren Lösung gleich geworden ist. Kennen wir nun die Concentration dieser Lösungen, die von DE VRIES als isotonisch (von τος gleich und τόνος Spannung) bezeichnet werden, so kann man die relative Grösse der wasseranziehenden Kraft verschiedener Stoffe auf diese Weise berechnen. Wir werden später sehen, wie die Pflanzenzelle selbst dem genannten Forscher ein Mittel geboten hat, um derartige Berechnungen mit grosser Genauigkeit auszuführen.

8. Experimentelles über Osmose.

Während man nun früher vorwiegend mit thierischen Häuten oder Pergamentpapier, die jedenfalls auch im hohen Grade capillare Osmose gestatten, osmotische Untersuchungen anstellte, wurde zuerst von TRAUBE (I) auf das eigenthümliche Verhalten der Niederschlagsmembranen aufmerksam gemacht. Eine solche Niederschlagsmembran entsteht z. B., wenn man einen Krystall von gelbem Blutlaugensalz in eine mässig verdünnte Lösung von Kupfervitriol bringt. Dieselbe besteht in diesem Falle natürlich aus Ferrocyan kupfer und umgibt zunächst den Krystall als braune Hülle, und, da sie sowohl für Kupfervitriol als auch für Ferrocyanikalium, die beiden »Membranogene«, so gut wie impermeabel ist, trennt sie diese scharf von einander. Als quellungsfähiger Körper ist diese Membran jedoch durchlässig für Wasser und die stärker wasseranziehende Kraft der den Krystall umgebenden concentrirten Lösung von Ferrocyanikalium bewirkt einen Wasserstrom in das Innere des von der Niederschlagsmembran umschlossenen Raumes. Dadurch wird nun diese aber alsbald gesprengt; die durch die Oeffnung heraustrretende Flüssigkeit umgibt sich jedoch sofort mit einer neuen Niederschlagsmembran; diese Membran wird dann alsbald an einer Stelle wieder zersprengt und erhält abermals einen neuen Aus-

wuchs, und es muss sich dieser Process so lange wiederholen, bis endlich innerhalb und ausserhalb der Zelle gleicher Druck herrscht.

Da nun die durch diese Niederschlagsmembranen gebildeten blasenartigen Körper mit den thierischen und pflanzlichen Zellen in mancher Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit haben, so wurden sie von TRAUBE als anorganische Zellen bezeichnet; von anderen Autoren wurde auch häufig der Ausdruck künstliche Zellen für dieselben angewandt.

Solche anorganischen Zellen kann man übrigens durch sehr verschiedenartige Substanzen erhalten; sehr zweckmässig ist z. B. auch das von TRAUBE (I, 58) vorgeschlagene Recept, nach dem ein Tropfen aus 5 Thln. flüssigem Leim (β -Leim), 1 Thl. Gelatine, 5 Thln. Rohrzucker und einer Spur Kupfersulfat in eine concentrirte Lösung von Gerbsäure eingetragen wird. Die Niederschlagsmembran besteht in diesem Falle natürlich aus gerbsaurem Leim und gerbsaurem Kupfer, von denen letzteres die Festigkeit der Membran erhöht, während der Rohrzucker nur zur Beschleunigung des Wachsthums der Zelle dient; um die Zelle endlich besser sichtbar zu machen, kann man auch noch durch Zusatz von etwas Eosin eine Rothfärbung derselben bewirken.

Die Gerbsäure-Leim-Zellen sind auch dadurch besonders interessant, dass sie sicher durch Intussusception wachsen; dasselbe gilt übrigens, wie von REINKE (V) gezeigt wurde, von den anorganischen Zellen, die durch Eintragen von Krystallen von Kupfersulfat oder Kobalthlorid in verdünnter Wasserglaslösung erzeugt werden.

An dieser Stelle ist nun namentlich hervorzuheben, dass die Niederschlagsmembranen sich den meisten thierischen Häuten gegenüber durch hohe Impermeabilität auszeichnen; sind sie doch für die Membranogene, die durch jene sich mit Leichtigkeit zu bewegen vermögen, nur in ganz geringem Grade permeabel. Da die Niederschlagsmembranen jedoch viel zu fein sind, um irgendwie erhebliche Druckkräfte auszuhalten, konnten dieselben natürlich nicht direct zu osmotischen Versuchen verwandt werden.

Es ist nun das Verdienst PFEFFER's, eine höchst sinnreiche Methode erdacht zu haben, welche es möglich macht, mit Hilfe eben dieser Niederschlagsmembranen Druckkräfte von mehreren Atmosphären hervorzubringen. Er erreichte dies dadurch, dass er die Niederschlagsmembranen einer festen, aber leicht permeablen Masse ein- oder auflagerte, und zwar erwiesen sich hierzu als sehr brauchbar die Thonzyylinder, die bei galvanischen Batterien Verwendung finden. Dieselben wurden, nachdem in ihrem Inneren die Niederschlagsmembran (meist von Ferrocyan kupfer) erzeugt war, mit der auf ihr osmotisches Verhalten zu prüfenden Lösung gefüllt und dann am oberen Ende mit einem geeigneten Manometer in Verbindung gebracht, das zugleich einen luftdichten Abschluss bewirkte.

PFEFFER konnte nun mit Hilfe dieses Apparates constatiren, dass in der That durch osmotische Strömungen sehr hohe Druckkräfte hervorgebracht werden können. Und zwar gelang es ihm nachzuweisen, dass nicht nur die Colloide¹⁾ im Stande sind, hohe osmotische Druckkräfte hervorzubringen, dass vielmehr die Lösungen krystallinischer Substanzen hierzu noch in viel höherem Grade befähigt sind. Es musste dies früheren Forschern eben deswegen entgehen, weil die von ihnen benutzten Membranen für die genannten Körper viel zu leicht

¹⁾ Die von GRAHAM herrührende Eintheilung in Colloide und Krystalloide ist jetzt zwar nicht mehr in aller Strenge durchführbar; immerhin bezeichnet man aber Körper, die schwer durch thierische Hämpe oder Pergamentpapier diosmiren und nicht krystallisfähig sind, wie Eiweiss, Gummi, Kiesel säure etc. als Colloide, im Gegensatz zu den krystallisirenden und leicht diosmirenden Krystalloiden. Letzterer Ausdruck hat hier natürlich eine ganz andere Bedeutung, als ihm NAEGELI gab, der die quellungsfähigen Krystalle als Krystalloide bezeichnet.

durchlässig sind, während durch die Ferrocyan kupfermembran, wie PFEFFER gezeigt hat, von den untersuchten Salzen nur ganz minimale Quantitäten hindurchtreten. Zur Demonstration dieser Verhältnisse mag die beistehende von PFEFFER (I, 731) aus seinen Versuchen abgeleitete Tabelle dienen, die die durch 6 proc. Lösungen von verschiedenen Substanzen bewirkten Maximaldruckhöhen in cm Quecksilber für die in der Ueberschrift bemerkten Membranen angibt. In derselben ist nur der Druck für den Salpeter in der Ferrocyan kupfermembran berechnet, da jedoch PFEFFER bei einer 3,3 proc. Lösung bereits einen Druck von 436,8 cm Hg tatsächlich beobachtete, so dürfte der angegebene Werth eher zu klein als zu gross sein.

	Thierblase.	Pergam. Papier	Cu ₂ FeCys
Gummi arabicum . . .	13,2	17,9	25,9
Flüssiger Leim . . .	15,4	21,3	23,7
Rohrzucker . . .	14,5	29,0	287,7
Salpeter	8,9	20,4	700 (?)

Kapitel 2.

Die physikalischen Eigenschaften der Zellmembran.

1. Specifisches Gewicht.

Eine genaue Bestimmung des specifischen Gewichtes der Zellmembran bietet weit grössere Schwierigkeiten, als dies auf den ersten Blick scheinen möchte, und zwar werden dieselben namentlich dadurch veranlasst, dass es sehr schwer ist, von einem beliebigen Pflanzentheile denjenigen Theil des Gesamtvolumens zu bestimmen, der von der Zellmembran eingenommen wird. Auf der anderen Seite ist jedoch gerade die genaue Kenntniss des specifischen Gewichtes der Zellmembran deswegen von Wichtigkeit, weil sich aus diesem und dem Trockengewicht eines beliebigen Pflanzentheiles von bestimmtem Volumen das Verhältniss zwischen Membran und Lumen in sehr einfacher Weise berechnen lässt.

Zu diesem Zwecke wurde denn auch in der That zuerst von SACHS (VI, 326) eine genauere Bestimmung des specifischen Gewichtes der verholzten Zellmembran vorgenommen, und zwar verfuhr er hierbei in der Weise, dass er feine Querschnitte, aus denen durch Kochen die Luft entfernt war, in Lösungen von bekanntem specifischen Gewichte brachte und beobachtete, ob sie darin aufstiegen oder untersanken. SACHS fand nun, dass feine Holzquerschnitte von *Abies pectinata* in Lösungen vom specifischen Gewicht 1,56 langsam untersanken und schliesst daraus, dass das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran nahezu 1,56 beträgt oder vielleicht ein wenig grösser ist.

Aehnliche Resultate erhielt sodann R. HARTIG (I, 14), der Holz und Rinde verschiedener einheimischer Bäume in gleicher Weise untersuchte. In Lösungen, deren specifisches Gewicht 1,57 betrug, beobachtete er in allen Fällen ein Steigen der Querschnitte, nur die Buchenrinde sank darin zu Boden, was HARTIG auf den reichen Aschengehalt derselben zurückführt.

Demgegenüber hat neuerdings HENZE (I) eine Reihe von diesbezüglichen Bestimmungen vorgenommen, nach denen das specifische Gewicht der Zellmembran nicht unbeträchtlich höhere Werthe besitzen und zwischen 1,60 und 1,63 liegen soll. Es ist nun zwar wohl nicht ausgeschlossen, dass in der That, wie dies auch von HENZE angenommen wird, die abweichenden Resultate von SACHS

dadurch veranlasst wurden, dass die betreffenden Schnitte noch kleine Luftblasen enthielten; möglich scheint es mir jedoch auch, dass eine andere, bisher nicht beachtete Fehlerquelle die Resultate beeinflusst hat; da nämlich die genannten Autoren mit verschiedenen Salzen operirt haben (SACHS und R. HARTIG mit Kalknitrat und Zinknitrat, HENZE mit Jodkalium), so ist es sehr wohl möglich, dass die betreffenden Holzstücke aus den Salzlösungen in ihre Micellarinterstitien eine Lösung von abweichender Concentration aufnahmen; offenbar muss doch, wenn z. B. eine verdünntere Lösung imbibirt wird, das specifische Gewicht der Zellmembran zu gering gefunden werden. Da nun aber HENZE auch nach anderen Untersuchungsmethoden, die allerdings wohl auch mit ziemlich beträchtlichen Beobachtungsfehlern verbunden waren, ebenfalls über 1,62 liegende Werthe für das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran gefunden hat, so müssen wir, solange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, annehmen, dass die durch Jodkaliumlösung erhaltenen Resultate als die zuverlässigsten zu betrachten sind und dass das specifische Gewicht der trockenen Zellmembran in der That über 1,6 beträgt.

Bemerken will ich schliesslich noch, dass nach weiteren Untersuchungen von HENZE zwischen dem Aschengehalt der Membran und dem specifischen Gewicht derselben keine Beziehungen bestehen sollen und dass ferner das specifische Gewicht der gereinigten Cellulose im Mittel 1,630 betragen soll.

2. Die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran.

Da eine der wichtigsten Functionen der Zellmembran darin besteht, der Zelle und dem aus Zellen aufgebauten Organismus die nötige Festigkeit zu gewähren, so müssen natürlich die mechanischen Eigenschaften derselben ein ganz besonderes Interesse beanspruchen, und zwar kommen in dieser Beziehung namentlich die Dehnbarkeit, die Tragfähigkeit und die absolute Festigkeit in Betracht. Zur Bestimmung der ersteren kann nun die grösste Längenausdehnung dienen, welcher die betreffende Membran fähig ist und die also kurz vor dem Zerreissen eintritt; man drückt dieselbe wohl am zweckmässigsten in Prozenten der Gesamtlänge aus. Ein Maass für die Tragfähigkeit bietet ferner der Tragmodul, welcher dasjenige in Kgr. ausgedrückte Gewicht bezeichnet, welches ein Stab oder Riemen von 1 Millim. Querschnitt auszuhalten vermag, bevor er eine merkliche dauernde Verlängerung erfährt, über die Elastizitätsgrenze hinaus ausgedehnt ist. Zur Bestimmung der absoluten Festigkeit dient dann endlich der Festigkeitsmodul, welcher das zum Zerreissen des gleichen Stabes nothwendige Gewicht angibt.

Zuverlässige Bestimmungen dieser Grössen liegen nun zur Zeit namentlich für die Membranen der Bast- und Collenchymzellen vor, die ja auch deshalb besonders von Wichtigkeit sind, weil diese Zellen, wie zuerst von SCHWENDENER (III) gezeigt wurde, als die specifisch mechanischen Zellen aufzufassen sind.

Für die Bastzellen wurde nun zuerst von SCHWENDENER (III, 9) die bemerkenswerthe Thatsache festgestellt, dass dieselben eine ganz bedeutende Tragfähigkeit besitzen und in dieser Beziehung selbst dem Schmiedeeisen nicht nachstehen; lag doch die Grösse des Tragmoduls der Bastzellmembranen durchschnittlich zwischen 15 und 20, während der des Schmiedeeisens 13—21 beträgt. Bei *Pincenectia* fand SCHWENDENER sogar einen Tragmodul von 25, der dem des gehämmerten Stahles gleichkommt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen der Zellmembran und den Metallen

besteht aber darin, dass die erstere bei einer die Elasticitätsgrenze nur wenig überschreitenden Belastung zerrissen wird, während beim Eisen der Festigkeitsmodul den Tragmodul meist um mehr als das Doppelte übertrifft. Ferner ist die Membran der untersuchten Bastzellen auch durch eine bedeutend grössere Dehnbarkeit ausgezeichnet; dieselbe beträgt nach den Untersuchungen von SCHWENDENER gewöhnlich ca. 1—1,5% (bei *Secale cereale* zur Zeit der Fruchtreife 0,5%), während die Dehnbarkeit des Schmiedeeisens 0,1% nicht übersteigt.

Ganz entsprechende Resultate fand übrigens später auch WEINZIERL (I, 411) bei der Untersuchung verschiedener Bastsorten; nur bei einigen weniger stark entwickelten Bastzellen beobachtete er eine beträchtlich grössere Dehnbarkeit von 4—6%.

Ganz anders verhält sich nun aber nach den Untersuchungen von AMBRONN (II) die Membran der Collenchymzellen, die namentlich den jugendlichen noch wachsenden Pflanzenteilen ihre Festigkeit verleiht. Diese besitzt zwar auch einen relativ hohen Festigkeitsmodul (8—14), wird aber bereits durch eine sehr geringe Belastung über die Elasticitätsgrenze hinaus ausgedehnt, so dass der Tragmodul kleiner als 3 gefunden wurde. Die Dehnbarkeit der Membran der typischen Collenchymzellen ist keine sehr grosse, sie beträgt nach AMBRONN ungefähr 1,5 bis 2,5%.

Im Anschluss an diese ausschliesslich an Phanerogamen angestellten Messungen mögen zunächst noch die von FIRTSCH (I, 88) an *Polytrichum* ausgeführten Bestimmungen hier Erwähnung finden: nach diesen besitzen namentlich die mechanischen Zellen der *Seta* nicht unbeträchtliche Festigkeit. FIRTSCH bestimmte den Festigkeitsmodul derselben zu 11,5 während derselbe im Stämmchen nur 7,5 betragen soll.

Was nun ferner die nicht specifisch mechanischen Zellen anlangt, so liegen über diese nur wenige zuverlässige Untersuchungen vor; immerhin lässt sich doch aus den Angaben von WEINZIERL (I), LUCAS (I), HABERLANDT (III, 108) u. a. entnehmen, dass dieselben im Allgemeinen sowohl bezüglich ihrer Tragfähigkeit, als auch bezüglich der absoluten Festigkeit den Membranen der Stercomzellen wesentlich nachstehen und häufig eine bedeutend grössere Dehnbarkeit wie diese besitzen.

So hat zunächst SCHWENDENER (IV, 850) einige parenchymatische Zellen des Markes und der Rinde in dieser Hinsicht untersucht und den Festigkeitsmodul zu 0,8—3,0 bestimmt bei einer Dehnbarkeit von 12—20%. Eine noch etwas grössere Dehnbarkeit hat neuerdings EICHHOLZ (I, 561) in den Fruchtklappen von *Impatiens* an der unter der äusseren Epidermis gelegenen Schwellenschicht constatirt; er beobachtete, dass bei dieser allein durch den Turgor eine Ausdehnung von 25% bewirkt wurde, womit aber wahrscheinlich die äusserste Grenze der Dehnbarkeit für diese Zellen noch nicht erreicht ist.

Eine ganz bedeutend grössere Dehnbarkeit war übrigens bereits früher von PFEFFER (IX, 106) an den Staubfäden von *Cynara Scolymus* nachgewiesen worden; dieselbe betrug hier sicher über 100%. Aehnlich verhält sich nach Untersuchungen von HABERLANDT (III, 106) der sogenannte Markstrang von *Usnea barbata*; der genannte Autor beobachtete bei diesem in einem Falle sogar eine Dehnbarkeit von 110% bei einem Festigkeitsmodul von 1,7; bei einer Ausdehnung von 20% war hier die Elasticitätsgrenze noch nicht überschritten.

Auf der anderen Seite scheinen nun übrigens auch solche Zellen, die sicher keine mechanische Bedeutung besitzen, in manchen Fällen trotzdem durch eine ganz beträchtliche Festigkeit ausgezeichnet zu sein; ob allerdings der Festigkeits-

modul bei diesen, wie dies von HABERLANDT (III, 108) für die Samenhaare von *Asclepias* angegeben wird, bis auf 40,6 steigen kann, scheint mir noch der Bestätigung zu bedürfen.

Von Interesse wäre es nun noch zu erfahren, ob mit den chemischen Metamorphosen der Zellmembran bestimmte Änderungen der mechanischen Eigenschaften Hand in Hand gehen. Nach den vorliegenden Untersuchungen scheint nun zunächst mit der Verholzung keineswegs eine besondere Erhöhung der Tragfähigkeit und Festigkeit verbunden zu sein, wie dies mehrfach behauptet wurde; denn mehrere der festesten Bastsorten geben die Reactionen der reinen Cellulose; auf der anderen Seite gibt es allerdings auch verholzte Bastarten mit hohem Tragmodul und Festigkeitsmodul.

Für die verkorkten Membranen wurde sodann von SCHWENDENER (I, 40) nachgewiesen, dass dieselben in den meisten Fällen einen ziemlich bedeutenden Festigkeitsmodul (6—8) und eine relativ geringe Dehnbarkeit (ca. 2%) besitzen nur ausnahmsweise wurde eine höhere Dehnbarkeit gefunden, so z. B. bei dem Kork von *Prunus avium* eine solche von 10—12%.

Besonders beachtenswerth scheint mir jedoch in dieser Beziehung die von PFEFFER constatirte Thatsache, dass in den Staubfäden der *Cynareae* auch die verholzten Elemente des Gefäßbündels und die Cuticula eine hohe Dehnbarkeit besitzen sollen.

Von Interesse ist nun ferner die Frage, in welchem Verhältnisse die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran zu dem Wassergehalt derselben stehen. Die in dieser Beziehung angestellten Untersuchungen haben ergeben, dass die Dehnbarkeit mit dem Austrocknen der Membran abnimmt, die Tragfähigkeit und Festigkeit aber zunimmt. So fand zunächst REINKE (I, 30) bei einem feuchten Streifen von *Laminaria*-Laub den Festigkeitsmodul 1, während ein Streifen aus lufttrockenem Materiale den Festigkeitsmodul 10 besass; die Dehnbarkeit hatte mit der Quellung um das 60-fache abgenommen. Aehnliche Resultate erhielt WEINZIERL (I, 411) auch bei den echten Bastzellen, wenn auch bei diesen, der geringeren Quellungsähnlichkeit entsprechend, die Unterschiede bedeutend geringer ausfielen. WEINZIERL beobachtete z. B. bei den Bastzellen von *Phormium tenax*, dass beim Austrocknen der Tragmodul von 20,33 auf 24,0 und der Festigkeitsmodul von 25,41 auf 27,0 wuchs, die Dehnbarkeit aber von 1,3% auf 1,13% sank.

Ebenso wie bei den nicht regulären Krystallen werden nun endlich die mechanischen Eigenschaften auch innerhalb ein und derselben Zellmembran mit der Richtung wechseln; leider ist jedoch bislang noch nicht gelungen direkte Messungen in dieser Hinsicht anzustellen. Einerseits spricht jedoch die sogleich zu besprechende optische Anisotropie der Zellmembranen, sowie die ungleiche Quellungsähnlichkeit derselben in den verschiedenen Richtungen auch für entsprechende Differenzen der mechanischen Eigenschaften, andererseits kann auch aus den Gestaltveränderungen, die manche Zellen in Folge ihrer Turgescenz erfahren, auf eine ungleiche Dehnbarkeit in den verschiedenen Richtungen geschlossen werden (cf. PFEFFER IV, 12).

3. Optisches Verhalten der Zellmembran.

1. Unter den optischen Eigenschaften der Zellmembran dürfte zunächst das Brechungsvermögen derselben einiges Interesse bieten. Leider liegen jedoch über dieses genaue quantitative Bestimmungen zur Zeit nicht vor. Aus der ver-

schiedenen Schärfe, mit der sich die verschiedenen Membranen gegen Wasser, Glycerin und andere Einschlusßflüssigkeiten abheben, lässt sich aber schon jetzt der Schluss ziehen, das der Brechungsindex der verschiedenen Zellwandungen sehr differirende Werthe besitzt und sich, wie dies ja auch nicht anders zu erwarten ist, bei den stark gequollenen Cellulosemodifikationen von dem des Wassers nur wenig unterscheidet. Ebenso dürfte es nun ferner wohl sehr wahrscheinlich erscheinen, dass auch mit der Verholzung und Verkorkung der Zellmembran eine constante Aenderung des Brechungsindex verbunden sein möchte. Bei dem gänzlichen Mangel diesbezüglicher Untersuchungen lassen sich jedoch in dieser Hinsicht noch keine zuverlässigen Angaben machen.

Daraus, dass die meisten Zellmembranen bei der Einbettung in Canadabalsam ganz oder nahezu unsichtbar werden, folgt nun übrigens, dass die absolute Grösse des Brechungsindex der trockenen Zellmembranen im allgemeinen mit dem des Canadabalsams (ca. 1,54) ungefähr übereinstimmt.

2. Dem soeben besprochenen Gegenstande gegenüber verlangt nun das Verhalten der Zellmembran gegen das polarisierte Licht eine etwas eingehendere Besprechung, da über dieses bereits eine ganze Anzahl von Untersuchungen vorliegt, die auch schon einige interessante Aufschlüsse über den feineren Bau der Zellmembran geliefert haben, wenn auch gerade die interessantesten Fragen meist noch nicht mit genügender Sicherheit haben entschieden werden können.

Zunächst ist die Frage von Interesse, ob alle vegetabilischen Zellmembranen durch optische Anisotropie ausgezeichnet sind. Während nun diese Frage bereits von H. VON MOHL im positiven Sinne entschieden wurde, giebt neuerdings N. J. C. MÜLLER (I) an, dass alle jugendlichen Zellmembranen isotrop oder nur sehr schwach anisotrop sein sollten; nach DIPPEL (VI, 323) soll sogar das Cambium stets vollkommen isotrop sein. Demgegenüber konnte ich mich nun aber bei den Cambiumzellen von *Cytisus Laburnum* bei der Beobachtung mit einem Gypsplättchen Roth I. Ordnung mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass sowohl durch die tangentialen als auch die radialem Wände eine Aenderung der durch das Gypsplättchen bewirkten Interferenzfarbe hervorgerufen wurde, und es scheint mir denn auch zweifelhaft, ob es überhaupt vollkommen isotrope Zellmembranen giebt. Immerhin steht aber soviel fest, dass die Anisotropie der jugendlichen Membranen stets eine äusserst schwache ist.

Ebenso wie die Letzteren verhalten sich nun ferner auch die stark quellungsfähigen Cellulosemodifikationen, wie z. B. die Membranen der *Fucoideen* und die schleimartigen Oberhäute vieler Samen und Früchte. Doch ist auch bei diesen meist noch eine geringe Anisotropie zu constatiren; die schleimartige Oberfläche der Sporen von *Marsilia* zeigt sogar ganz beträchtliche Doppelbrechung, während allerdings an dem die Früchte erfüllenden Schleime keine Anisotropie nachzuweisen ist.

Was nun ferner die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen innerhalb der verschiedenen anisotropen Membranen anlangt, so kann dieselbe am zweckmässigsten durch Vergleichung derselben mit einem durch Zug doppelbrechend gemachten Körper, wie Kautschuk oder Gelatine, bestimmt werden, und zwar soll im Folgenden, der NAEGEL'schen Terminologie entsprechend (cf. NAEGEL und SCHWENDENER I, 313), angenommen werden, dass in diesen die grösste Achse des optischen Elasticitätsellipsoids der Zugrichtung parallel läuft. Durch eine solche Vergleichung, die leicht mit Hilfe eines Gypsplättchens ausgeführt werden kann,

lässt sich nun zunächst für jeden beliebigen Schnitt die Orientierung der wirk samen Elasticitätsellipse feststellen und aus der Bestimmung von mindestens 2 auf einander senkrecht stehenden Ellipsen ergiebt sich dann die Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids, das im Allgemeinen jedenfalls dreiachsig ist, so dass an demselben eine kleinste, mittlere und grösste Achse unterschieden werden kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle bemerken, dass man mehrfach auch von der Vergleichung mit Krystallen ausgegangen ist und auch die Lage der Achsenebene und die Grösse des Axenwinkels zu bestimmen gesucht hat, obwohl diese Grössen wohl nur geringe theoretische Bedeutung haben. Unzureichend ist aber, wie dies schon von NAEGEL (VIII, 301) dargethan wurde, die von MOHL eingeführte Bezeichnungsweise von negativer und positiver Reaction; denn abgesehen davon, dass sie auf einer unrichtigen Vergleichung mit den Krystallen beruht, ist sie auch deshalb zu verwerfen, weil sie die grosse Mannigfaltigkeit, in der das optische Elasticitätsellipsoid in den verschiedenen Membranen orientirt sein kann, nicht auszudrücken gestattet.

Die Orientirung des optischen Elasticitäts-Ellipsoids innerhalb der vegetabilischen Membranen ist nun stets eine solche, dass die Achsen derselben mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen; und zwar ist eine Achse stets genau radial gerichtet, so dass die beiden anderen in die Tangentialebene fallen, in der sie bald genau transversal und longitudinal, bald in schiefer Richtung verlaufen.

Was nun die relative Grösse der optischen Elasticitätsachsen anlangt, so ist zunächst beachtenswerth, dass bei der weitaus grössten Anzahl der Fälle die Radialachse die kleinste ist, so dass also ein Querschnitt durch eine Zelle über einem Gypsplättchen im Allgemeinen eine entgegengesetzte Farbenvertheilung in den verschiedenen Quadranten zeigen muss, wie die Stärkekörner.

Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht jedoch zunächst die meisten verkorkten Membranen, bei denen, ebenso wie bei den Stärkekörnern, die grösste Achse des optischen Elasticitäts-Ellipsoids in die Radialrichtung fällt; und zwar gilt dies sowohl von den verkorkten Wänden der Epidermiszellen, als auch von den Korkzellen; auch an den Membranen der Schutzscheide der Luftwurzeln von *Brosimum spurium* konnte ich ein gleiches Verhalten beobachten. Jedoch verhalten sich auch wieder nicht alle verkorkten Membranen gleichartig, so beobachtete STRASBURGER (I, 212) dass bei der Cuticula von *Viscum album* in den älteren Schichten wieder eine Umkehrung der auf dem Querschnitt wirksamen Elasticitätsellipse stattfindet. Aehnliches konnte ich an den Korkzellen einer *Dracaena spec.* und von *Cytisus Laburnum* beobachten. Nach DIPPEL (VI, 306) soll sogar durch einfache Behandlung der verkorkten Zellen mit Kalilauge eine Umkehrung der optischen Achsen bewirkt werden können.

Auf der anderen Seite ist nun übrigens auch bei einer Anzahl nicht verkorkter Membranen die Radialachse die grösste: so namentlich bei einer Anzahl von Algen, wie z. B. *Caulerpa* und *Bryopsis*.

Auch für *Vaucheria* wird dasselbe Verhalten von N. J. C. MÜLLER (I, 5) angegeben; eine daraufhin untersuchte nicht näher bestimmte Species dieser Gattung zeigte mir jedoch die normale Orientirung der optischen Achsen.

Bezüglich der beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen ist nun zunächst hervorzuheben, dass in allen denjenigen Zellen, die bei irgend welcher Behandlung Streifung erkennen lassen, stets eine Achse diesen Streifensystemen parallel geht. Dasselbe gilt auch von den leistenförmigen Verdickungen der Zellmembran, und zwar verläuft bei diesen stets die längere der beiden tangentialen Achse den Verdickungsleisten parallel. Ferner fällt bei denjenigen Membranen, welche Tüpfel besitzen, die in irgend einer Richtung

in die Länge gestreckt sind, mögen dieselben nun oval oder spaltenförmig sein, stets ebenfalls die grössere der tangentialen Achsen mit dieser Richtung zusammen (cf. DIPPEL VI, 310, und A. ZIMMERMANN III).

Ausserdem können nun übrigens auch während des Wachsthums der Zellen an ein und derselben Membran die beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen eine Umlagerung erfahren. Solche Fälle wurden namentlich neuerdings von N. J. C. MÜLLER (I) beobachtet; ich erwähne von denselben nur die Membranen von *Nitella*, bei denen die grössere der beiden tangentialen Achsen zunächst der Längsrichtung der Zellen parallel laufen, später aber senkrecht auf derselben stehen soll.

Sodann will ich nun gleich an dieser Stelle bemerken, dass auch eine Beziehung zwischen den optischen Elasticitätsachsen und der Quellungsrichtung der verschiedenen Membranen besteht und dass namentlich in den hygroskopischen Pflanzenteilen häufig ein ganz abweichender Verlauf der optischen Achsen beobachtet wird. So zeigt z. B. der untere Theil der einzelligen Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias*, der stark hygroskopisch ist und durch seine Krümmungen das Auseinanderspreizen der Samenhaare bewirkt, auf der einen Seite entgegengesetztes optisches Verhalten wie auf der anderen, und zwar ist hier die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen eine solche, dass die kleinste Achse mit der Richtung der stärksten Quellung zusammenfällt. Ein gleiches optisches Verhalten konnte außerdem auch bereits bei einer Anzahl anderer hygroskopischer Pflanzenteile beobachtet werden (cf. ZIMMERMANN II).

Schliesslich wollen wir nun noch auf die Frage eingehen, durch welche Ursache die optische Anisotropie der Zellmembran bewirkt wird, eine Frage, die bislang noch nicht endgültig entschieden werden konnte. Während man jedoch bis vor kurzem, der von NÄGELI (VIII) aufgestellten Theorie entsprechend, fast allgemein annahm, dass die Micellen sich wie kleine Krystalle verhalten und selbst doppelbrechend sein sollten, hat neuerdings diejenige Theorie, welche den Grund der Anisotropie in die Anordnung der Micellen verlegt, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewonnen. NÄGELI stützte sich nämlich bei seiner Theorie namentlich auf die Beobachtung, dass die Zellmembranen durch Zug und Druck keine Änderung ihrer optischen Eigenschaften erfahren sollten; demgegenüber haben nun aber die neueren Untersuchungen ergeben, dass diese optische Indifferenz gegen mechanische Eingriffe jedenfalls bei einer ganz beträchtlichen Anzahl thierischer und pflanzlicher Membranen nicht vorhanden ist, dass dieselben vielmehr durch Spannungen ganz gleichartige Änderungen ihrer optischen Eigenschaften erleiden, wie die anorganischen Substanzen (cf. V. v. EBNER I und ZIMMERMANN IV). In manchen Fällen liess sich sogar durch Dehnung eine vollkommene Umkehrung der optischen Achsen bewirken.

Wenn wir nun aber auch annehmen, dass die Anisotropie der Zellmembran durch die gesetzmässige Anordnung der an sich isotropen Micellen hervorgebracht wird, so lässt sich die Ursache dieser gesetzmässigen Anordnung zur Zeit noch nicht mit Sicherheit angeben. Nur soviel kann schon jetzt als feststehend gelten, dass die Schichtenspannung und überhaupt solche Spannungen, die eine Gegenspannung voraussetzen, hier nicht in Betracht kommen können. Denn einerseits reagiren meist ganze Membrancomplexe gleichartig, andererseits ist auch eine sehr weit gehende Zerkleinerung der Membranen möglich, ohne dass die optischen Eigenschaften derselben eine Änderung erfahren.

Am wahrscheinlichsten scheint es mir dagegen nach den vorliegenden Unter-

suchungen, dass sich die Micellen in den vegetabilischen Membranen in einem gewissen labilen Gleichgewichtszustande befinden, der in diesen durch die beim Wachsthum der Membran vorhandenen Spannungen veranlasst wird, ähnlich wie ein halbfüssiger oder stark quellungsfähiger Körper, dadurch dass derselbe im gespannten Zustande, sei es durch Temperaturniedrigung, sei es durch Wasserverlust, fest wird, eine dauernde Anisotropie erhalten kann (cf. N. J. C. MÜLLER, II). Hierfür spricht auch die sogleich noch näher zu besprechende Contraction, die viele Membranen bei der starken Quellung in Säuren und Alkalien erfahren.

Ein tieferer Einblick in die Mechanik dieser Vorgänge kann nun allerdings erst gewonnen werden, wenn die Wachsthumsmechanik der Zellmembran genauer erforscht sein wird. Auf alle Fälle dürfte es aber jetzt schon als wahrscheinlich erscheinen, dass auch umgekehrt eine eingehendere Berücksichtigung der optischen Verhältnisse für die Erklärung der Wachsthumsvorgänge der Zellmembran von Bedeutung sein wird.

4. Quellungserscheinungen und osmotisches Verhalten der Zellmembran.

Wie bereits pag. 661 erwähnt wurde, bezeichnet man als Quellungs-capacität einer Substanz das Verhältniss zwischen dem während des Quellungsmaximums innerhalb derselben enthaltenen Wasser zu der Trockensubstanz derselben. Diese Grösse ist nun für die verschiedenen Membranen eine sehr verschiedene; das eine Extrem bilden in dieser Hinsicht die schleimartigen Membranen, wie z. B. die von *Laminaria*, die nach REINKE (I, 9) dem Gewicht nach die dreifache Menge ihrer Trockensubstanz an Wasser aufzunehmen vermögen. Auf der anderen Seite sind dagegen die verkorkten Membranen einer nur ganz geringen Wasseraufnahme fähig. Dass dieselben aber auch nicht gänzlich wasserfrei sind, wurde von PEEFER (III, 49) in sehr einfacher Weise dadurch demonstriert, dass er auf die spaltöffnungsfreie Oberseite von verschiedenen Blättern, angefeuchtete Krystalle von Kochsalz oder Zucker legte, die dann durch die Cuticula hindurch Wasser aus dem Blatte aufnahmen. In vielen Fällen wird allerdings durch Wachstüberzüge eine Benetzung der Cuticula ganz verhindert.

Genauere quantitative Bestimmungen der Wassercapacität der Zellmembranen liegen zur Zeit nur für die verholzten Membranen vor. Dieselben wurden zuerst von SACHS (VI, 307) bei *Pinus silvestris*, *Abies pectinata* und *Prunus domestica* vorgenommen. Nach diesen Untersuchungen vermögen nun die Membranen dieser Pflanzen im Mittel 48,2% ihres Trockengewichtes an Wasser aufzunehmen.

Nicht unbeträchtlich höhere Werthe hat jedoch später R. HARTIG (I, 15 und 64) für die Membranen verschiedener Laubhölzer erhalten. So soll namentlich der Splint des Eichenholzes durch eine sehr hohe Wassercapacität ausgezeichnet sein und im vollständig gesättigten Zustande 92% seines Trockengewichtes an Wasser enthalten.

Ebenso wie das Wasser können nun aber auch verschiedene in diesem gelöste Stoffe in die Zellmembran eindringen. Dies lässt sich für die meisten Farbstoffe, die zum grössten Theile nicht nur die Membran selbst färben, sondern auch dieselbe durchwandern und eine Tinction der Inhaltsstoffe bewirken, mit Leichtigkeit demonstrieren. Ebenso verhält sich nun die Zellmembran auch gegen verschiedene Salze, Säuren und organische Substanzen, und es ist zur Zeit von keinem in Wasser löslichen Stoff constatirt, dass er nicht in die Cellulosemembran einzudringen vermöchte. Es können sogar auch Stoffe, die wie die

ätherischen Oele in Wasser unlöslich sind, durch die Zellmembran hindurchtreten, wenn diese zuvor mit einem Lösungsmittel für die betreffenden Substanzen durchtränkt ist. So ist es ja bekannt, dass einerseits ätherische Oele, wie Nelkenöl oder Origanumöl, auch in vollständig geschlossene Zellen eindringen, wenn diese zuvor in Alkohol entwässert waren und dass andererseits auch durch die mit Nelkenöl durchtränkte Membran Canadabalsam hindurchzutreten vermag. Es verhalten sich nun übrigens in dieser Beziehung keineswegs alle Membranen gleichartig, vielmehr sind namentlich die verkorkten Wandungen durch grosse Impermeabilität ausgezeichnet. Man kann sich hiervon z. B. leicht überzeugen, wenn man unverletzte Blätter von *Elodea canadensis* nach der Fixirung durch Alkohol in eine beliebige Farbstofflösung einträgt; man wird dann stets finden, dass die Farbstofflösung ganz allmählich von der Schnittfläche aus vordringt. Es lässt sich in gleicher Weise auch leicht nachweisen, dass selbst die Stamm spitze von einer relativ sehr schwer permeablen Membran nach aussen abgeschlossen ist.

Zu bemerken ist nun ferner noch, dass verschiedene Stoffe, wie namentlich die meisten Säuren, die Alkalien, Chlorzink und Kaliumquecksilberjodid, eine zum Theil sehr bedeutende Vergrößerung der Quellungscapacität bewirken können. Die durch diese Verbindungen bewirkte starke Quellung kann sogar schliesslich bis zur vollständigen Lösung gesteigert werden, der aber stets eine Zerstörung der feineren Structur der betreffenden Membran vorausgeht.

Von Interesse ist in dieser Hinsicht auch, dass, wie durch von HÖHNEL (VI) zuerst nachgewiesen wurde, bei dieser starken Quellung häufig in gewissen Richtungen eine Contraction stattfindet; so ist bei den meisten in die Länge gestreckten Zellen bei der Quellung in concentrirter Schwefelsäure eine ziemlich beträchtliche Contraction in der Längsrichtung zu constatiren. Es ist diese Beobachtung um so interessanter, als die eintretende Contraction, wie bereits ange deutet wurde, ganz den Spannungen entspricht, welche man nach der optischen Reaction in denselben voraussetzen müsste, denn es reagiren dieselben in der That in ganz derselben Weise, wie ein in der Längsrichtung ausgedehnter Gelatinstreifen.

Endlich will ich von den Quellungserscheinungen an dieser Stelle nur noch hervorheben, dass bei den meisten Zellen die Wassereinlagerung ganz vorwiegend in der Radialrichtung geschieht, während sich in der Longitudinalrichtung derselben meist gar keine oder eine nur sehr geringe Quellung constatiren lässt. Sehr abweichend verhalten sich jedoch in dieser Beziehung die in den verschiedenen hygrokopischen Pflanzenteilen enthaltenen Zellmembranen, die ich mit Rücksicht auf ihre grosse Mannigfaltigkeit im folgenden Kapitel gesondert besprechen werde.

Kapitel 3.

Die hygrokopischen Pflanzenteile.

Da wie wir im vorigen Kapitel sahen alle Zellmembranen quellungsfähig sind und folglich auch je nach dem Wassergehalt ein verschiedenes Volumen besitzen, müsste sich auch — vom rein theoretischen Standpunkte — jedes beliebige Membranstück zu einem Hygrometer oder Hygroskop verwenden lassen. Dennoch scheint es mir geboten, abweichend von dem Sprachgebrauch der Chemiker, die bekanntlich das Wort hygrokopisch ungefähr in dem gleichen Sinne wie

Wasser anziehend gebrauchen, eine Zellmembran oder einen Complex von Membranen nur dann als hygrokopisch zu bezeichnen, wenn bei diesem mit dem Wechsel des Wassergehaltes keine harmonische Verkleinerung oder Vergrößerung stattfindet, sondern sofort in die Augen fallende Gestaltveränderungen, wie Krümmungen, Drehungen und dergl. eintreten.

Eine etwas eingehendere Besprechung dieser hygrokopischen Gebilde scheint mir um so mehr von Interesse, als diese meist eine für die Erhaltung und Fortpflanzung der Pflanze wichtige biologische Bedeutung besitzen und bisher noch keine umfassende Behandlung gefunden haben. Wir wollen nun zunächst die direct zu beobachtenden Gestaltveränderungen und die biologische Bedeutung der wichtigsten hygrokopischen Gebilde besprechen und dann die mechanische Erklärung der verschiedenen Bewegungserscheinungen, soweit dieselbe bisher durch zuverlässige Untersuchungen gewonnen werden konnte, zu geben versuchen.

I. Was nun zunächst die vegetativen Organe der Kormophyten anlangt, so sind bei diesen hygrokopische Erscheinungen nur ganz ausnahmsweise anzutreffen. Das bekannteste Beispiel dieser Art bildet die *Anastatica hierochuntica*, die gewöhnlich fälschlich als »Rose von Jericho« bezeichnet wird. Bei dieser Pflanze neigen sich bekanntlich alle Seitenzweige, die im feuchten Zustande weit auseinander spreizen, beim Austrocknen derartig zusammen, dass die ganze oberirdische Pflanze jetzt zu einer Kugel zusammengeballt erscheint. Man hat deshalb auch früher meist angenommen, dass durch diese hygrokopische Zusammenballung das Fortrollen der Pflanze durch den Wind und somit auch die Verbreitung der Samen derselben beschleunigt werden möchte. Nach neueren Untersuchungen von VOLKENS (II, 84) findet aber eine Loslösung der ausgetrockneten Pflanzen aus dem Boden an den natürlichen Standorten derselben niemals statt, und es ist der hygrokopische Mechanismus nach seinen Ausführungen als ein Schutzmittel gegen die unzeitige Ausstreuung der Samen während der regenlosen Periode anzusehen, ähnlich wie bei der »wahren Jerichorose« (*Asteriscus pygmaeus*) durch die im trockenen Zustande derselben zusammengekrümmten Involucralblätter eine Ausstreuung der Samen während der trockenen Jahreszeit verhindert wird (VOLKENS II, 85).

Aehnlich wie *Anastatica hierochuntica* verhält sich nun auch *Selaginella lepidophylla*; doch findet bei dieser die Einkrümmung der Aeste auch an der lebenden Pflanze statt, so dass dieselbe wohl sicher als ein Schutzmittel gegen allzu starke Austrocknung anzusehen ist.

Die gleiche Function hat nun ferner auch der Einrollungsmechanismus, der an verschiedenen Steppengräsern zu beobachten ist und, wie von TSCHIRCH (III) gezeigt wurde, ebenfalls in den meisten Fällen durch einen Wechsel des Wassergehaltes hervorgebracht wird.

Aehnlich verhalten sich endlich auch die Blätter von *Polytrichum juniperinum*, die, wie von FIRTSCH (I, 93) nachgewiesen wurde, bei Wassermangel nicht nur charnierartig zusammenklappen, sondern auch durch eigenthümliche Krümmungen fest an den Stengel angepresst werden, von dem sie im feuchten Zustande wagrecht abstehen.

Viel häufiger sind nun aber ferner hygrokopische Mechanismen an den Fortpflanzungsorganen anzutreffen. So geschieht zunächst das Öffnen der Antheren fast allgemein durch hygrokopische Spannungen; eine Ausnahme bilden in dieser Hinsicht nur die *Ericaceen*, bei denen das Freilegen der Pollen-

körner durch Löcher bewirkt wird, die durch Resorption bestimmter Gewebe-
partien entstehen (cf. SCHINZ I und LECLERC DU SABLON I). Offenbar wird durch
diesen hygroskopischen Mechanismus das Ausstreuen der gegen Benetzung sehr
empfindlichen Pollenkörper bei feuchtem Wetter verhindert.

Bei den reifen Früchten wird sodann ebenfalls zunächst das Oeffnen der Fruchtwandung und die Isolirung der reifen Samen von der Mutterpflanze in den meisten Fällen durch hygroskopische Spannungen bewirkt; und zwar geschieht dies meist in der Weise, dass mit dem Austrocknen die Lostrennung der Samen eintritt; von STEINBRINCK (III) wurde jedoch gezeigt, dass bei verschiedenen *Veronica* spec. und ganz allgemein bei *Mesembryanthemum* die Samen bei der Befruchtung frei gelegt werden. Dasselbe findet nach VOLKENS (II, 85) auch bei *Fagonia* und *Zygophyllum* statt.

Ausser den zur Isolirung der Samen dienenden hygroskopischen Spannungen findet man nun übrigens ferner an den reifen Früchten häufig auch noch zu anderen Zwecken hygroskopische Eigenschaften ausgebildet. So dient die Hygroskopicität zunächst bei den meisten mit Haaren bedeckten Samen und Früchten dazu, die Verbreitungsfähigkeit derselben durch den Wind zu befördern. Wie nämlich zuerst durch HILDEBRAND (II) nachgewiesen wurde, sind diese Haare dadurch ausgezeichnet, dass entweder ihr unterster Theil stark hygroskopisch ist oder doch mit einem derartig functionirenden hygroskopischen Gewebe in Verbindung steht, dass die Haare, die im feuchten Zustande eng aneinander liegen, beim Austrocknen nach allen Richtungen weit auseinanderspreizen, wodurch sie natürlich erst in den Stand gesetzt werden dem Winde eine genügende Angriffsfläche zu bieten. Zu den Gebilden der ersten Art gehören z. B. die bereits erwähnten Samen-Haare von *Epilobium* und *Asclepias*, zu denen der letzteren die Früchte von *Leontodon taraxaum* und *Tragopogon pratense*.

In anderen Fällen werden ferner beim Austrocknen der betreffenden Früchte Spannungen erzeugt, die die Samen weit fortzuschleudern im Stande sind, und zwar zeigen die zu diesem Zwecke ausgebildeten Mechanismen auch in ihrer äusseren Erscheinung eine grosse Mannigfaltigkeit; ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Kapseln von *Viola tricolor*, die Hülsen der *Papilionaceen* und die Früchte der *Geraniaceen*, muss aber bezüglich weiterer Details auf die einschlägige Litteratur verweisen (cf. HILDEBRAND I, STEINBRINCK I—V, EICHHOLZ I u. a.)

Das eigenthümlichste Verhalten zeigen aber endlich die Früchte von *Erodium* und verschiedenen *Gramineen* (*Avena sterilis*, *Stipa pennata* u. a.), die mit Hilfe ihrer geknieten und im unteren Theile tordirten Gränen sich bei abwechselnder Befeuchtung und Austrocknung spontan in den Erdboden hineinzubohren vermögen (cf. FR. DARWIN I u. ZIMMERMANN I, 36).

Von den *Pteridophyten* erwähne ich sodann die Elateren der *Equisetum* spec., die wohl, wie von DE BARY zuerst ausgesprochen wurde, dazu dienen, immer eine Anzahl von Sporen an einander zuketten, damit die streng diöcischen Prothallien nicht in zu weiter Entfernung von einander zur Entwicklung gelangen.

Von den *Moosen* ist ferner bekannt, dass die Seta häufig hygroskopische Torsionen zeigt, wie z. B. bei *Funaria hygrometrica*; ob aber diese Torsionen eine biologische Bedeutung besitzen, lässt sich zur Zeit noch nicht angeben. Dahingegen spielt das hygroskopische Peristom der Mooskapseln jedenfalls bei dem Oeffnen derselben eine wichtige Rolle und schützt außerdem, da es sich bei feuchter Witterung schliesst, die Sporen vor unzeitiger Benetzung.

Endlich besitzen nun aber auch für die Lostrennung und Ausstreuung

der Pilzsporen hygroskopische Spannungen eine grosse Bedeutung. Ich erwähne in dieser Beziehung nur, dass z. B. die Conidienträger der *Peronosporeen* sich beim Austrocknen ähnlich wie die Seta von *Funaria hygrometrica* um ihre Achse drehen sollen; doch geschieht diese Torsion mit solcher Energie, dass die reifen Sporen durch dieselbe weit fortgeschleudert wurden (cf. DE BARY I, 76). Sodann spielt auch bei vielen *Myxomyceten* die Hygroskopicität des Capillitiums bei der Isolirung der Sporen eine wichtige Rolle.

II. Bei der Besprechung der Mechanik der hygroskopischen Erscheinungen werde ich mich nur auf die an Früchten zu beobachtenden Mechanismen beschränken, da wir über diese namentlich in Folge der Untersuchungen von STEINBRINCK (I—V) und EICHHOLZ (I) am besten unterrichtet sind.¹⁾

Es verdient nun in dieser Beziehung zunächst hervorgehoben zu werden, dass in allen bisher beobachteten Fällen die Hygroskopicität ganz ausschliesslich auf der ungleichen Quellungsfähigkeit der betreffenden Membranen beruht und dass der Plasmakörper und der sonstige Inhalt der Zellen niemals bei dem Mechanismus mit betheiligt ist.

Von STEINBRINCK (I u. V) wurde ferner zuerst gezeigt, dass in sehr vielen Fällen die hygroskopischen Krümmungen dadurch hervorgebracht werden, dass in den betreffenden Organen eine Kreuzung der dynamisch wirk-samen Zellen stattfindet. Es verlaufen dann stets diejenigen Zellen, die im ausgetrockneten Organ auf der concaven Seite liegen, senkrecht zur Krümmungs-ebene und wirken also durch ihre starke Contraction in der Querrichtung, die in Folge der Kreuzung mit der Längsrichtung der auf der convexen Seite gelegenen Zellen zusammenfällt.

Offenbar muss nun aber, wie neuerdings von EICHHOLZ (I, 550) hervorgehoben wurde, wenn beide Zellschichten vollständig gleichartig sind, durch die starke Quercontraction der zweiten Zellschicht eine Krümmung eintreten, die nach der entgegengesetzten Seite gerichtet ist und deren Krümmungsebene auf der der ersten senkrecht steht.

In manchen Fällen findet auch in der That eine solche doppelte Krümmung statt; namentlich dann, wenn die betreffenden Pflanzenteile im feuchten Zustande stark gewölbt sind, wie z. B. die meisten *Papilionaceen*-Hülsen; bei diesen werden durch die starke Quercontraction der Epidermiszellen die Hülsenklappen gerade gestreckt und durch die Quercontraction der senkrecht zu jener verlaufenden Hartschichtzellen die scheinbaren Torsionen der Hülsenklappen be-wirkt (cf. ZIMMERMANN I, 25, und STEINBRINCK II).

In den meisten Fällen wird nun allerdings eine solche doppelte Krümmung dadurch vermieden, dass entweder die eine Zellschicht bedeutend grössere Festigkeit besitzt oder durch grössere Quercontraction ausgezeichnet ist (cf. EICHHOLZ I, 350). Diese ungleiche Quellungsfähigkeit geht in manchen Fällen auch mit chemischen Differenzen, namentlich ungleicher Verholzung, Hand in Hand; in verschiedenen Fällen lassen sich aber solche Differenzen nicht nachweisen, so dass auf dieselben wohl überhaupt kein grosses Gewicht zu legen ist.

Bei einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Pflanzen sind nun aber ferner hygroskopische Krümmungen zu beobachten, ohne dass eine Kreuzung der

¹⁾ Die umfangreiche Arbeit von LECLERC DU SABLON (II) über diesen Gegenstand enthält wenig Neues und viel Unrichtiges (cf. STEINBRINCK IV und EICHHOLZ I).

dynamisch wirksamen Zellen stattfände; so verlaufen z. B. in den Theilfruchtschnäbeln von *Geranium* alle dickwandigen Zellen, die, wie sich leicht zeigen lässt, allein bei dem hygroskopischen Mechanismus in Betracht kommen, der Längsrichtung des Schnabels parallel und müssen sich somit in dieser Richtung beim Austrocknen ungleich stark conthiren. Eine genauere Untersuchung dieser Zellen hat denn auch zu dem Ergebniss geführt, dass mit dieser ungleichen Quellungsfähigkeit in der Längsrichtung anatomische Differenzen Hand in Hand gehen, dass bei den auf der Aussenseite des Theilfruchtschnabels gelegenen Zellen, die beim Austrocknen auf die concave Seite zu liegen kommen, die Tüpfel transversal gestellt sind, während dieselben in der anderen Hälfte des Theilfruchtschnabels entweder longitudinal oder in rechtsschiefen Spiralen verlaufen (cf. A. ZIMMERMANN I, 31). Es wurde nun aus diesen und einer Anzahl entsprechender Beobachtungen der Schluss gezogen, dass zwischen der Richtung der Tüpfel und der Quellungsfähigkeit eine derartige Beziehung bestehen möchte, dass stets senkrecht zur ersteren die stärkste Quellung stattfindet. Für die Richtigkeit dieses Satzes wurden später von EICHHOLZ (I) zahlreiche neue Belege erbracht. Dieser fand, dass ganz allgemein, wenn die dynamisch wirksamen Zellen einander parallel laufen, die stärker contractionsfähigen Zellen transversal gestellte Tüpfel besitzen, während die auf der convexen Seite liegenden Zellen sich in ihren Eigenschaften mehr den echten mechanischen Zellen nähern. EICHHOLZ unterscheidet deshalb auch zwischen specifisch dynamischen und dynamo-statischen Zellen; letztere bilden den Uebergang zu den gewöhnlichen Stereomzellen.

Die Beziehung zwischen der Tüpfelrichtung und der Quellungsfähigkeit gewinnt noch an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass beide von der optischen Reaction der betreffenden Membranen abhängig sind, und es wird auch bei weiteren Untersuchungen über hygroskopische Mechanismen stets das optische Verhalten der betreffenden Membranen mit zu berücksichtigen sein. So hat dieselbe z. B. bei dem hygroskopischen Theile der Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias*, bei dem weder chemische Differenzen der verschiedenen Theile nachzuweisen sind, noch auch durch Tipfelung oder Streifung auf eine ungleiche Molecularstructur geschlossen werden kann, in der That bereits zu dem Ergebniss geführt dass mit der ungleichen Quellungsfähigkeit auch entsprechende optische Differenzen verbunden sind (cf. ZIMMERMANN III).

Schliesslich will ich noch bemerken, dass bei einer allerdings nur geringen Anzahl von hygroskopischen Pflanzenteilen — so namentlich bei den geknieten Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* eine echte Torsion zu beobachten ist. Eine genauere Untersuchung dieser Gebilde hat nun zu dem Ergebniss geführt, dass die Torsion derselben wenigstens zum Theil auf die Torsionskraft der mit spiraling verlaufenden Tüpfeln versehenen Zellen zurückzuführen ist. Diese Zellen, die bei den genannten beiden Arten den äusseren Theil der Granne einnehmen, zeigen nämlich auch im isolirten Zustande, ebenso wie die echten Bastzellen, beim Austrocknen und bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien ganz beträchtliche Drehungen, die auf eine ungleiche Quellungsfähigkeit und Festigkeit in den verschiedenen Richtungen zurückgeführt wurden (cf. ZIMMERMANN I, 14).

Kapitel 4.

Physikalische Eigenschaften des Plasmakörpers.

Unter den physikalischen Eigenschaften des Plasmakörpers verdient zunächst der Aggregatzustand desselben eingehende Besprechung.

In dieser Hinsicht mag nun zunächst hervorgehoben werden, dass es selbst bei manchen anorganischen Substanzen schwer ist, zwischen dem festen und dem flüssigen Aggregatzustande eine scharfe Grenze zu ziehen und dass auch bei diesen bereits ein intermediärer »weicher oder halbflüssiger« Aggregatzustand unterschieden wurde. Körper von dieser Beschaffenheit werden von PFAUNDLER (I, 253) »als Gemische aus festen Molekülen mit flüssigen, d. i. fortschreitenden Molekülen, welche mit den festen fortwährend ihre Stelle wechseln«, aufgefasst. Offenbar haben wir es nun aber bei den quellungsfähigen Körpern stets mit einem solchen Gemische zu thun, und es kann somit nicht auffallen, dass diese ebenfalls häufig einen halb flüssigen, halb festen Aggregatzustand besitzen.

Was nun speziell den Plasmakörper anlangt, so kann wohl soviel schon jetzt als sichergestellt gelten, dass die Grundmasse des Cytoplasmas eine flüssige oder zum mindesten nahezu flüssige Consistenz besitzt. Hierfür sprechen namentlich das schon von HOFMEISTER (I, 69) nachgewiesene Abrundungsbestreben isolirter Plasmakörper und die lebhaften Bewegungserscheinungen, die häufig innerhalb desselben beobachtet werden. Die letzteren scheinen selbst mit einer einigermaassen zähflüssigen Consistenz des Cytoplasmas nicht vereinbar.

Auf der anderen Seite bleibt nun allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Plasmakörper in manchen wasserarmen Zellen, so namentlich in denen der Samen, auch eine bedeutend festere Consistenz besitzt.

Ferner ist es natürlich auch sehr wohl möglich, dass in Zellen mit lebhafter Plasmaströmung der flüssigen Grundmasse des Plasmakörpers feste oder wenigstens nahezu feste Differenzirungen eingebettet sind. Was nun zunächst die in der Masse des Cytoplasmas beobachteten Differenzirungen anlangt, so fehlen uns in dieser Hinsicht alle sicheren Anhaltspunkte, ist es doch zur Zeit noch nicht einmal gelungen, die äussere Gestalt dieser Gebilde mit einiger Zuverlässigkeit klarzulegen (cf. pag. 506 und 568).

Ebenso ist es aber auch noch nicht möglich, über die verschiedenen plasmatischen Componenten des Zellkernes und der Chromatophoren eine einigermaassen sichere Entscheidung zu fällen, und ich will in dieser Hinsicht nur bemerken, dass von BERTHOLD (IV) neuerdings der Versuch gemacht wurde, unter der Annahme, dass der Plasmakörper sammt seinen plasmatischen Einschlüssen eine Emulsion von flüssiger Consistenz darstellt, die gesammten Bewegungsscheinungen und Metamorphosen des Plasmakörpers zu erklären.

Von besonderem Interesse ist nun noch die Frage, ob sich der Plasmakörper gegen heterogene Substanzen, also namentlich gegen die Zellmembran und den Zellsaft hin, durch eine Membran von festerer Consistenz abgrenzt. Offenbar kann zunächst aus der scharfen Abgrenzung, welche das Cytoplasma namentlich gegen den Zellsaft hin zeigt, nicht auf das Vorhandensein einer solchen Membran geschlossen werden, denn auch Flüssigkeiten, die sich nicht in jedem Verhältniss in einander lösen, wie z. B. Wasser und Aether, zeigen ebenfalls eine vollständig scharfe Abgrenzung gegen einander.

Ebenso ist bisher auch noch nicht gelungen, durch direkte Beobachtung das Vorhandensein einer solchen Membran mit voller Sicherheit nachzuweisen. Denn wenn auch in manchen Fällen, sowohl nach der Zellmembran, als auch nach dem Zellsaft hin (über letztere cf. SCHMITZ III, 167 und VIII, 26) im Cytoplasma eine hyalinere und optisch dichtere Schicht beobachtet wurde, so folgt hieraus doch natürlich noch nicht, dass diese Schicht durch eine festere Membran gebildet werden müsste.

Dagegen hat nun namentlich PFEFFER (I, 121) aus dem osmotischen Verhalten des Plasmakörpers, auf das wir jetzt näher eingehen wollen, auf das Vorhandensein solcher Membranen geschlossen, die er als innere und äussere Plasmamembran bezeichnet.

Bezüglich des osmotischen Verhaltens des Plasmakörpers verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass derselbe im lebenden Zustande für viele Stoffe gänzlich impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist, und zwar gilt dies auch für solche Substanzen, die von dem getöteten Plasma in grosser Menge aufgespeichert werden.

So wurde schon von NÄGELI (IX) constatirt, dass in Zellen mit gefärbtem Zellsaft der Plasmakörper stets vollkommen farblos ist, und dass ferner, wenn man durch Eintragen derselben in eine beliebige neutrale Salzlösung oder Glycerin den Plasmakörper zur Ablösung von der Zellmembran bringt, nur Wasser, nicht aber Farbstoff dem Zellsaft entzogen wird, so dass dieser im Verlauf des Prozesses immer dunkler gefärbt erscheint. Erst nach dem Absterben des Plasmakörpers verbreitet sich dann der Farbstoff über das ganze Präparat und bewirkt — wenigstens bei den Zellen aus dem Fruchtfleisch von *Ligustrum vulgare* — eine intensive Färbung des Zellkerns.

Ebenso konnte PFEFFER (I, 259), als er ein sorgfältig abgewaschenes Stück, das aus einer Zuckerrübe herausgeschnitten war, in reines Wasser brachte, in diesem auch nach 6 Stunden keine Spur von Zucker nachweisen.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte endlich auch H. DE VRIES bei seinen alsbald noch näher zu besprechenden Untersuchungen, aus denen hervorgeht, dass der Plasmakörper der meisten Zellen, solange dieselben in ihrer Lebensfähigkeit noch vollständig ungeschädigt sind, für viele sonst leicht diosmirende Salze, wie Kalisalpeter, Kochsalz etc. ganz impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist.

Auf der anderen Seite wurde nun aber auch nachgewiesen, dass gewisse Stoffe durch den Plasmakörper hindurchzutreten vermögen, ohne die Lebensfähigkeit desselben zu beeinträchtigen. So beobachtete zunächst PFEFFER (I, 140 und 157), dass bei den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*, die bekanntlich violetten Zellsaft besitzen, wenn man dieselben in ganz verdünnte Ammoniaklösung (1 Tropfen gewöhnlicher Lösung auf 15—30 Ccm. Wasser) bringt, dasselbe von dem Zellsaft aufgenommen wird, was sich aus der Blaufärbung des Zellsaftes ergiebt, ohne dass die Plasmaströmung sofort sistirt würde. Allmählich tritt dann allerdings eine Störung der Plasmaströmung ein, während dieselbe nach Entfernung des Ammoniaks durch Eintragen in reines Wasser alsbald wieder von neuem beginnt.

Neuerdings wurde nun aber von demselben Autor (cf. PFEFFER V) der interessante Nachweis geliefert, dass der lebensfähige Plasmakörper auch zahlreichen Anilinsfarben, die, wenn sie in ganz verdünnten Lösungen angewandt werden, die Lebensfähigkeit der Zelle nicht beeinträchtigen, den Durchtritt gestattet. Es

Wojewódzka i Miejska Biblioteka Publiczna
Im. E. Smołki w Opolu

nr Inv.:

Syg.: 90425/II

ZBIORY ŚLĄSKIE

Verlag von Eduard Trew.

Die

Glyco

Von

Dr. O. Jacobsen.

Prof. der Chemie in Rostock.

8. In Leinwandband gebunden Mk. 4.80.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen.

Verlag von EDUARD TREWENDT in Breslau:

Koerber, Dr. G. W., **Systema Lichenum Germanicae.**

Die Flechten Deutschlands systematisch geordnet und charakteristisch beschrieben. 1855. Gr. 8. Mit colorirten Stein-drucktafeln. Eleg. brosch. 24 Mk.

— — **Parerga lichenologica.** Ergänzungen zu Systema Lichenum Germanicae. 1865. Gr. 8. Eleg. brosch. 16 Mk.

Nitschke, Dr. Th., **Pyrenomycetes germanici.** Die Kern-pilze Deutschlands. 1867—1869. Gr. 8. Elegant brosch. Erster Band. Lieferung 1 und 2, à Lieferung 5 Mk.

Im Verlage von Eduard Trewendt in Breslau ist erschienen und durch alle Buchhand-lungen zu beziehen:

Obstbaulehre.

Erziehung und Pflege unserer Obstbäume und Fruchtsträucher
für Freunde des Obstbaues

kurz dargestellt von

G. Stöll,

Direktor des kgl. pomolog. Instituts in Proskau.

Mit 31 Holzschn. Gr. 8. 8 Bogen. Preis brosch. 2 Mk., eleg. geb. 3 Mk.

Geschmackvolle Einbanddecken

zur

Encyklopädie der Naturwissenschaften

liefert zum Preise von 2 Mark jede Buchhandlung.

Verlagsbuchhandlung Eduard Trewendt.