

3. G. Karsten: Ueber die Mangrovevegetation im malayischen Archipel.

(Vorläufige Mittheilung.)

(Mit Tafel XV.)

Eingegangen am 30. September 1890.

Ein Aufenthalt in Niederländisch-Indien bot mir die erwünschte Gelegenheit, eingehendere Untersuchungen anzustellen über diejenige Art der Küstenvegetation, die man unter dem Namen der Mangrovewaldung zusammenzufassen pflegt¹⁾. Zählen doch die morphologischen wie biologischen Eigenthümlichkeiten dieser Vegetation durchaus nicht zu den gut bekannten Gebieten der Botanik²⁾.

Den Hauptbestandtheil der Mangrovewaldungen bilden Angehörige der Rhizophoreen aus den Gattungen *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops* und *Kandelia*. Ferner gehören dorthin die Myrsinee *Aegiceras*; die Verbenacee *Avicennia* und die Myrtacee *Sonneratia*, *Lumnitzera* (eine Combretacee), *Scyphiphora* (eine Rubiacee), *Acanthus ilicifolius*, die Meliacee *Xylocarpus* (*Carapa* Bl.), endlich die stammlose Palme *Nipa fruticans*. Alle diese Pflanzen sind gesellig lebende Bäume oder Sträucher. Ihr Verbreitungsgebiet ist vor allem da gegeben, wo ein Fluss sein Wasser in's Meer ergießt und der Küste entlang mit dem Salzwasser vermischt, wo andererseits das Meerwasser täglich zwei Mal im Flusslaufe selbst hinaufsteigt; es ist die Region des Brakwassers.

Landeinwärts treten mit dem Schwinden des Salzgehaltes sehr bald andere Pflanzen in den Vordergrund, welche die genannten immer mehr verdrängen. Es sollen hier nur genannt sein: *Alstonia scholaris*, *Acrostichum inaequale*, *Flagellaria indica* und *minor*, *Derris uliginosa*, baumförmige Malvaceen etc.

So ist die Verbreitung der Mangrovewaldung auf einen sehr schmalen Landstrich beschränkt, auf der einen Seite von der wachsenden Tiefe des Meeres, auf der anderen von der vordringenden eigentlichen Landvegetation begrenzt. Es soll im Folgenden kurz gezeigt werden,

1) Mangro ursprünglich der Vulgärname für *Rhizophora Mangle* in Surinam. cf. RUMPHUS, Herbarium amboinense. lib. IV, pag. 110.

2) Die Wiedergabe einiger an Ort und Stelle aufgenommener, photographischer Habitusbilder muss auf die ausführliche Arbeit verspart bleiben.

welche Eigenschaften die Rhizophoren und ihre biologischen Verwandten befähigen, gerade diesen schmalen Küstenstrich ausschliesslich zu bewohnen, während sie eine kurze Strecke landeinwärts bereits der Concurrenz anderer Pflanzen unterliegen.

Wir beginnen mit der Entwicklung des Embryosackes der genannten Rhizophoreen¹⁾.

Die Ovula sämmtlicher Rhizophoreen besitzen zwei Integumente, die an der placentaren Wucherung als Ringwälle fast gleichzeitig auftreten (Fig. 1). Die Embryosack-Mutterzelle schneidet (meist 2) Tapetenzellen ab, doch dehnt sich der Embryosack alsbald selber so mächtig aus, dass er nicht nur diese, sondern den gesammten Scheitel des Nucellus verdrängt. Dieses Bild hat WARMING²⁾ zu dem Irrthum veranlasst, bei *Rhizophora Mangle* nur ein Integument anzunehmen, während das oben geschilderte Verhalten gerade hier sehr deutlich hervortritt³⁾.

Im Embryosack treten jetzt die zur Bildung des Eiapparates u. s. w. führenden Kerntheilungen in bekannter Weise auf, während die Resorption des Nucellus nach der Basis zu weiter fortschreitet. Doch bleibt es nicht hierbei, vielmehr sieht man den Embryosack auch die inneren Zellschichten des inneren Integumentes angreifen und bis auf eine dünne Zellenlage aufzehren (Fig. 2). Ja, bei *Bruguiera* wird sogar das innere Integument an einer Stelle gänzlich durchbrochen, der Embryosack tritt heraus und breitet sich zwischen innerem und äusserem Integumente aus, das erstere an einer Seite gegen die Wand drückend und langsam zerstörend. (Fig. 3 und 4).

Von den in je einer Blüthe angelegten 4—6 Samenknospen gelangt stets⁴⁾ nur eine einzige zur Weiterentwicklung, und durch die sehr ungleichmässige Ausbildung innerhalb derselben Blüthe wird die am weitesten vorgeschrittene wesentlich in Vortheil gesetzt. Nach erfolgter Befruchtung einer Eizelle werden unter starker Vermehrung des wandständigen Plasma und der aus dem Embryosackkern hervorgehenden Kerne schnell die letzten Ueberbleibsel des inneren Integumentes resorbirt. Das äussere Integument wächst activ sehr stark mit, (von einer passiven Dehnung durch das (noch nicht gebildete) Endosperm ist nichts zu bemerken) und verdrängt die nicht befruchteten oder schwächeren Schwesterovula vollkommen; ihre Reste sind noch lange

1) Ueber den Blütenbau und die Embryologie vergl. auch: BAILLON, Hist. des plantes. VI. Rhizophoracées. pag. 284 ff. WARMING, Trop. Fragmente. II. Aus ENGLER's botan. Jahrb. IV. pag. 519 ff. GOEBEL, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1. II. pag. 113 ff.

2) l. c., pag. 529.

3) Das Material von *Rhizophora Mangle* verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. SCHIMPER.

4) Sehr selten finden sich zwei Embryonen entwickelt, die aber nur kümmerlich gedeihen. cf. WARMING, l. c., pag. 537; ich fand das gleiche bei *Bruguiera Rheedii*.

wahrnehmbar. Erst bei beginnender Zellbildung um die freien, wandständigen Endospermkerne schreitet auch die so lange unthätig dicht unter der Mikropyle liegende Eizelle zur Theilung. In rascher Theilungsfolge ihrer Zellen¹⁾ bildet sie sich zu einem ungegliederten, rundlichen Zellcomplex um, der unmittelbar unter der Mikropyle liegend alsbald zwei Vegetationspunkte zeigt. Der in's Endosperm hineingerichtete Vegetationspunkt des Stammes lässt als seitliche Bildungen zwei bis vier Cotyledonen hervortreten, die alsbald den ganzen Innenraum des äusseren Integumentes ausfüllend als Saugorgane fungiren, während der nach der Mikropyle zu gerichtete Wurzelvegetationspunkt in kurzer Zeit dieselbe durchbricht und in's Freie tretend sich zu dem bekannten mehr oder weniger langen hypocotylen Gliede der Rhizophoreen²⁾ entwickelt.

Alle von der Mutterpflanze zugeführten Nährstoffe werden direct zum Ausbau dieses hypocotylen Gliedes verwandt. Dasselbe kann sehr bedeutende Länge erreichen (bis 1 m bei *Rhizophora mucronata*), doch ist der etwa durch ungünstige Verhältnisse schon im frühen Alter (z. B. 7—10 cm Länge des hypocotylen Gliedes bei vergleichenden Keimungsversuchen mit *Rh. mucronata*) von der Mutterpflanze getrennte Keimling ebenfalls befähigt, weiter zu wachsen³⁾. Es ist also die Möglichkeit, in sehr frühem Alter und ohne jedes Rubestadium als selbstständiges Individuum weiter zu gedeihen, das Ergebniss der geschilderten eigenartigen Embryo-Entwicklung.

Vergleichs halber mag hier der Entwicklungsgang bei einer systematisch nahe verwandten Pflanze, der nicht zur Mangrovevegetation gehörenden *Carallia integerrima*⁴⁾, angeführt werden.

Auch bei *Carallia* wird der von zwei Integumenten umhüllte Nucleus von dem sich mächtig ansdehnenden Embryosacke gänzlich verdrängt, so dass der Eiapparat unmittelbar unter der Mikropyle im inneren Integumente liegt, ebenso gelangt hier von den acht angelegten Samenknospen nur eine zur Ausbildung. Aber das innere Integument bleibt stets intact, es besitzt eine dem Embryosacke unmittelbar anliegende Schicht auffallend regelmässiger, niedriger, aber tiefer Zellen, die später in der Samenschale wieder zu erkennen sind. Der wohl ausgebildete, mit zwei Cotyledonen versehene Embryo bleibt in seinem die Samenknospe ganz erfüllenden Endosperme eingeschlossen; das Endosperm wird von der Mutterpflanze mit Reservestoffen gefüllt, welche nach einer kürzeren oder längeren Ruheperiode dem von der

1) Diese Darstellung bezieht sich besonders auf *Bruguiera*.

2) Das weitere vergl. bei GOEBEL, l. c.

3) cf. WARMING, l. c., pag. 536.

4) Das Material verdanke ich der Güte des Herrn Dr. TRIMEN, Director der Peradenyia gardens auf Ceylon.

Mutterpflanze längst getrennten Samen bei der Keimung zu Gute kommen.

Dieser Vergleich zeigt auf das beste, wie die zur Mangrovevegetation gehörenden Rhizophoreen ihren unter anderen Verhältnissen wachsenden Verwandten gegenüber den Entwicklungsgang geändert haben in der Weise, dass die befruchtete Eizelle in gerader Linie, mit Vermeidung aller Umwege und Ruhestadien, zu einem neuen, jederzeit zur Selbstständigkeit befähigten Individuum wird.

Ueber die Entwicklung der übrigen vorgenannten Mangrovepflanzen sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Wie aber von TREUB für *Avicennia*¹⁾ bereits nachgewiesen ist, wie man nach den Angaben GOEBEL's²⁾ auch für *Aegiceras* annehmen darf, so ist für alle die genannten Pflanzen eine Abweichung von dem bei anderen Pflanzen üblichen Entwicklungsgange nach der oben angedeuteten Richtung hin sehr wahrscheinlich.

Es leuchtet ein, dass die abfallenden Samen dieser Pflanzen von ihrer hohen Entwicklungsstufe nur dann werden Vortheil haben können, wenn sie sofort die äusseren Bedingungen für ihre weitere Vegetation finden. Für die betreffenden Rhizophoreen selbst ist lange bekannt, dass sie vom Baume abfallend mit ihrem Wurzelende im Schlamm stecken bleiben und zu einer neuen Pflanze auswachsen.

Die „reifen“ Samen von *Avicennia officinalis* schwimmen im Wasser. Sie bestehen aus einer aussen sammetartig behaarten Samenschale, welche im Wasser binnen kurzer Zeit aufplatzt und den mit zwei grossen, gefalteten Cotyledonen versehenen Keimling entlässt. Das kurze hypocotyle Glied desselben ist rings mit langen, aus mehreren Zellen bestehenden Wurzelhaaren besetzt, welche in je eine scharf umgebogene Hakenspitze mit stark verdickten Zellwänden endigen. (Fig. 5 und 6). Diese sind zunächst in den Falten der Cotyledonen verborgen, spreizen aber, in's Wasser gelangt, allseitig auseinander und bilden so ein Verankerungsorgan von grosser Vollkommenheit. Die sich rasch entwickelnden Nebenwurzeln³⁾ sorgen dann für dauernde Befestigung.

In entsprechender Weise ist das hypocotyle Glied von *Aegiceras majus* mit steifen Härchen besetzt, welche in einem gegen die Stamm-

1) Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg. III. pag. 79 ff.

2) l. c., pag. 125.

3) Dass bei *Avicennia* die Hauptwurzel-Anlage stets verkümmert, ist schon von TREUB gezeigt worden; l. c., pag. 85. Das gleiche trifft für die Gattung *Rhizophora* zu, cf. WARMING, l. c., pag. 535, ebenso bei *Xylocarpus* und selbstverständlich bei *Nipa*. Aber auch bei den anderen genannten Pflanzen tritt an die Stelle der sich wenigstens nicht kräftig entwickelnden Hauptwurzeln sehr bald eine grosse Anzahl von Seitenwurzeln.

spitze geöffneten spitzen Winkel abstehen und geeignet sein dürften, ein Wiederfortgeschwemmtwerden des gerade in den Boden eindringenden Keimlings zu verhindern.

Doch wird man sich nicht verhehlen können, dass es für die Mangrove-Samen unter Umständen unmöglich ist, gleich am Orte der Mutterpflanze fest zu werden, z. B. wenn die Höhe des Wassers zu gross ist, als dass die abfallenden *Rhizophora*-Keimlinge den darunter liegenden Schlamm Boden erreichen können.

Es sind nun alle Früchte (oder Samen, wie bei *Sonneratia*) der Mangrove-Pflanzen schwimmfähig, sodass die Küstenströmungen und Flussläufe die allgemeine Fahrstrasse ihrer Verbreitungsorgane darstellen. Die *Rhizophora*-Keimlinge selbst schwimmen zunächst horizontal, nach einiger Zeit aber saugt sich das keulenartig angeschwollene untere Ende so voll Wasser, dass der Keimling mehr und mehr eine verticale Lage annimmt, der Wachstumsrichtung entsprechend mit der Wurzel abwärts gekehrt; so kann er, an untiefen Stellen aufgehalten, alsbald sich bewurzeln und festhaften.

Die grossen Kugelfrüchte von *Xylocarpus* zeigen ihre zahlreichen Samen stets so orientirt, dass die zu einem kugeligen Polster verkümmerte Hauptwurzel eines jeden an der Peripherie der Kugel liegt. Im Centrum der Frucht wird eine grosse Korkmasse ausgebildet, an der ein jeder Same seinen Antheil hat. Der Längsschnitt zeigt dann stets mehr oder weniger das Bild von Fig. 8, aus dem sofort erhellt, dass der Same, in Wasser gebracht, stabil in der für das Wachstum richtigen Lage mit der Wurzel nach unten gekehrt, schwimmen muss. Für die kleineren Samen spielt die Orientirung eine weniger wichtige Rolle, für die grösseren aber ergibt sich, dass sie, auch in's Wasser gelangt, ihre Entwicklung ununterbrochen fortsetzen können, da ihnen die richtige Lage bezüglich der Richtung der Schwerkraft gesichert bleibt. Immerhin erscheinen alle diese Samen nicht für allzu langen Aufenthalt, für sehr weite Transporte im Meerwasser geeignet zu sein, da wenigstens die Rhizophoreen, *Aegiceras* und *Avicennia* nach einiger Zeit ihre Entwicklungsfähigkeit einzubüssen scheinen.

Aus dem hier freilich nur in einzelnen Zügen geschilderten Entwicklungsgange ergibt sich, dass die Angehörigen der Mangrovevegetation in der Lage sind, den Standort der Mutterpflanze auf das schnellste mit Individuen gleicher Art zu bevölkern, dass freilich die Ausrüstung der Samen ihnen auch gestattet, andere, jedoch nur an ihrer Wasserstrasse gelegene Orte zu erreichen. Bei der beschränkten Ausdehnung des für diese Pflanzen geeigneten Terrains und der Fülle der auf schnelle Sicherung eines Standortes sich beziehenden Anpassungen kann der unter diesen Pflanzen stattfindende Wettstreit, um einen kurzen Ausdruck zu haben, als der „Kampf um den Boden“ bezeichnet werden.

Ausser diesen Eigenthümlichkeiten der Fortpflanzungsorgane zeigen auch die Vegetationsorgane unserer Pflanzen eine Reihe beachtenswerther Erscheinungen, die in den Besonderheiten des Standortes ihre Erklärung finden.

Erwägt man, dass das Verbreitungsgebiet der heissen Küstenzone der Tropen angehört, dass die Sonnenstrahlen, von dem glatten Wasserspiegel zurückgeworfen, zu verstärkter Wirkung gelangen, so wird man das Vorhandensein von Schutzorganen für die Knospen begreiflich finden. Die grossen Stipulae der Rhizophoreen besitzen an ihrer Basis eine Reihe von Schleim absondernden Drüsen keulenförmiger Gestalt. Die ganze Knospe ist innerhalb der Stipulae von der abgeordneten Masse eingehüllt, oft derartig, dass ein gelinder Druck genügt, den Schleim hervorquellen zu lassen. Auch *Sonneratia*, *Avicennia* und *Aegiceras* besitzen an ihren Blattbasen im Knospenzustand solche Drüsen, welche den Vegetationspunkt und die jungen Blätter mit einer Schleimhülle umgeben¹⁾.

Endlich komme ich zu den in letzter Zeit häufiger erwähnten Eigenthümlichkeiten der Wurzelausbildung bei den Angehörigen der Rhizophorenvegetation. Es sind zuerst von RUMPHIUS²⁾ aus dem Schlamme senkrecht aufragende Wurzelgebilde für *Sonneratia*, *Bruguiera* und *Xylocarpus* erwähnt worden; WARMING³⁾ hat dieselben für *Avicennia* gefunden, (GOEBEL⁴⁾ hat diejenigen von *Sonneratia* der langen Vergessenheit wieder entrissen und einen Zusammenhang mit der Athmungsthätigkeit vermuthet. JOST⁵⁾ und GOEBEL⁶⁾ haben auch den Nachweis einer solchen versucht. Dem kann ich hinzufügen, dass es in der That gelungen ist, bei Versuchen, die im Buitenzorger Garten mit der freundlichen Unterstützung des Herrn Dr. GRESHOFF an *Bruguiera Rheedii* angestellt wurden, den Nachweis zu führen, dass von diesen eigenthümlichen Organen der Gasaustausch des tief im von Wasser durchaus durchtränkten Boden steckenden Wurzelsystems vermittelt wird. Die ausführliche Beschreibung der Versuche muss der eingehenderen Darstellung vorbehalten bleiben. Die bereits von

1) Bemerkungen über Blattbau und -Stellung der Mangrovepflanzen unterdrücke ich hier, da dieselben in einer inzwischen erschienenen Arbeit A. F. W. SCHIMPER's ausführlicher besprochen und in völlig befriedigender Weise erklärt worden sind. cfr. „Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Java's.“ Sitzber. Kgl. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin. 31. Juli 1890.

2) Herbarium Amboinense IV.

3) Botan. Centralblatt. XXI, pag. 318.

4) Ueber die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. d. D. bot. Ges. 1886, pag. 249 ff.

5) Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. 1887, pag. 601 ff.

6) Ueber die Rhizophoren-Vegetation. Naturf. Ges. zu Rostock, Dec. 1886.

GOEBEL¹⁾, JOST²⁾ und SCHENCK³⁾ an verschiedenen Arten dargelegte anatomische Beschaffenheit lässt diese Organe, wie das ganze Wurzelsystem, zu solchem Gasaustausch besonders geeignet erscheinen.

Nur ein besonders merkwürdiger Fall des Zustandekommens solcher „Athemwurzeln“ mag hier erwähnt sein.

Bei *Bruguiera Rheedii* und *Br. gymnorrhiza* wendet sich die zur Bildung eines solchen Athmungsorganes schreitende, bis dahin etwa horizontal unter der Oberfläche hinstreichende Wurzel plötzlich mit der Spitze aufwärts. Sie wächst dann eben über die Erdoberfläche hervor, krümmt sich in scharfem Bogen wiederum abwärts, um in einiger Entfernung von der Oberfläche die alte horizontale Wachstumsrichtung wieder anzunehmen. Die Figur 7 veranschaulicht diesen Vorgang; die ursprüngliche Hauptwurzel war, nachdem sie über der Oberfläche erschienen, entfernt worden, drei darauf gebildete Seitenwurzeln haben denselben Vorgang, eine jede einzeln, wiederholt. An der über die Oberfläche aufragenden Krümmungsstelle bilden sich riesige Lenticellen aus, und es wächst dieser Theil als eigenes Organ negativ geotropisch in die Höhe, um bei *Bruguiera gymnorrhiza* ungefähr $\frac{1}{2}$ m hoch zu werden. Das ganze, keulenförmig anschwellende Gebilde ist mit einer Lenticelle neben der anderen besetzt, zahlreiche Nebenwurzeln gehen von der Stelle neu aus und ziehen Vortheil aus der Communication mit der Atmosphäre. —

Dass die jungen Athmungswurzeln von *Sonneratia* und *Avicennia* wirklich negativ geotropisch sind, lässt sich leicht erweisen. Biegt man nämlich durch ein festes Häkchen ein solches Organ derartig um, dass es horizontal über dem Boden in einiger Entfernung liegt, so richtet es sich schon binnen 24 Stunden wieder steil in die Höhe, an der Befestigungsstelle einen scharfen Bogen beschreibend.

Zum Schluss sei noch darauf hingewiesen, dass die *Rhizophora*-Wurzeln zwar eine diesen Organen ähnliche Structur besitzen, dass aber eigene, negativ geotropische Athmungsorgane nicht ausgebildet werden; sind doch die bekannten Stützwurzeln auf weite Strecken hin mit der Atmosphäre in Berührung und mit zahlreichen grossen Lenticellen versehen.

1) l. c.

2) l. c.

3) Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. PRINGSHELM's Jahrb. f. v. Bot., XX, pag. 526 ff. Eine bessere Benennung für dieses Gewebe wäre vielleicht die richtigere Bildung Pneumatenchym.

Erklärung der Abbildungen.

i, Integument. *ii*, inneres Integument. *ai*, äusseres Integument. *pl*, Placenta.
e, Embryosack. *n*, Nucellus. *k*, Kork. *w*, Wurzel.

- Fig. 1. *Rhizophora mucronata*. Junges Ovulum mit Anlage der zwei Integumente. 230 : 1.
- „ 2. *Ceriops Candolleana*. Embryosack nach Verdrängung des Nucellus das innere Integument angreifend. Zwei Kerne im contrahirten Embryosack. 490 : 1.
- „ 3. *Bruguiera parviflora*. Durchbruch des Embryosackes durch das innere Integument. 355 : 1.
- „ 4. *Bruguiera parviflora*. Ausbreitung des Embryosackes zwischen innerem und äusserem Integument; das an eine Seite gedrängte innere Integument der Länge nach durchschnitten, die Durchbruchsstelle aber nicht getroffen. 11 : 1
- „ 5. *Avicennia officinalis*. Längsschnitt durch das Wurzelende des Keimlings. 2 : 1
- „ 6. *Avicennia officinalis*. Einzelne der Wurzelhaare stärker vergrössert. 75 : 1.
- „ 7. *Bruguiera Rheedii*. Bildung dreier Athmungswurzeln an Stelle einer abgeschnittenen; die schwächteren Wurzeln sind Ernährungswurzeln. Etwa 2 : 3.
- „ 8. Längsschnitt durch einen einzelnen Samen von *Xylocarpus obovatus*. 1 : 1.
-

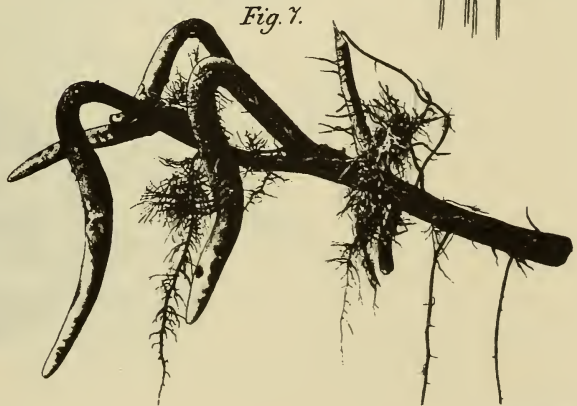
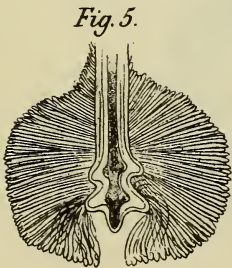
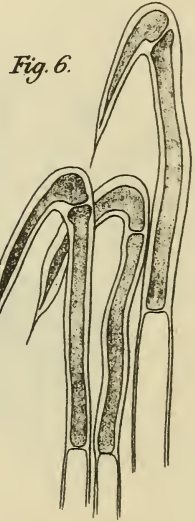
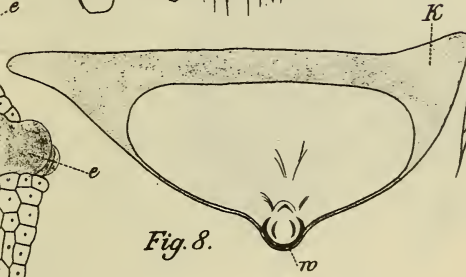
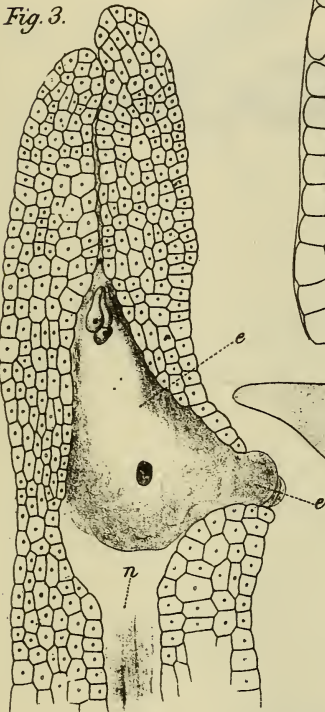
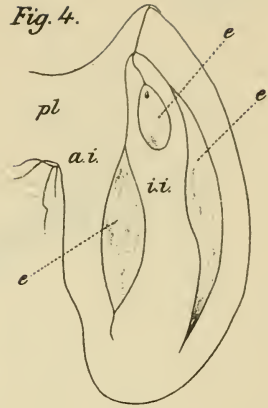
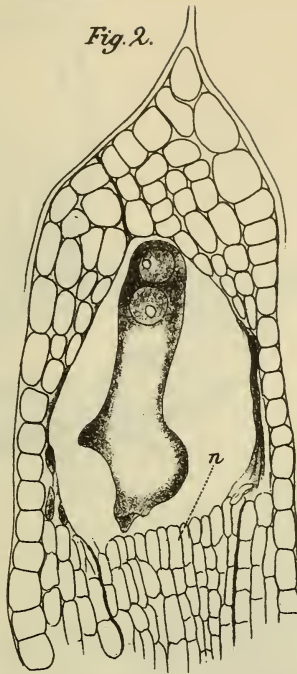
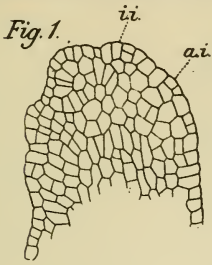
4. E. Zacharias: Ueber Bildung und Wachsthum der Zellhaut bei *Chara foetida*.

Eingegangen am 22. October 1890.

Untersuchungen, welche ich im Laufe des letzten Sommers im Anschluss an früher mitgetheilte Beobachtungen¹⁾ an den Wurzelhaaren von *Chara foetida* anzustellen Gelegenheit hatte, führten zu folgenden Ergebnissen: Die von mir²⁾ beschriebenen Membranverdickungen der Wurzelhaare, welche entstehen, wenn man einen mit Wurzelhaaren besetzten, aus der Pflanze herausgeschnittenen Knoten aus dem Cultur-

1) Vergl. E. ZACHARIAS: Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XX. Heft 2. 1889.

2) l. c.



G. Karsten. gex.

C. I. C. v. lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Karsten George

Artikel/Article: [Ueber die Mangrovevegetation im malayischen Archipel 1049-1056](#)