

# Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle, betrachtet an der Hand der Thatsachen

von

Professor Dr. **Leopold Dippel.**

Mit 6 Tafeln.

Zur Begründung der Nägeli'schen Theorie über die feinere Structur der Zellhülle, insbesondere über die Entstehungsweise der Schichtung und spiraligen Streifung der Faserzellen haben der genannte Forscher sowohl, als diejenigen Botaniker, welche demselben ihre unbedingte Zustimmung entgegenbrachten, so namentlich Hofmeister, Sachs u. A. eine Reihe von Thatsachen aufgeführt, die, wenn sie mit dem wirklichen Sachverhalte übereinstimmend gefunden würden, entschiedene Beweiskraft besitzen müssten. Nun standen dieselben aber zum Theil von vornherein mit von anderer, nicht minder glaubwürdiger Seite (Schacht u. A.) veröffentlichten Beobachtungsergebnissen z. B. über die Structur der sogenannten »Mittellamelle« in Widerspruch und später habe auch ich, ohne überall tiefer auf die Sache selbst einzugehen, mehrfach, namentlich in dem zweiten Bande meines Mikroskopes, darauf hingewiesen, wie die von den genannten Autoren vorgeführten Beweise nicht überall mit der Natur im Einklange stehen. Es wäre somit Grund genug vorhanden gewesen, in die Prüfung der Beweise für die neuere Theorie einzutreten. Trotzdem aber hat sich — und die Ursache dafür dürfte wol nicht allzu schwer aufzufinden sein — bis jetzt Niemand gefunden, der sich einer gründlichen Revision der in den Werken von Nägeli, Hofmeister, Sachs u. A. niedergelegten Beobachtungen unterzogen hätte.

Dieser Umstand veranlasst mich, meine dahin zielenden, seit einer Reihe von Jahren fortgeführten und mehrfach revidirten Untersuchungen, für welche ich ursprünglich eine andere Weise der Veröffentlichung bestimmt hatte, nunmehr stückweise und in Form von einzelnen in sich abgeschlossenen Abhandlungen darzulegen. Ich kann dabei nicht umhin, den schon einmal (Flora 1874, Nr. 17) ausgesprochenen Wunsch zu wiederholen, dass meine Darlegung Veranlassung zu weiterer Bearbeitung der betreffenden Fragen geben möchte. Ebenso stehe ich aber auch nicht an, und zwar unter entschiedener Verwahrung gegen das neuerer Zeit so sehr in Schwung

gekommene Verschweigen anderer Ansichten und Beobachtungsergebnisse, die Erklärung abzugeben, wie ich im Interesse unserer Wissenschaft erwarten muss, dass man mit Ernst und Aufrichtigkeit, ohne Voreingenommenheit und Rücksichtnahme auf Persönlichkeiten, an die nicht gerade leichte, sichere Hand und geübtes Auge, wie Zeit und Geduld in Anspruch nehmende Arbeit gehe. Nicht aber, dass klaren und beweisenden — Jedermann zur Einsicht bereit stehenden — Präparaten und den aus denselben sich ergebenden Thatsachen gegenüber, die Sache mit einigen, auf die oberflächliche Betrachtung ungenügender Präparate sich stützenden, namentlich bei jüngeren Leuten landläufig gewordenen Redensarten abgethan werde.

Ich werde mich bei den verschiedenen in Betracht kommenden Punkten an keine bestimmte Reihenfolge binden, sondern dieselben in durch die Umstände bedingten Zwischenräumen je nach freier Wahl einzeln behandeln.

## **I. Die Structur der Zellhülle und der in sie einmündenden Zellstofffasern der Caulerpa-Arten.**

Die Zellhülle sowohl, als die von dem im Hohlraum der Zelle ausgespannten Netzgerüste her in jene sich einsenkenden Zellstofffasern der verschiedenen Caulerpa-Arten besitzen, wie zuerst von Nägeli und dann von Schacht nachgewiesen wurde, eine bald gröbere, bald feinere, immer aber deutlich erkennbare Schichtung.

Der Verlauf dieser Schichtung in den beiden genannten Zelltheilen ist nun von Nägeli, wie von Hofmeister in hervorragender Weise und zwar in Wort und Bild als entscheidender Beweis dafür angeführt worden, dass

1. das Wachsthum der geschichteten Zellhüllen als Ganzes lediglich auf Einlagerung neuer Zellstoffmoleküle zwischen die Molekularinterstitien bereits gebildeter Hülltheile, also auf Intussusception beruhe,
2. die später sichtbare Schichtung der ursprünglich homogenen Zellhülle als der Ausdruck des Wechsels von aus nachträglicher Scheidung hervorgegangenen wasserarmen und wasserreichen Schichten aufzufassen, und daher
3. die ältere Ansicht von einem nebenher gehenden Wachsthum durch Anlagerung (Apposition) resp. von einer in periodischer Folge stattfindenden Neubildung von Zellhüllgenerationen von der Hand zu weisen sei.

Nägeli sagt in dem zweiten Theile des Werkes »Das Mikroskop, von Nägeli und Schwendner« auf Seite 543 unter Nr. 3:

»In manchen Fällen geht schon aus der Anordnung der Schichtencomplexe und namentlich aus der Vergleichung jüngerer Zustände mit älteren ganz sicher hervor, dass die Vermehrung der Schichten auf der Spaltung schon vorhandener, nicht auf der Anlagerung neuer Substanz auf der Oberfläche beruht. Dies ist z. B. bei zusammengesetzten Stärkekörnern der Fall u. s. w. Ebenso ist auch der Schichtenverlauf in Fig. 219 A, welche einen Durchschnitt durch die Membran von *Caulerpa prolifera* an der Ansatzstelle einer Cellulosefaser darstellt, mit der Annahme einer Auflagerung unvereinbar; die letztere würde, da der jugendliche Zustand die Verhältnisse von Fig. 219 C zeigt (die Faser als einfache Linie) einen Verlauf der Schichten bedingen, wie er in Fig. 219 B abgebildet ist« (Siehe unsere Fig. 25).

Hofmeister spricht sich auf Seite 193 des ersten Bandes der physiologischen Botanik: »Die Lehre von der Pflanzenzelle« folgendermassen aus:

»Die Zusammensetzung aus Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens besteht bei den *Caulerpen* nicht allein innerhalb der dicken Zellmembran, sondern auch innerhalb der balkenförmigen, verästelten Fasern, welche frei durch den Zellraum von Wandfläche zu Wandfläche verlaufen. Die Schichten dieser Fasern sind zur Achse der in der Regel cylindrischen Faser concentrisch geordnet. Die Fasern treten in den jüngsten Theilen des Stammes und der Blätter als äusserst dünne Fäden auf, nehmen mit der Ausbildung des Pflanzentheils und während des Dickenwachsthums der Membran desselben allmähig an Dicke zu, und lassen eine Schichtung erst dann erkennen, wenn sie nahezu ihren definitiven Querdurchschnitt erreicht haben. Verlauf und Schichtung der Faser ist dann durch alle Lamellen der geschichteten Zellwand hindurch, bis an die äusserste dieser Lamellen, kenntlich (Fig. 53). Es ist klar, dass das Dickenwachsthum der Fasern soweit sie in die sich verdickende Wand eingeschlossen ist, gleichzeitig mit dem Dickenwachsthum der Wand, aber in zu diesem senkrechter Richtung erfolgen muss und dass die Schichtung des in die Wand eingeschlossenen Theiles der Faser nicht durch Auflagerung verschieden beschaffener Lamellen auf die Aussenfläche des bereits vorhandenen Theiles der Faser, sondern nur

durch Differenzirung der durch Intussusception an Dicke zunehmenden Fasersubstanz selbst entstanden sein kann.«

Die angezogene und in unserer Fig. 25 A wiedergegebene Fig. 219 A Nägeli's ist, soweit ich ermessen kann, eine Copie der Fig. 2, Tafel III der Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik von Schleiden und Nägeli (Zürich 1844). Neuere Beobachtungen über die Structur der Zellhülle von *Caulerpa* scheint also Nägeli, obgleich man dies aus seiner Aeusserung auf Seite 285 der »Stärkekörner« schliessen müsste, nicht unternommen zu haben. Die in der Fig. 24 copirte Figur 53 Hofmeister's dagegen scheint für das oben genannte Werk neu gezeichnet zu sein und gibt ein von der vorhergehenden, wie von den wohl allgemein bekannten Zeichnungen Schacht's entschieden abweichendes, für die neuere Anschauungsweise allerdings recht scharf eintretendes Bild.

Um festzustellen, wie diese Darstellungen, welche, da man ihnen von Seiten der genannten Forscher eine so entschieden beweisende Kraft beilegte, doch nur aus einer recht gründlichen und eingehenden Untersuchung der Thatsachen hätten abgeleitet werden dürfen, sich der Natur gegenüber verhalten und inwieweit sie mich veranlassen müssten, meine Ansichten über die Entwicklung der Schichten zu ändern, sind von mir zunächst ältere Stammstücke einer grösseren Anzahl von *Caulerpa*-Arten untersucht worden und ist der Sachverhalt, wie ich ihn an sehr instructiven und gelungenen Präparaten gefunden habe, in den Figuren 1—15 niedergelegt.

Diese durch die entsprechenden Originalpräparate gedeckten Figuren, denen meine schon in dem zweiten Baude meines Mikroskopes Seite 340 veröffentlichte Figur 195 an die Seite zu stellen ist, gewähren eine so klar ersichtliche Darlegung des Verhältnisses zwischen den Schichten der Zellhülle und denjenigen der in sie einmündenden Zellstofffasern, dass sie nur weniger erklärender Worte bedürfen.

Durchmustert man zunächst die Figuren 1—6, bei denen die in die Zellhülle eingesenkten Fasern ziemlich genau in der Mitte durchschnitten sind, so ergibt sich daraus:

1. die von der Extracellulärschicht überlagerte primäre Zellhülle und ein innerer, messbar dicker, doppelt contourirter, über die innere Grenze der Zellhülle hinaus in die Faser zu verfolgender Zellstofffaden der Faser, beide stärker lichtbrechend als die übrigen Schichten und daher auch an dem fertigen Zustande nicht leicht zu übersehen, stehen mit einander in ununterbrochener Verbindung und erweisen sich somit als gleichzeitig entstanden.

2. Nirgends werden die Schichten der Zellhülle in ihrer Gesammtheit und bis zur Grenze der primären Hüllschicht von einer ausgewachsenen Zellstofffaser in ihrer ganzen Mächtigkeit durchsetzt.

3. Die einzelnen Verdickungsschichten, welche innerhalb der primären Zellhülle auftreten, biegen in der Nähe des Kernfadens der Zellstofffasern um und setzen sich ohne Unterbrechung in die den letzteren angehörigen Schichten fort, indem sie sich in mehr oder minder hohen und nicht bei allen Schichten gleichem Maasse auskeilen. Jede einzelne von der Zellhülle ausgehende Schichte umfasst den Kernfaden der Faser wie die nächst älteren Schichten derselben trichterartig. Das mikroskopische Bild ist hier ein solches, dass, wollte man die Schichten bis zu den Umbiegungsstellen einerseits zu der Zellhülle, andererseits zu den Zellstofffasern rechnen, man allerdings sagen könnte, letztere, spitzten sich von ihrer Eintrittsstelle in die Zellhülle an, nach Aussen hin zu.

Dass dieses Structurverhältniss trichterartiger Einschachtelung mit nach allen Seiten hin ausstrahlenden Umbiegungen in die Zellhüllschichten in sich die Ursache trägt, dass bei dickeren Schnitten dasselbe nicht ganz klar zu Tage tritt, braucht wohl kaum besonders erwähnt zu werden. Es bedarf hier eben neben recht feinen Durchschnitten des sorgfältigsten Gebrauchs der feinen Einstellung und der vollsten Unbefangenheit, um den wahren Sachverhalt heraus zu finden. Daher mag es denn auch kommen, dass die Zeichnungen des sonst so exact beobachtenden Schacht so beträchtlich von der Natur abweichen und dass die bildlichen Darstellungen von Nägeli und Hofmeister so ganz widerspruchslos von der jüngeren Generation der Pflanzenhistologen hingenommen wurden.

Schnitte, welche die Zellstofffasern nicht mitten treffen, sondern nach einer Seite des Schnittes hin nur einen Theil davon abheben, während der andere Theil nicht oder fast nicht getroffen wird, können das Bild ebenfalls trüben, geben aber auf der anderen Seite wieder recht instructive Präparate (Figg. 7—9).

Besonders instructive Präparate gewähren solche Schnitte, welche die Zellstofffasern einer- oder beiderseits noch etwas weiter ausserhalb der Mitte treffen (Figg. 10 und 11) oder bei denen dieselben schief durchschnitten wurden und wo — wie dies in manchen Fällen vorkommt — die Schichten durch den Schnitt mehr oder minder auseinander gezogen werden (Figg. 12 und 13).

In beiden Fällen tritt namentlich die trichterförmige Ineinanderschachtelung der Schichten deutlich hervor und lässt gar keinen Zweifel an dem wahren Sachverhalte aufkommen.

Quellungsmittel, namentlich Kalilauge wirken sehr energisch auf die Schichten und liefern nur in den ersten Stadien gute Bilder. Aber auch derart behandelte, sonst genügende Schnitte können nur dazu dienen das oben dargestellte zu bestätigen (Figg. 14 und 15).

Bleibe aber nach all dem Beobachteten noch ein Zweifel über das Umbiegen und Ueber-

gehen der Schichten der Zellhülle in jene der Zellstofffasern, so ist die Beobachtung in polarisiertem Lichte, wenn dieselbe an recht gelungenen, feinen, die Zellstofffasern in der Mitte treffenden Schnitten ausgeführt wird, im Stande denselben vollständig zu beseitigen.

Schaltet man zwischen den gekreuzten Nicol's, also bei verdunkeltem Gesichtsfelde den Querschnitt so ein, dass die Schichten der Zellhülle wie der Fasern je den Schwingungsebenen parallel verlaufen, so erscheinen die sämtlichen in diesen Richtungen gelegenen Theile der Schichten von Hülle und Fasern dunkel. Dagegen treten die Umbiegungs- resp. Einmündungsstellen von Zellhülle in Faserschichten, welche eine mehr oder minder genau um  $45^\circ$  gegen die Schwingungsebenen geneigte Lage haben, in intensivem Glanze hervor (Fig. 23).

Umgekehrt gestalten sich die Lichtverhältnisse, wenn man den Querschnitt so einschaltet, dass die Zellhülle wie die Zellstofffaser um  $45^\circ$  gegen die Schwingungsebenen geneigt erscheinen. Die in dieser Richtung mehr oder minder genau dahin gehenden Schichten in Hülle und Fasern erscheinen hell aufleuchtend, die Umbiegungsstellen, welche dabei annähernd den Richtungen der Schwingungsebenen gleichlaufen, erscheinen dunkel (Fig. 22).

Besonders charakteristisch ist die Form der leuchtenden oder dunkeln Parteen an den Umbiegungsstellen, indem sich dieselbe genau der Grösse der betreffenden Bogentheile anschmiegt, die natürlich um so kleiner werden, je näher die Umbiegungsstellen der primären Zellhülle und dem Kernfaden der Zellstofffasern anliegen.

Dass ein derartiges Verhalten der Schichten in polarisiertem Lichte, wobei das Bild der sich von dem Eintritte in die Zellhülle an nach Aussen allmähig zuspitzenden Zellstofffasern entschieden deutlich hervortritt, mit den Nägeli-Hofmeister'schen Darstellungen nicht vereinbar sein würde, leuchtet sofort ein.

Wenden wir uns jetzt, nachdem dargethan ist, dass in den fertigen Zuständen der Caulerpa-zelle das Verhältniss in dem Schichtenverlaufe zwischen Zellhülle und Zellstofffasern gerade so erscheint, wie es gemäss der von Nägeli aufgestellten Theorie der Schichtenbildung nicht erscheinen dürfte, zu der Entwicklungsgeschichte, so lässt sich an dieser, soweit es bei dem mir zu Gebote stehenden Materiale zu entscheiden möglich ist, Folgendes beobachten:

In der Nähe der Spitze der feinsten Wurzelfasern (wenn man mir diesen Ausdruck gestatten will) erscheint die erste Anlage der Zellstoffäden. Es bilden dieselben dort meist quer durch das Zelleninnere verlaufende, nach den Ansatzpunkten hin sich wenig und allmähig verdickende Fäden, welche mit der von einer nicht sehr stark entwickelten Extracellulärsubstanz überlagerten primären Zellstoffhülle in vollständiger Verbindung stehen, mit ihr ein untrennbares

Ganzes bilden und so das Bild wiederholen, welches Kernfaden und primäre Zellhülle in den fertigen Zuständen gewähren (Fig. 16 A). Die Zellstofffäden, anfangs noch sehr zart aber doppelt contourirt verdicken sich in der Folge noch etwas durch Intussusception und zwar bei verschiedenen Arten in verschiedenem Maasse, bei *Caulerpa prolifera* z. B. manchmal ziemlich stark. Dass dieselben zugleich mit der primären Zellhülle aus dem Protoplasma entstanden sind, nicht später erst entstehen und dann an die letzteren festwachsen, glaube ich mit ziemlicher Sicherheit annehmen zu dürfen. Auf der Flächenansicht erscheinen die Kernfäden als helle homogene Kreise von einem, der oberen Fädendicke entsprechenden Umfange (Fig. 16 B).

Bei schrittweisem Verfolge je älterer Wurzelstücke treten dann zunächst nur eine und im weiteren Fortschreiten der Entwicklung zwei und mehr Schichten auf (Figg. 17—20), welche in Bezug auf ihren Verlauf innerhalb Zellhülle und Zellfaser ganz das gleiche Verhältniss erkennen lassen, wie es oben von den vollständig ausgebildeten Zuständen geschildert wurde. Nirgends findet man bei hinreichend genauer Beobachtung Entwicklungszustände, welche den Schluss gestatteten, als habe sich der Kernfaden der Zellstofffasern selbstständig und unabhängig von der Zellhülle verdickt.

Auf der Flächenansicht erscheinen jetzt die einfachen, homogenen, stärker lichtbrechende Kreise von der entsprechenden Anzahl concentrischer Schichtenkreise umgeben, deren Umfänge je nach höherer oder tieferer Einstellung mehr oder minder deutlich erscheinen (Figg. 18 B, 20 B und 21). Es bilden dieselben eben die optischen Durchschnitte der höher oder tiefer gelegenen Stellen, an denen der Uebergang resp. die Umbiegung von den Faserschichten aus in die Zellhüllschichten stattfindet. Flächendurchschnitte verzweigter Zellstofffasern, wie eine solche in Fig. 14 dargestellt ist, zeigen dabei die bis zu einem gewissen Punkte der Entwicklung entstandenen Schichten von einem gemeinschaftlichen Schichtencomplexe umgeben (Fig. 21 C).

So zeigt uns denn auch die Entwicklungsgeschichte einerseits, dass der Schichtenverlauf, von dem ersten Auftreten der Verdickung an, der gleiche ist, wie er an vollständig ausgebildeten Zuständen beobachtet wird und dass eine unabhängige Verdickung von Zellhülle und Zellstofffasern nicht stattfindet, während sie andererseits auch gar keine Anhaltspunkte dafür bietet, dass innerhalb einer ursprünglich homogenen, zu einer grösseren Dicke hervorwachsenden Zellhülle oder Zellstofffaser eine nachträgliche Scheidung in wasserärmere oder wasserreichere Lamellen stattfinde.

Darin freilich hat Nägeli Recht, dass bei der Zellhülle der *Caulerpa*-Arten, wie bei anderen geschichteten Zellhüllen jede einzelne Schichte aus einer äusseren, weniger dichten,

minder stark lichtbrechenden und einer auf jeder Entwicklungsstufe nach innen abschliessenden dichteren, stärker lichtbrechenden Lamelle besteht.

Wie dieses Structurverhältniss sich auch mit einer anderen Entwicklungsweise der Schichten, als der Nägeli'schen, vereinbaren lässt, das will ich heute noch nicht erörtern; ich muss diese Frage vielmehr späterer Entscheidung vorbehalten.

Für heute gilt es nur festzustellen, dass das eine der Beweismittel, welche Nägeli und Hofmeister als Stütze für die im Eingang skizzirte Theorie der Schichtenbildung angeführt haben, in den von ihnen gebrachten Darstellungen mit dem wirklichen Sachverhalte nicht in Einklang steht; also die Prüfung vor der Natur nicht besteht, dass im Gegentheile der Schichtenverlauf in Zellhülle und Zellstofffasern der Caulerpa-Arten für die periodische Neubildung innerhalb der primären Zellhülle sich anlagernder Zellhüllgenerationen spricht, von denen jede einzelne ihre volle Stärke mittelst Wachsthums durch Intussusception erreicht.

Darmstadt, im Februar 1875.



## Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Querschnitt durch die Zellhülle und zwei Zellstofffasern von *Caulerpa prolifera* mit die letzteren ziemlich nahe in der Mitte treffenden Schnittebenen. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 2. Desgleichen von *Caulerpa Lamourexii* mit einer Zellstofffaser. Vergrößerung = 1:600

Fig. 3. Desgleichen von *Caulerpa papillosa* mit einer, nahe der Eintrittsstelle in die Zellhülle sich theilenden und einer von der unteren Seite des Schnittes her eintretenden Zellstofffaser. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 4. Desgleichen von *Caulerpa turbinata* mit einer — bei dieser Art an manchen Stellen auftretenden — dicken Zellstofffaser mit zwei in deren Mitte von unten her eintretenden dünneren Fasern. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 5. Querschnitt von *Caulerpa papillosa*. Die primäre Zellhülle ist von dem Kernfaden der Zellstofffaser abgerissen und einzelne Schichtencomplexe haben sich von einander getrennt, wobei das Umbiegen der Schichten von der Zellhülle aus in die Zellstofffaser sehr deutlich erkennbar wird. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 6. Desgleichen von *Caulerpa serrulata*, mit eigenthümlich gedrehter Zellstofffaser und dadurch bedingtem Schichtenverlauf beim Uebergange aus Zellhülle in Zellstofffaser. Vergrößerung = 1:520.

Fig. 7. Querschnitt durch ein altes Stammstück von *Caulerpa prolifera* mit schief durchschnittener, im unteren Theile über der Mitte getroffener Faser. An letzterer Stelle sind deshalb die nach oben schirmartig umbiegenden Fasern durchschnitten und zwar in ziemlicher Dicke, weiter nach oben gehen die so durchschnittenen Fasern allmählig in das Bild über, wie es den vorhergehenden Figuren entspricht. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 8. Desgleichen. Hier ist oben die Faser in ihrem ganzen Verlaufe von dem Schnitte getroffen und der dem Beobachter zugewandte Theil durch denselben abgehoben, während nach der anderen Seite die Faser nicht oder fast nicht getroffen wurde. Die Schichten sind daher da, wo sie nach oben umbiegen, durchschnitten, während sie nach der unteren Seite in ihrem ganzen Verlaufe erscheinen und nach dem Zellstofffaden hin einbiegen. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 9. Querschnitt von *Caulerpa Lamourexii*. Die Zellstofffaser ist nach der dem Beobachter zugewandten Seite des Schnittes schief gerichtet und daher etwas oberhalb der Hälfte ihres Verlaufes in der Zellhülle im Kernfaden durchschnitten, während die übrigen Schichten theilweise an der Umbiegungsstelle getroffen wurden und durch den Zug des Messers auseinander gezogen sind. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 10. Querschnitt von *Caulerpa perpusilla*. Die schief verlaufende Faser ist in verschiedener Entfernung von dem Kernfaden getroffen und sind daher die Schichten theilweise so durchschnitten, dass sie die trichterartige Ineinanderschachtelung deutlich erkennen lassen. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 11. Ein ähnliches Präparat von *Caulerpa clavifera*. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 12. Querschnitt von *Caulerpa perpusilla* mit einer schief durchschnittenen, verzweigten Zellstofffaser und auseinander gezogenen Schichten des mittleren Theiles. Die Faser hatte hier offenbar einen etwas gekrümmten Verlauf innerhalb der Zellhülle, so dass sie bei der Eintrittsstelle durch die obere Schnittfläche unter einem kleinen Winkel zur Krümmung, nach Aussen hin von beiden Schnittflächen parallel zum Kernfaden getroffen in dem mittleren Verlaufe aber in ihrer inneren Partie völlig durchschnitten wurde. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 13. Ein ähnlicher Schnitt aus einem Wurzelfaden von *Caulerpa clavifera*. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 14 und 15. Zwei mit Kalilauge behandelte Querschnitte von *Caulerpa perpusilla*. Bei 15 ist der obere Theil der Zellhülle und der Zellstofffaser durch den Schnitt weggenommen. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 16 A. Querschnitt einer der feinsten Wurzelfasern von *Caulerpa prolifera*. B. Flächenansicht der Vereinigungsstellen der Zellstofffasern mit der primären Zellhülle. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 17. Desgleichen mit Kalilauge behandelt, wodurch die erste nun entwickelte Verdickungsschicht deutlicher hervortritt. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 18 A. Querschnitt durch eine etwas ältere Wurzelfaser von *Caulerpa prolifera* mit zwei Verdickungsschichten. B. Flächenansicht einer Zellstofffaser an der Einmündungsstelle, von der unteren Seite des Flächenschnittes betrachtet. Vergrößerung = 1:600.

Fig. 19. Querschnitt durch eine noch etwas ältere und stärkere Faser von derselben Art.

Fig. 20 A. Querschnitt eines dünnen Zweiges von *Caulerpa turbinata*. B. Flächenansicht der Zellstofffaser nahe der Einmündungsstelle in die Zellhülle, von der unteren Seite betrachtet. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 21 A—C. Querschnitte ausgebildeter Zellstofffasern von *Caulerpa prolifera* wie in der vorigen Figur. In B ist eine stärkere Scheidung zweier Schichtencomplexe ersichtlich. C ist der Durchschnitt einer verzweigten Faser (Figur III entsprechend) nahe an der Eintrittsstelle. Vergrößerung = 1:360.

Fig. 22 und 23. Dieselbe Stelle aus einem Querschnitte von *Caulerpa prolifera* in polarisirtem Lichte betrachtet. Bei Fig. 22 lagen die Schichten der Zellhülle und der Kernfaden der Zellstofffasern um 45° gegen die Schwingungsebenen der gekreuzten Nicol's geneigt; bei 23 verliefen dieselben in gleicher Richtung wie diese. Bei der letzten Figur sind die Begrenzungen der Zellhülle und der Zellstofffasern, ebenso die Lage der Zellhüllschichten durch schwächere Linien angedeutet und dürfen dieselben nicht als durch das polarisirte Licht hervorgebracht angesehen werden.

Fig. 24. Copie der Figur 53 von Hofmeister.

Fig. 25. Desgleichen der Figur 219 A, B und C von Nägeli.

## II. Das Wachsthum der Zellhülle (Zellwand) und die Entwicklung der Verdickungsschichten.

Die Begründer der neueren vegetabilischen Gewebelehre, Meyen, v. Mohl, Unger, Schleiden u. A. nahmen bekanntlich ein Dickenwachsthum der Zellhülle (Zellmembran, Zellwand d. Aut.) vorzugsweise durch Apposition, d. h. durch Anlagerung sich nach innen folgender gleichartiger, homogener Schichten an. Die einzelnen Schichten betrachtete man dabei als durch leere Zwischenräume von einander getrennt, welche sich unter dem Mikroskope als dunkle, mehr oder minder breite Ringstreifen darstellten. Dem gegenüber wies Nägeli, wenn wir nicht irren, zuerst 1858 in den »Pflanzenphysiologischen Untersuchungen, Heft II, die Stärkekörner« nach, dass eine Anzahl von Wachsthum- resp. Verdickungserscheinungen sich aus dieser Annahme nicht erklären lasse und dass die Sichtbarkeit der Schichtung lediglich zum Ausdruck gelange durch den Wechsel von weichen, wasserreicheren und dichten, wasserärmeren Lamellen der Zellhülle, welche sich im Laufe der Entwicklung aus der fortdauernd wachsenden homogenen Zellstoffmasse differenzirten. Er erklärte in Folge dieser Beobachtungen das Wachsthum der Zellhülle (und zwar Längswachsthum sowohl, wie Verdickung) durch Einlagerung, Intussusception, für das wahrscheinlichere, ohne aber damals, da ihm ausgedehntere Beobachtungen über das Zellenwachsthum nicht zu Gebote standen, die Frage zum Abschluss gebracht haben zu wollen.

In den neueren Schriften von Nägeli, wie in denen von Hofmeister, Sachs u. A. wird dagegen die Entstehung der Verdickungsschichten, lediglich und allerwegen, als durch Einlagerung, Intussusception, und nachträgliche Differenzirung zu Stande gekommen, dargestellt. Selbst die primäre Zellhülle soll ihr Erscheinen diesem Vorgange verdanken und es wird die Anlagerung neuer Zellhülltheile, Apposition, vollständig von dem Verdickungsprozesse ausgeschlossen.

Schon in meinem Mikroskope Bd. 2, Seite 67. u. f., habe ich darauf hingedeutet, dass mir das Zustandekommen der verschiedenen Theile und Schichten verdickter Zellhüllen allein durch ununterbrochene Einlagerung und nachträgliche Differenzirung der homogenen Zellhülle in weiche und dichte Lamellen auf Grund meiner einschlägigen Beobachtungen als zweifelhaft erscheine. Dort schon habe ich an der Entwicklung der Verdickung von *Clematis*

*vitalba* nachzuweisen versucht, dass die secundäre Verdickung erst nach vollständiger Ausbildung der primären Zellhülle und zwar durch periodische Einschachtelung in sich differenter Schichten entstehe, ohne dass ich aber entscheiden wollte, wie dies letztere Verhältniss zu Stande komme. In der Folge gelangte ich mehr und mehr zu der Ueberzeugung, dass die Verdickung der Zellhüllen durch Verbindung der beiden Vorgänge: periodischer Neubildung secundärer Zellhüllgenerationen und weiterer Ausbildung dieser durch Einlagerung bewirkt werde, dass also bei dem Dickenwachsthum zwei Processe: ein der Apposition der älteren Autoren entsprechender und die Intussusception wesentlich betheiligt seien. In dieser Ueberzeugung wurde ich umsomehr bestärkt, als sich mir einer der Hauptbeweise für die Nägeli-Hofmeister'sche Wachsthumstheorie, wie in Nr. 1. dargethan, als nichtig erwiesen hatte.

Meine Beobachtungsergebnisse über die Verdickung zunächst an einigen für die Entwicklungsgeschichte besonders günstigen, theils nur eine mehr oder minder massig entwickelte, theils mehrere secundäre Zellhüllgenerationen aufweisenden Objecten darzulegen und die daraus abzuleitenden Schlüsse zu ziehen, ist der Zweck der nachfolgenden Zeilen.

Zum Ausgangspunkt für das Studium der Verdickungsvorgänge eignet sich am besten die Entwicklung der Verdickung bei den Holzfasern von *Pinus silvestris*, deren Zellhülle bekanntlich aus nur drei optisch unterscheidbaren Schichten: der äusseren »primären«, stark lichtbrechenden, der mittleren, sogen. »secundären«, minder lichtbrechenden und der inneren, sogen. »tertiären« wieder stärker lichtbrechenden Schicht, besteht. In diesem Objecte liegt nämlich zunächst ein Typus vor für die gleichen Entwicklungsvorgänge bei anderen Nadel- und bei vielen Laubhölzern; dann ist an demselben die Beobachtung am leichtesten und schärfsten zu führen, die einzelnen Momente der Entwicklung lassen sich am klarsten auseinanderhalten und es vollzieht sich endlich von ihm aus die Uebertragung der entwicklungsgeschichtlichen Einzelheiten auf die Entstehung der mehrfach geschichteten Zellhüllen möglichst ungezwungen.

Ein Querschnitt durch die Cambiumregion eines alten Stammes von *Pinus silvestris* zur Zeit der lebhaften Bildung des Frühlingsholzes zeigt, abgesehen von dem Verhalten der cambialen Tochterzellhüllen, welches in einem späteren Aufsätze erörtert werden wird und auch bei den vorliegenden Figuren nicht berücksichtigt worden ist, folgende Verhältnisse:

Das eigentliche, eine oder wenige erst getheilte Zellen umfassende Cambium nimmt eine verhältnissmässig nur schmale Zone ein (Fig. 26 c.). Die radialen Hüllstücke seiner Zellen, sind in der bekannten Weise durch eine meist ganz structurlose, bald in geringerer, bald in grösserer Masse vorhandene Zwischensubstanz (Fig. 26 z.) von einander getrennt und zeigen eine um nur wenig erheblidere Dicke, als die in der Peripherie verlaufenden. Zwischen den

zu Bast und Holz übergetretenen jungen Zellen vermindert sich, während dieselben in radialer Richtung sich strecken, die genannte Substanz mehr und mehr, um endlich ganz zu verschwinden und die benachbarten Zellhüllen sich vollständig berühren zu lassen. So erscheinen diese gleichsam zu einer, zwischen den benachbarten Zellhohlräumen verlaufenden, einzigen homogenen Scheidewand ausgebildet, in der man nur in einzelnen Fällen eine Trennungslinie wahrnehmen kann, welche das Entstehen aus zwei Zellhüllen ohne weiteres documentirt. Die Vergrößerung des radialen Zelldurchmessers schreitet nun noch eine Weile fort und die radialen Hüllstücke werden dabei an Dicke den peripherischen mehr und mehr gleich. Ich wenigstens konnte auf dieser Stufe an den mir vorliegenden Präparaten einen nennenswerth ins Gewicht fallenden Unterschied nicht feststellen. Die jungen Bast- und Holzzellen haben jetzt ohngefähr einen quadratischen Querschnitt und sind allseitig von anscheinend homogenen, einfachen, das Licht stark brechenden, namentlich in dem jungen Holze (mit Ausnahme des, in einer späteren Nummer näher zu besprechenden, mittleren dunklen Netzwerkes der Intercellularsubstanz) in dem Polarisationsmikroskope hell aufleuchtenden Hüllen umgeben. Sobald dieselben ihr normales Ausmaass erreicht haben, was im Baste viel früher als im Holze eintritt (Fig. 26 u. 28), wo es häufig erst in der 7. bis 8., oft sogar in noch weiter rückwärts vor dem noch in Theilung begriffenen Gewebe gelegenen Zellenreihen bemerkbar wird, beginnt die Verdickung innerhalb des Umfanges der vollständig individualisirten primären Zellhülle. Hier sieht man bei den jüngsten von den in den Verdickungsprocess eingegangenen Zellen des Holzes eine, zunächst in den Ecken am deutlichsten erkennbare, an anderen Stellen häufig, indessen nicht immer an der primären Zellhülle dicht anliegende, in einzelnen Fällen diese scheinbar verdickende Hüllschicht (Fig. 26 — 32 *si.*), welche sich in einzelnen Fällen beim Präpariren ganz oder theilweise löst (Fig. 30). Diese Schicht hat eine, der einfachen primären Zellhülle etwa gleiche Dicke und besitzt ein Lichtbrechungsvermögen, welches dasjenige der letzteren im unverholzten Zustande nahezu, aber nicht ganz erreicht. Dies geht daraus hervor, dass sie bei ihrem Entstehen in polarisirtem Lichte kaum aufleuchtet, lässt sich aber auch aus der Ansicht etwas dickerer, immerhin aber für die Aufhellung des Structurverhältnisses noch hinlänglich dünner, Querschnitte erschliessen, in denen die primäre Zellhülle glänzend weiss mit einem Stich ins Gelbe erscheint, während diese Schicht einen mehr bläulichen Schimmer zeigt. In chemischer Beziehung scheint zwischen den beiden Zellhülltheilen ein wesentlicher Unterschied nicht zu bestehen; denn beide färben sich unter Chlorzinkjodlösung hell bläulich-violett (Fig. 30) unter Jod und Schwefelsäure hellblau (Fig. 31). Schon auf diesem Entwicklungszustande befindet sich zwischen der primären Zellhülle und der neugebildeten innersten Schicht, welche

unzweifelhaft hier schon dem entspricht, was man als tertiäre Membran »Innenhaut« u. s. w. unterschieden hat, eine, wenn auch nur in höchst geringer Masse vorhandene, minder stark lichtbrechende, weichere Schicht ausgebildet. Diese wird namentlich nach der Anwendung von Aetzkaliösung (Fig. 27 u. 29) von Chlorzinkjodlösung (Fig. 30 u. 32) oder von Jod und Schwefelsäure (Fig. 31) leicht erkennbar. Vorzugsweise ist hier die Anwendung des erstgenannten Reagenzes (auch vor der Behandlung mittelst eines der anderen) von grossem Nutzen, indem es die mittlere Schicht sofort und überall, wo sie bereits vorhanden ist, durch Quellung derselben auf das entschiedenste hervortreten macht.

Verfolgt man jetzt die Zellenreihe weiter nach innen, so findet man überall und ohne Ausnahme die innerste Schicht von dem gleichen — natürlich je nach Individualität in geringem unwesentlichen Umfange schwankendem — Ausmaasse. Ihre optische Eigenschaft ändert sich dagegen insofern, als dieselbe nach und nach, d. h. in dem Maasse, als sie älter wird, stärker auf das polarisirte Licht wirkt. Der Grund für dieses Verhalten dürfte wohl darin zu suchen sein, dass sie mehr und mehr an Organisationswasser verliert. Die mittlere, weiche Schicht nimmt von aussen nach innen stetig an Dicke zu, bis sie das bei den Zellen des Frühlingsholzes gewöhnlich zu beobachtende Ausmaass erreicht hat.

In dem Baste läuft der geschilderte Verdickungsvorgang in gleicher Weise ab, nur dass die mittlere Schicht gleich von vornherein in bedeutender Breite auftritt und weit rascher zu ihrer endlichen Stärke heranwächst (Fig. 26 B).

Noch weit schärfer, als in dem inneren Theile des Jahresringes treten die geschilderten Entwicklungsvorgänge in dem mittleren Theile, wo der Uebergang des Frühlingsholzes in das Herbstholz stattfindet, namentlich aber in dem äusseren Theile, also bei der Herbstholzbildung, hervor (Fig. 28 u. 32). Hier kann man sich auf das allerentschiedenste davon überzeugen, dass die innerste (»tertiäre«) die **erste** Verdickungsschicht bildet, dass sie viel früher vorhanden ist, als dieselbe in den Figuren 3, Taf. VII und 1, Taf. VIII der Sanio'schen Arbeit (Prinsheimer Jahrbücher IX, Heft 1) über *Pinus silvestris* sichtbar gemacht wird. Das geschilderte Structurverhältniss finde ich hier, wie auch in dem Frühlingsholze, besonders auch nach Anwendung von Aetzkaliösung überall so scharf und deutlich ausgesprochen, dass es eigentlich Wunder nehmen muss, wie man dasselbe, wenn man anders gute, genau senkrecht zur Längsachse der Zelle geführte Querschnitte zur Hand hat, nicht erkennen kann, wie das, seinen wiederholten Behauptungen gemäss, bei Dr. Sanio der Fall ist. Auch das Anwachsen der mittleren, weichen Schicht wird hier so zu sagen greifbar. Dieselbe nimmt z. B. nach meinen, an acht auf einanderfolgenden Zellenreihen, in der Mitte der peripherischen Hüllstücken aus-

geführten Messungen, in folgenden Verhältnissen zu: 1. Zelle: unmessbar feine Linie, 2. Zelle 0,8 Mikr., 3. Zelle: 1,4 Mikr., 4. Zelle: 2,36 Mikr., 5. Zelle: 4,0 Mikr., 6. Zelle: 5,4 Mikr., 7. Zelle: 6,07 Mikr., 8. Zelle: 7,57 Mikr.

Bei der nun in dem Holze eintretenden chemischen Umbildung resp. der Verholzung der einzelnen Hüllschichten, halten diese verschiedenen Schritt. Durchgängig verfällt, wie das natürlich ist, die primäre Zellhülle zuerst diesem Vorgange, dessen Eintreten sich schon an dem optischen Verhalten frischer, d. h. nicht mittelst Reagenzien behandelter Schnitte durch das stärker werdende Lichtbrechungsvermögen erkennen, besonders aber durch die Anwendung von Chlorzinkjodlösung oder von Jod und Schwefelsäure nachweisen lässt. Im Frühlingsholze zeigt sich die beginnende Verholzung etwa in der dritten bis vierten, hie und da auch in noch weiter nach innen gelegenen Zellen der in Verdickung begriffenen radialen Zellreihen (Fig. 29). In dem mittleren Theile der Jahresringe beginnt, nach meinen Erfahrungen, dieser Prozess in seltenen Fällen schon mit, meistens erst kurze Zeit nach der Anlage der secundären Zellhülle und dann immer in der nächstälteren oder zweiten Zelle derselben radialen Reihe (Fig. 30). Verschiedener noch gestaltet sich die Folge der Verholzung in dem Herbstholze. Während ich in einer Reihe aus diesem entnommener Präparate die Verholzung der primären Zellhülle mit Beginn, in einzelnen Fällen sogar erst nach Beginn der Verdickung eintreten sah, sah ich sie bei anderen, dann auch in den äussern Schichten rasch verholzenden, schon, wie auch Dr. Sanio angibt, an kurz vorher zu dem Holze übergetretenen jungen Zellen (Fig. 32). Der Umbildungsprocess verläuft dabei ganz in der von Dr. Sanio a. O. geschilderten Weise, in den Ecken beginnend und sich von da aus zunächst auf die radiale, dann auf die peripherischen Hüllstücke verbreitend. In Bezug auf die letzteren fand ich sogar, dass, wenn die beiden Hüllstücke der Nachbarzellen durch die aus dem Cambium herübergetretene Zwischenmasse noch getrennt waren — was hie und da vorkommt — dasjenige der älteren Zelle schon verholzt war, während jenes der jüngeren noch keine nachweisbare Umbildung erlitten hatte. Für das Studium der allmäligen Verholzung der mittleren weichen Schicht der secundären Zellhülle sind namentlich Querschnitte aus dem mittleren und äusseren Theile des Jahresringes recht geeignet. Selten nimmt man, wie dies bei sehr rasch verholzendem Herbstholze so schön zu beobachten ist (Fig. 32), und zwar in Folge des verschiedenen Lichtbrechungsvermögens den Fortschritt der Verholzung in den verschiedenen Theilen dieser Schicht schon an frischen Querschnitten wahr. Aber die Kaliwirkung lässt hier, wie in dem Frühlingsholze, sofort erkennen, dass die Verholzung etwa von der zweiten oder dritten der in Verdickung begriffenen Zellen an beginnt und bei weiterem Dickenwachsthum der betreffenden

Schicht ganz allmählig von den äusseren Theilen nach den inneren vorschreitet (Fig. 29). Bei der ziemlich starken Quellung, durch welche die innerste, stärker lichtbrechende Schicht zur Einfaltung gebracht wird, werden nämlich die an diese grenzenden Theile der mittleren Schicht stärker ergriffen und nehmen ein dunkleres Aussehen an, als die äusseren, welche in Folge der eingetretenen Verholzung eine geringere Menge der die Quellung hervorrufenden Flüssigkeit zwischen ihre Moleküle aufgenommen haben. Noch überzeugender werden die durch Aetzkalilösung erlangten Resultate, wenn man auf derart behandelte Präparate Chlorzinkjodlösung oder Jod und Schwefelsäure wirken lässt (Fig. 30 u. 31). Bei Anwendung der ersteren färben sich die im Anfange der Verholzung begriffenen äusseren Hülltheile kaum merkbar hellviolett, während die inneren, gleichwie die in der Entstehung begriffene Schicht, röthlich violett werden. Später, d. h. bei älteren Zellen tritt in den äusseren Theilen eine röthlichgelbe Färbung ein (Fig. 30 unten), welche sich je nach dem Fortschreiten der Verholzung nach und nach über die ganze Mittelschicht ausbreitet.

Unter Jod und Schwefelsäure färben sich die in Verholzung begriffenen äusseren Theile zuerst, d. h. bei jüngeren Zellen blassblau bis weisslichblau, dann je nach dem Alter der peripherischen Zellenreihen fortschreitend grünlich, grünlichgelb und gelb, während die unverholzten Theile tief blau erscheinen (Fig. 31).

Die innerste Schicht der secundären Zellhülle widersteht der Verholzung am längsten. Erst dann, wenn das Wachsthum der mittleren Schicht vollendet und deren Verholzung nahezu durch deren ganze Masse fortgeschritten ist, beginnt sich jene, nach Behandlung mit den genannten Reagenzien, etwa in demselben Tone gelb zu färben, wie die primäre Zellhülle (Fig. 31).

Ich will hier noch auf ein Verhältniss aufmerksam machen, welches namentlich nach dem Beginn der Verholzung oft sehr scharf hervortritt. In einzelnen Theilen des Holzgewebes sieht man, oft bei allen, oft bei einzelnen Zellen, die mittlere Schicht der secundären Zellhülle, entweder vorzugsweise in den Ecken, wo sie sich abgerundet hat, oder auch in dem ganzen Umfange deutlich von der primären Zellhülle getrennt, während ihr Zusammenhang mit der innersten Schicht durchaus unberührt bleibt (Fig. 28, 30 u. 32). Es mag in diesem Verhalten im Zusammenhange mit der Entstehungsweise ein neuer Beweis dafür gefunden werden, dass die secundäre Zellhülle nicht einen differenzirten, sondern einen neu gebildeten, in sich individualisirten Theil der Gesamtzellhülle bildet.

An die Entwicklung der secundären Verdickung von *Pinus silvestris* schliesst sich unmittelbar diejenige von schwach verdickten Parenchymzellen an, welche nur **eine** secundäre Zell-



hüllgeneration bilden. Bei dem Blüthenschafte der Irisarten z. B. beobachtet man in ganz jungem Zustande in dem Grundparenchym nur unverdickte, von der primären Zellhülle umkleidete Zellen (Fig. 33). In älteren Blüthenschäften dagegen besteht das gesammte Grundparenchym aus Zellen mit einer secundären Zellhülle, deren weiche, wasserreiche Schicht zwar nur eine sehr geringe Breite besitzt, dennoch aber mit Sicherheit erkannt werden kann (Fig. 34). Nach Einwirkung von Aetzkaliölösung quillt diese Schicht bedeutend (Fig. 35) und es wird auf diese Weise der Bau der Gesammthülle auf das Klarste zur Anschauung gebracht. Aehnlich verhalten sich die Parenchymzellen in den Blattstielen der Cycaden und in dem Marke mancher Laubhölzer. Ein schönes Beispiel liefern z. B. die Markzellen des Gummi-Guttistrauches, *Xanthochymus tinctorius* (Roxb). In ganz jungen Stengeltrieben sind dieselben nur von der primären Zellhülle umschlossen (Fig. 36), während in älteren und ganz alten Internodien innerhalb dieser durchgängig (sehr selten finden Ausnahmen statt) noch eine secundäre Zellhüllgeneration auftritt (Fig. 37). Diese besitzt hier anfänglich eine nur geringe Breite, wächst aber zu einer etwas grösseren Breite heran, so dass sie einen messbaren dunklen Ringstreifen bildet.

Einwirkung von Aetzkaliölösung bringt auch hier die fragliche Schicht zu ansehnlicher Quellung, während primäre Hülle und innerste secundäre Schicht ihr Dickenausmaass, nicht oder wenigstens doch nicht in messbarem Umfange, ändern (Fig. 38).

Für den Verfolg der Entwicklungsgeschichte der secundären Verdickung mehrfach geschichteter Zellhüllen bieten namentlich die holzigen Clematisarten in ihrem Markgewebe und den primären Bastfaserbündeln ein sehr günstiges Material, da sich — soweit meine augenblickliche Erfahrung reicht — an ihnen, wie bei keinem anderen Objecte, die einzelnen aufeinanderfolgenden Vorgänge auseinanderlegen.

In dem Marke des Stengels von *Clematis vitalba* lassen sich an recht gelungenen Querschnitten — und hier sind eben nur die zartesten Stellen feiner und senkrecht zur Längsachse geführter Schnitte für den Sachverhalt völlig entscheidend — folgende Thatsachen der Entwicklungsgeschichte feststellen.

So lange die Stengelglieder noch im Längenwachsthum, sonach in der Streckung der Zellen begriffen sind, findet man auf Querschnitten durch das Markgewebe, dessen Zellen nur von der primären Zellhülle umgeben (Fig. 39). In jüngeren Stengelgliedern lässt dieselbe noch reine Zellstoffreaction beobachten, während sie sich in älteren, in denen das Längenwachsthum eben vollendet wurde und welche dem Beginne der Verdickung nahe stehen, als schon verholzt zu erkennen gibt. Greift man nun mit den Querschnitten um ein Stengelglied tiefer, gleichviel, ob dieselben an dem oberen oder unteren Ende entnommen werden, so giebt sich die beginnende

Verdickung darin kund, dass auf durchschnittenen Querscheidewänden zwar flache, aber doch leicht erkennbare runde bis länglichrunde Poren auftreten und sich innerhalb der primären Zellhülle eine weitere Hüllschicht gebildet hat, welche von ihr durch eine äusserst zarte, oft kaum erkennbare dunkle Linie getrennt erscheint und mit ihr etwa gleiches Lichtbrechungsvermögen theilt (Fig. 40). In diesem jüngsten Zustande lässt sich von vornherein nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob die mittlere Schicht schon vorhanden ist. Wendet man aber Aetzkalkilösung an, so beweist dieses durch ein jetzt schon an deren Stelle eintretendes, wenn auch geringes Quellen deren Vorhandensein. An anderen Präparaten tritt die anfänglich unmessbar feine dunkle Trennungslinie in Gestalt eines minder lichtbrechenden Ringstreifens auf. Untersucht man nun eine grössere Anzahl von Querschnitten aus verschiedenen, aber derselben Entwicklungsperiode angehörigen Stengelgliedern, so gewahrt man, dass der weniger lichtbrechende Ringstreifen bald eine geringere, bald eine grössere, niemals aber diejenige der innersten stärker lichtbrechenden Schicht überschreitende Breite besitzt. Unter Einwirkung von Aetzkalkilösung quillt der Ringstreifen, und zwar etwa in dem Verhältnisse, als er an frischen Schnitten schmaler oder breiter beobachtet wurde (Fig. 41). Er wird somit leicht als die weichere, wasserreichere secundäre Hüllschicht kenntlich, welche wie bei der Kiefer, wenn auch im Ganzen nur um wenig, in die Dicke gewachsen ist.

Damit erscheint die erste Entwicklungsperiode in der Verdickung der Zellhülle abgeschlossen und es ist die erste secundäre Zellhüllgeneration ausgebildet.

Bezüglich des chemischen Verhaltens zeigt die Anwendung von Chlorzinkjodlösung, dass sowohl die äussere weiche, wie die innere dichte Schicht der secundären Zellhülle rasch verholzen. Ueber die Folge der Verholzung in der mittleren Schicht gibt dieses Reagenz, obgleich dieselbe nach mehrtägiger Behandlung damit ziemlich stark und dauernd aufquillt, keine ganz genügende Aufschlüsse. Die Färbung erscheint hier nämlich an Querschnitten aus verschiedenen Stengelgliedern, während sich die primäre Zelle hellgelb, die innerste Schicht (»tertiäre Membran«), je nachdem sie noch nicht oder bereits verholzt ist, hellblauviolett oder hellgelb färbt, ziemlich gleichmässig schmutzig braun- bis rothviolett. Dagegen erhält man in dieser Richtung durch Anwendung concentrirter Schwefelsäure gute Aufschlüsse. Diese bewirkt nämlich in der weicheren Schicht, vor deren Lösung ein äusserst starkes, die inneren Theile mehr, als die äusseren ergreifendes Quellen. Lässt man dieses nun bis zu einem gewissen Punkte fortschreiten und senkt dann das Präparat rasch in eine grosse Menge destillirten Wassers, so zeigen sich Verhältnisse, wie sie in der Figur 42 dargestellt sind. Die äussere Schicht der secundären Zellhülle zieht sich nämlich unter gleichzeitiger scharfer Abgrenzung von der inneren

wieder auf einen etwas kleineren Raum zusammen und erscheint in ihren äusseren Theilen stärker lichtbrechend, als in ihren an die innere Schicht angrenzenden. Färbung derartig behandelten Schnitt mit Jodjodkaliumlösung, oder hinreichende Durchtränkung frischer Schnitte mit diesem Reagenz und darauf folgende Anwendung wenig verdünnter Schwefelsäure lässt, wenn man die Concentration der Säure richtig getroffen hat, die primäre Zellhülle hochgelb, die äusseren Theile der weichen Schicht grünlich, die inneren sattblau, die innerste secundäre Schicht (sog. »tertiäre Membran«) hellblau gefärbt erscheinen. Ein Vergleich verschiedener Querschnitte gibt zu erkennen, dass bei vollständig abgelaufenem Verholzungsprocesse der beschriebene Unterschied in der Quellungsfähigkeit in den verschiedenen Theilen der mittleren weichen Schicht nicht mehr besteht. Diese färbt sich jetzt durch ihre ganze Masse gelbgrün, die innerste Schicht hellgelb.

Rückt man jetzt mit den Querschnitten um ein weiteres Stengelglied abwärts, so zeigt sich in den äusseren und mittleren Zonen des Markes (der innere, später der Auflösung anheimfallende Theil bleibt in der Regel auf der vorigen Entwicklungsstufe stehen) die Anlage der zweiten secundären Hüllgeneration. Die einzelnen Stufen dieser Entwicklungsperiode kann man leicht an Querschnitten von verschiedenen Stengelgliedern, oft aber auch auf demselben Querschnitte verfolgen. Das Entstehen dieser zweiten Generation gibt sich in dem Auftreten einer schmalen, durch eine zarte dunkle Linie von der vorigen Generation getrennte, stärker lichtbrechende Schicht zu erkennen (Fig. 43<sub>1</sub>). Oft ist hierbei die weiche, schwächer lichtbrechende Schicht so wenig entwickelt, dass die innersten Schichten der ersten und zweiten secundären Hüllgeneration, an etwas gröberen Schnitten und bei schwächerer Vergrößerung, scheinbar ein einziges Ganzes ausmachen und somit ein in die Breite wachsen, jener vorzuliegen scheint. Scharfe Objective zeigen aber immer die Trennung und es lässt sich diese namentlich auch dann leicht erkennen, wenn in Folge der Präparation die zweite secundäre Hülle von der ersten auf eine Strecke weit losgetrennt erscheint (Fig. 43<sub>x</sub>). Aetzkaliilösung bewirkt in der weicheren Schicht wiederum ein mehr oder minder starkes Quellen und lässt auf diese Weise die Trennung ganz unzweifelhaft erscheinen. Weiter fortgeschrittene Entwicklungszustände zeigen die weichere Schicht als minder lichtbrechenden Ringstreifen (Fig. 43<sub>2</sub>) und die Anwendung von Aetzkaliilösung liefert jetzt so instructive Bilder, wie das in der Figur 44 dargestellte.

Hinreichend dünnen Querschnitte mit Jodjodkaliumlösung durchtränkt und hierauf, wie oben geschildert, mit wenig verdünnter Schwefelsäure behandelt, zeigen die weichen Schichten der beiden secundären Zellhüllgenerationen stark gequollen und diejenige der jüngsten in gleicher Weise gefärbt, wie oben schon von jener der ersten angegeben wurde (Fig. 45). Während

also die erste Generation in allen ihren Bestandtheilen vollständig verholzt erscheint, schreitet die chemische Umbildung in der zweiten in der bekannten Weise fort.

In ganz gleicher Weise wie in dem Voranstehenden dargestellt, verläuft in je älteren Stengelgliedern die Entwicklung der dritten, vierten, fünften secundären Zellhüllgeneration (Fig. 46—48). Hier treten aber insofern Unregelmässigkeiten ein, als einmal in den inneren Theilen der mittleren Zone des Markes eine meist nicht grosse Zahl von Zellen in der Entwicklung stehen bleibt, zum anderen sich aber hie und da einmal eine Zelle findet, die eine Zellhüllgeneration mehr gebildet hat, als die übrigen. Von der sechsten Generation ab treten diese Erscheinungen häufiger auf, indem sich die Zellen oft ungleichmässig verdicken, so dass in älteren Stengelgliedern dann neben Zellen mit 8—10 Hüllgenerationen solche mit nur 4—6 auftreten.

Aehnlich wie in dem Marke geht auch die Verdickung in den Zellen der primären Bastfaserbündel vor sich. Indessen schreitet hier die Entwicklung, welche in demselben Stengelgliede beginnt, wie diejenige der Markzellen, nicht in der raschen Folge fort wie bei diesen, denn häufig findet man in Internodien, deren Markzellen schon 2 und 3 secundäre Zellhüllen gebildet haben, noch sämtliche Bastfasern mit nur einer secundären Zellhülle. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass sich in den Zellen des primären Bastbündels die äussere weichere Schicht der secundären Zellhülle schon von vornherein in bedeutenderer Mächtigkeit entwickelt und später stärker verdickt, als in den Markzellen (Fig. 50). Ich habe die Entwicklung hier bis zur zweiten Generation der secundären Zellhüllen, die, weil sich schon frühzeitig die primären Korkplatten einschieben, wohl nur selten überschritten wird, verfolgt, und begnüge mich damit die betreffenden Entwicklungsfolgen u. s. w. in den Figuren 49—52 wiederzugeben.

Den eben betrachteten mehrschichtigen Verdickungsformen von Parenchym- und Bastzellen, schliessen sich auch manche Holzfasern an. Da aber in dem betreffenden Gewebe die Zellbildung in anderer Folge vor sich geht, als in dem Marke und dem primären Bastfaserbündel und demgemäss die Zellen von dem Cambium aus nach innen hin stetig an Alter zunehmen, so muss die Entwicklungsweise der Verdickung natürlich auch eine andere, der von *Pinus silvestris* in gewissem Sinne sich anschliessende, sein.

Bei *Clematis vitalba*, deren Holzfasern in älterem Holze in der Regel drei secundäre Hüllgenerationen zeigen, vollzieht sich die Entstehung dieser folgendermassen: Nach innen von dem Cambium treten auf dem Querschnitt in der Regel ein oder zwei, hie und da wohl auch mehr in radialer Dehnung begriffene, blos von der primären Zellhülle eingeschlossene, junge Holzzellen auf. Dann folgt die Anlagerung der ersten secundären Zellhülle in der Weise,

wie es bei *Pinus silvestris*, bei den Markzellen von *Clematis vitalba* u. s. w. festgestellt wurde.

In den nächsten zwei bis drei, weiter nach innen gelegenen, peripherischen Zellreihen erhält sich dieses Verhältniss bei gleichzeitig fortschreitendem, nur sehr geringem Dickenwachstum der weichen Schicht (Fig. 53 *b*). Dann treten in den folgenden 2—4 Zellenreihen zwei und noch weiter nach innen drei deutlich sichtbare secundäre Zellhüllen auf, womit die Gesamtverdickung mit wenigen Ausnahmen vollendet erscheint (Fig. 53 *c* u. *d*).

Ein gleicher Entwicklungsgang lässt sich bei den Holzfasern von *Xanthochymus tinctorius* erkennen, wobei auch die allmälige Verholzung in den weichen Schichten der secundären Zellhüllen, die hier in etwas grösserer Breite auftreten als bei *Clematis*, leicht zu verfolgen ist. (Fig. 54).

Suchen wir nun aus den an mehreren Zellformen dargelegten entwicklungs-geschichtlichen Thatsachen die Schlüsse zu ziehen, welche für das Wachstum der Zellhülle und die Entstehung der Schichtung eine zutreffende Erklärung zu gewähren im Stande sind, so wird sich diese Aufgabe am leichtesten bei *Pinus* lösen lassen, da hier die Structur-Verhältnisse am einfachsten und klarsten zu Tage treten.

Wir beobachteten hier drei in ihrem Lichtbrechungsvermögen von einander unterschiedene Schichten der Gesamtzellhülle: eine äussere, stärker, eine mittlere, schwächer und endlich eine innerste wiederum stärker brechende. Dieses verschiedene Lichtbrechungsvermögen der drei bezeichneten Schichten ist, wie von Nägeli erkannt wurde, in dem verschiedenen Wassergehalte derselben begründet. Wir haben sonach in der ersten und der dritten je die wasserärmere oder dichtere, in der zweiten die wasserreichere, weichere Schicht zu erkennen. Es fragt sich nun ob die Entstehung dieser drei Schichten aus dem ununterbrochenen Wachstum der erst-entstandenen und einer in dieser sich nachträglich vollziehenden Spaltung in einen mittleren weicheren d. h. wasserreicheren und zwei diesen begrenzenden dichteren, d. h. wasserärmeren Streifen erklärt werden kann, oder ob eine andere Entstehungsweise aus der Entwicklungsgeschichte abgeleitet werden muss?

Wir fanden nun, dass die zuerst in den jungen Holz- und Bastzellen auftretende, homogene und stark lichtbrechende Hülle während ihrer in Folge des Zellenwachsthumes im ganzen Umfange erfolgenden Ausdehnung an Dicke um wenig zunimmt, oder sich doch mindestens gleich bleibt. In beiden Fällen muss sie ein Dickenwachstum geäussert haben und wir dürfen unbedenklich schliessen, dass sich dieses durch Einlagerung neuer, ähnlicher Zellstoffmoleküle zwischen die bereits vorhandenen, also durch Intussuception vollzogen hat. Sie erreicht aber endlich ein Ausmaass,

welches im Laufe der weiteren Zellhüllentwicklung nicht mehr überschritten wird, wie dies durch Messungen sofort constatirt werden kann. Später treffen wir innerhalb derselben eine, anfänglich durch eine höchst zarte Linie, nur in den Ecken der Zellen durch etwas ausgedehntere, leichter sichtbare Zwischenräume von ihr getrennte, zarte, gleichfalls stark lichtbrechende Hüllschicht entstanden und erkennen zugleich, namentlich aus der Wirkung der Aetzkalilösung, dass der Zwischenraum zwischen den beiden Schichten nicht etwa leer, sondern jetzt schon mit einer weichen auf Zellstoff reagirenden Masse erfüllt ist. Wäre nun die innerste stärker lichtbrechende, also dichte Schicht durch Spaltung der ersten entsanden, so müsste diese erstlich im Laufe der Entwicklung einmal, eine der Breite der beiden Schichten wenigstens nahezu gleiche Breite erlangt haben und dann, müsste die innere dichte Schicht ein ihr gleiches optisches und chemisches Verhalten zeigen. Beides ist aber nicht der Fall. Auf keiner Entwicklungsstufe der zahlreichen Präparate, welche mir vorgelegen haben und von denen mir heute noch manche aufbewahrten zum Vergleiche zur Verfügung stehen, hat die primäre Zellhülle vor dem Auftreten der inneren secundären Schicht eine messbar grössere Breite erreicht, als sie in ausgebildeten Holzfasern besitzt. Die Innenschicht äussert ferner bei ihrem ersten Auftreten kaum einen sichtbaren Einfluss auf das polarisirte Licht, während die primäre Zellhülle schon zu dieser Zeit stark aufglänzt. Erst etwa in der dritten bis vierten Zellenreihe weiter nach innen beginnt jene sichtbar aufzuleuchten und es verstärkt sich dieses Verhalten nach und nach in dem Maasse, als man zu älteren Zellen übergeht. Chemisch ist das Verhalten zwar in dem Frühlingsholze und in dem mittleren Theile des Jahresringes, anfänglich dem der primären Zellhülle annähernd gleich, ändert sich aber mit dem Auftreten der Verholzung wesentlich. In dem äusseren Theile des Jahresringes tritt jedoch ein wesentlicher Unterschied ein, indem die primäre Zellhülle schon vollständig verholzt erscheint, ehe oder wenn die innere Schicht zur Entwicklung gelangt. Wir dürfen demgemäss annehmen, dass die erst beobachtete Hüllschicht vollständig ausgebildet und individualisirt ist, ehe die andere entsteht, dass dieselbe daher als gesonderter Theil der Gesamtzellhülle betrachtet werden muss, dem mit Recht die Bezeichnung primäre Zellhülle gebührt. Dafür spricht auch noch weiter der Umstand, dass die mittlere weiche Schicht da, wo sie an die erste angrenzt, sich leicht und oft schon während des Entwicklungsganges von selbst von dieser trennt, während sie mit der dritten Schicht in Zusammenhang bleibt. Diese mittlere weiche Schicht und die mit ihr in organischer Verbindung stehende innere Schicht haben wir zusammen als secundäre Zellhülle zu betrachten.

Die mittlere weiche, d. h. die äussere Schicht der secundären Zellhülle anfänglich in äusserst geringer Mächtigkeit vorhanden, nimmt, wie wir weiter oben gesehen haben, bis zu ihrer

Vollendung im Frühlingsholze allerdings nicht sehr erheblich, im Herbstholze aber in hohem Maasse an Dicke zu und das bezügliche Wachstum kann ebenso wie deren Entstehung, da sie von dem lebendigen Zellenleib durch die innere dichte Schicht getrennt ist, nur in zweierlei Weise erklärt werden. Entweder es entsteht dieselbe nach Anlage der innersten Schicht durch Einschiebung von, durch die letztere hindurch gegangenen, wasserreicheren Zellstoffmoleküle zwischen die beiden stärker lichtbrechenden Schichten und es erfolgt deren Wachstum durch fernere Einlagerung von gleichartigen Zellstoffmoleküle zwischen die bereits vorhandenen. Oder es spalten sich, da eine periodische wiederholte Spaltung durch die Beobachtung ausgeschlossen wird, von der innersten dichten Schicht ununterbrochen und in dem Maasse, als von dem Protoplasma aus wasserärmere Zellstoffmoleküle in sie eingelagert werden, nach Aussen hin wasserreichere Zellstoffmoleküle ab, welche Entstehen und Wachsen der mittleren weichen Schicht bedingen. In beiden Fällen aber haben wir die innere dichte Schicht als die zuerst entstandene, die weichere als die später gebildete zu betrachten.

Gegen die von mir angegebene Entstehungsfolge der beiden differenten Schichten der secundären Zellhülle hat Dr. Sanio einige Einwände erhoben (Flora 1874, Nr. 35 und 1875 Nr. 20). Der eine ist, da er eben nur constatirt, dass Sanio das in Wirklichkeit vorhandene Strukturverhältniss bis jetzt noch nicht erkannt hat, also eine einfache Negation meiner durch Präparate hinlänglich zu beweisenden und von anderer Seite mehrfach controlirten Beobachtungen bildet, von keiner weiteren Bedeutung und brauche ich mich mit demselben nicht ferner zu befassen. Der andere gipfelt einestheils in der »niederschlagenden« Beobachtung von der spiraligen Streifung stark verdickter Holzzellen, andernteils in dem endlichen Ausmaasse der sogenannten »tertiären Innenauskleidung«.

Was die spiralige Streifung angeht, auf welche ich demnächst in einer weiteren Nummer ausführlicher zu sprechen komme, so zeigt jeder gute Längsschnitt durch die stark verdickten Herbstholzzellen namentlich von der Fichte, aber auch von der Kiefer (auch bei sogenannten differenzirt verholzten Zellen), dass jene auf ungleichmässigem Wachstum der mittleren weichen Schicht beruht, die innere dichte Schicht (tertiäre Membran) aber nirgends eine Verdickung erfährt, sondern in ihrem Verlaufe nur den Strukturverhältnissen der ersteren folgt. Dass also die spiralige Streifung in früheren Entwicklungszuständen noch nicht zu beobachten ist, hat zunächst mit der Entstehungsweise der inneren Schicht gar nichts zu thun. Hätte Sanio hier richtig beobachtet, so hätte er gefunden, dass sein Reagenz zwar keinen Niederschlag erzeugen kann, dass es aber seiner weiteren Bemerkung theilweise die Spitze abbricht. Die Verkleinerung der Oberfläche der inneren Schicht der secundären Zellhülle ist so bedeutend nicht,

wie dies S a n i o glauben machen möchte. Bekanntlich steht dieselbe (wenn wir der Einfachheit halber die »Innenauskleidung« als Hohlcyylinder betrachten), da die Höhe als annähernd gleich angenommen werden darf, im Verhältnisse der Radien oder der Durchmesser. Nun finde ich dieses Verhältniss bei einer ziemlich gleichmässig sechseitigen, stark verdickten Herbstholz zelle der Kiefer = 5:3, bei einer sehr stark verdickten Buchenholz zelle = 3:1. Die Oberfläche der inneren Schicht würde also in dem einen Falle  $\frac{3}{5}$ , in dem andern  $\frac{1}{3}$  des ursprünglichen Inhaltes betragen. Das scheint allerdings so geradehin betrachtet eine ansehnliche Differenz. Nun wird die Innenschicht im Laufe der Entwicklung zum ersten, wie die Wirkung auf das polarisirte Licht zeigt, ziemlich dichter und zum anderen hat sie sich den Verdickungsformen anzuschmiegen; sie folgt bei der Fichte, Kiefer u. s. w. den spiraligen Streifen und erscheint dabei mehr oder minder tief gefaltet, sie zieht sich in die Porenkanäle hinein u. s. f. Das erste Verhalten bedingt nun ganz unzweifelhaft eine nach und nach erfolgende Verringerung des ursprünglichen Oberflächeninhaltes. Die innere Schicht wird dadurch geschickt gemacht, einen in Folge des Anwachsens der mittleren Schicht kleiner gewordenen Hohlraum auszukleiden. Das andere Verhältniss verlangt ein grösseres Oberflächenausmaass, als das ist, welches man einfach aus dem Durchmesser des Hohlraumes berechnet, d. h. die Oberfläche der inneren Schicht verkleinert sich bei spiralig gestreiften, bei porösen Zellen (und eine oder beide Verdickungsformen finden sich bei allen verdickten Zellen) nicht in dem Maasse, als man es einfach aus dem sich verkleinernden Durchmesser desselben erschliesst. Man ersieht hieraus, dass unter dem Einflusse der beiden erwähnten Umstände die Verkleinerung der Innenschicht keineswegs den oben mitgetheilten Verhältnisszahlen gemäss erfolgt und dass bei derselben das Maass der Möglichkeit nicht überschritten zu werden braucht.

Die gleiche Erklärung wie für die Entstehung der Verdickung von *Pinus silvestris* lässt sich auf diejenige der Grundparenchymzellen der Irisarten, der Markzellen von *Xantochymus* und anderer verdickter Parenchymzellen mit nur einer secundären Zellhülle anwenden und von ihnen aus ist dann der Uebergang zu den mehrfach geschichteten Markzellen von *Climatis vitalba* u. s. w. leicht und ungezwungen vollziehbar.

Die ganze von letzteren vorliegende Entwicklungsreihe lässt es als unzweifelhaft erscheinen, dass die einzelnen sich nach innen folgenden Doppelschichten nichts anderes sind, als nach der Individualisirung der primären Zellhülle entstandene secundäre Zellhüllgenerationen, von denen jede einzelne der bei *Pinus*, *Iris* etc. vorhandenen einzigen entspricht, und ganz in der Weise sich entwickelt hat, wie es für die genannten aus den Thatsachen erschlossen worden ist.



Der Vorgang, wie er bei *Pinus* stattfindet, wiederholt sich öfter. An die Stelle des ununterbrochen fort dauernden Wachstums der einmal angelegten secundären Zellhülle durch Einlagerung, tritt hier eine Unterbrechung des nur kurze Zeit dauernden Dickenwachstums der einzelnen Generation und es wird die weitere Verdickung der Gesamtzellhülle durch wiederholte Neubildung mit folgendem beschränktem Dickenwachstum vollzogen.

Wir ersehen aus alledem, dass sowohl die ältere Appositionstheorie, als auch die neuere Intussusceptionstheorie einer Abänderung und Beschränkung bedürftig sind, und gelangen kurz zusammenfassend zu folgender Erklärung der Schichtung und des Wachstums der Zellhülle:

1. Die primäre Zellhülle entsteht selbstständig und bildet sich zu einem organisch abgeschlossenen Theil der Gesamtzellhülle aus.

2. Die Verdickung erfolgt durch gleichfalls selbstständige Entwicklung, d. h. durch Neubildung secundärer Zellhüllgenerationen, welche aus einer äusseren weichen und einer inneren dichten Schicht bestehen und von denen jede einzelne durch Einlagerung zu ihrer endlichen Stärke heranwächst. Es sind bei derselben sonach zwei Vorgänge: Apposition (wenn man die Neubildung so nennen will) und Intussusception betheiligt.

3. Je nachdem diese Neubildung nur einmal stattfindet (*Pinus* u. s. w.) oder sich in periodischer Folge öfter wiederholt (*Clematis* u. s. w.) lassen sich in der Verdickungsmasse der betreffenden Zellen nur zwei durch ihr Lichtbrechungsvermögen unterschiedene Schichten, eine äussere weichere, die früher als »secundäre« Zellhülle bezeichnete, und eine inuere, die sogenannte »tertiäre« Zellhülle, unterscheiden, oder es besteht dieselbe aus einer mehr oder minder grossen Anzahl von Doppelschichten, sie ist mehrschichtig.

Es erübrigt nun zum Schlusse noch die zur Zeit allgemein als durchschlagend anerkannten Einwürfe zu prüfen, welche von Hofmeister (die Lehre von der Pflanzenzelle Seite 192 u. f.) gegen die Appositionstheorie erhoben worden sind und die in gewissem Umfange auch der voranstehenden Darstellung entgegenstehen.

Die geschichteten Parenchymzellen von *Hoya carnosa*, welche übrigens für die Entscheidung der vorliegenden Fragen kein günstiges Object bilden, da ihre Flächen nahezu sphärisch sind und man es nicht in der Gewalt hat, wie das so durchaus nothwendig ist, gerade Durchschnitte der Zellen mit Ausschluss der Deckwände zu erhalten, habe ich sowohl in dem Marke, als in der Rinde junger Triebe untersucht. Ich fand da auch das eine von Hofmeister angegebene Verhalten bestätigt, dass neben Zellen mit mehrfach geschichteten, solche

mit einfacher, denjenigen der Holzzellen von *Pinus* ähnlich gebauten Hüllen vorkommen. An diesen Zellhüllen unterscheidet man aber immer drei Lagen, je eine äussere und innere sich in die Porencanäle hineinziehende (Fig. 55 *g, h*), stärker lichtbrechende, dichtere und eine mittlere, minder lichtbrechende, mithin weichere. Dieses Structurverhältniss zeigen Zellen mit verschiedener Dicke der Zellhülle in jüngeren, wie in älteren Stengelgliedern; und daraus scheint mir hervorzugehen, dass dasselbe, wo es einmal in einer Zelle vorhanden ist, auch ferner so verbleibt. Wollte man nun annehmen, es hätten sich aus diesen Zellen junger Stengelglieder später mehrfach geschichtete Zellen durch Spaltung der mittleren Schicht entwickelt, so müssten sich in diesem Falle in der wasserreichen Zellstoffmodification wasserärmere Schichten durch nachträgliche Differenzirung herausgebildet haben. Nun wird aber von Hofmeister in Uebereinstimmung mit Nägeli überall angenommen, dass sich aus den wasserärmeren Schichten durch Differenzirung wasserreiche Schichten ausspalten. Das vorliegende Object lässt sich also unter der gemachten Voraussetzung nicht wohl für die Nägeli'sche Theorie des Wachstums verwerthen. Die andere Angabe, dass wo Schichten auftreten, sofort fünf und nicht weniger vorhanden seien, fand ich dagegen keineswegs bestätigt. An guten Quer- und Längsschnitten durch die betreffenden Zellen des Markes, die hier allerdings schwer zu erhalten sind, aber keineswegs durch »optische Querschnitte« der Zellen dicker Schnitte ersetzt werden können, finde ich Zellen mit nur einer, mit 2, 3 und 4 secundären Zellhüllgenerationen (Fig. 55 *a—f*), nach der Hofmeister'schen Auffassung also mit 3, 5, 7 und 9 Schichten. Diese markiren sich allerdings nicht so scharf, wie bei *Clematis*, allein sie sind doch zu erkennen und namentlich leicht durch die Quellung in Aetzkalilösung nachzuweisen. Ein ganz gleiches Verhalten zeigen auch andere geschichtete Parenchymzellen, wo dieselben in verschieden weit fortgeschrittenen Entwicklungszuständen der Verdickung dicht neben einander vorkommen. Nur dass hier in Folge eines grösseren Unterschiedes in dem Wassergehalte der beiden Schichten diese weit deutlicher hervortreten (Fig. 56 u. 57). Hier mag noch erwähnt werden, dass die dichte Schicht der jüngsten Zellhüllgeneration meist etwas oreiter und stärker glänzend erscheint, als diejenigen der älteren. Dies ist aber offenbar eine in optischen Verhältnissen und nicht in der Structur begründete Erscheinung. Denn wenn die Schichten durch die Präparation von einander getrennt und aus einander gezerrt werden, so zeigt sich das gleiche Verhältniss bei jeder an grössere, freie Räume angrenzenden Schichten-  
gruppe.

Was die Ausmaasse verschieden, stark verdickter derartiger Parenchymzellen betrifft, so fand ich für dieselben in der Mitte der Seitenwände und von der Mitte der sogenannten Mittel-

lamelle, d. h. der scheinbar, homogenen, gemeinschaftlichen primären Zellhülle aus gemessen, folgende Grössen:

1) *Hoya carnosa* Mark:

a.	mit 1 sec. Hülle	1,66 Mikr.
b.	» 2 » »	2,70 »
c.	» 3 » »	3,50 »
d.	» 4 » »	5,00 »
e.	» 5 » »	6,20 »

2) *Urania guyanensis*. Grundparenchym des Stammes.

a.	mit 1 sec. Hülle	1,90 Mikr.
b.	» 2 » »	3,75 »
c.	» 3 » »	5,40 »
d.	» 4 » »	7,90 »
e.	» 8 » »	16,6 »

3) *Lycopodium sp. mex.* verdickte Scheidezellen.

a.	mit 1 sec. Hülle	1,85 Mikr.
b.	» 2 » »	3,43 »
c.	» 3 » »	4,70 »
d.	» 4 » »	6,25 »
e.	» 5 » »	7,55 »

An *Dasyclodos clavaeformis* konnte ich wegen Mangel an Material die Hofmeister'schen Angaben nicht controliren. Bei *Pinus Laricio* aber ist die Dicke der äussersten, stark lichtbrechenden Schicht, d. h. der primären Zellhülle bei den Oberhautzellen in höherem Alter noch ebenso gross, wie in jüngerem. Hätte Hofmeister hier die Entwicklung verfolgt, so würde er gefunden haben, dass sich die 5 oder 6 Doppelschichten, resp. secundäre Hüllgenerationen hier ebenso nach und nach einfinden, wie in anderen Fällen. Der Dickendurchmesser der primären Zellhülle (1,21 Mikr.) macht hier keine irgend bemerkenswerthe Ausnahme. Ausserdem lehrt die Beobachtung, dass die primäre Aussenwand der Oberhautzellen vielfach stärker ist, als die primäre Zellhülle innerer Gewebezellen.

Die Angabe bezüglich der Haarzellen von *Lavatera trimestris* konnte ich weder früher noch bei einer neuerlichst von mir selbst und von anderer Seite mittelst der Systeme *F* (ein vorzügliches neuestes Correctionssystem), wie 1 und 3 zum Eintauchen von Zeiss vorgenommenen Revision meiner Präparate bestätigen. Die stärksten Haare fand ich mit 13,5 Mikr. dicken Hüllen

und es erscheinen dieselben, wie dies in den durch die Gestaltung des Objectes bedingten optischen Verhältnissen (Brechung und Zurückwerfung) begründet ist, bis etwa zu  $\frac{2}{3}$  nach dem Rande hin sehr deutlich, weiter nach aussen weniger deutlich geschichtet. Die Anzahl der Doppelschichten betrug hier 8 bis 9. Ebenso deutlich wie diese und in dem eben angedeuteten Verhältnisse fand ich aber auch Zellhüllen geschichtet, welche nur 5 bis 5,7 Mikr. maassen; und an Haarzellen mit einer Wandstärke von 3,57 Mikr. konnte ich ohne Mühe 2—3 Doppelschichten unterscheiden. An ganz jungen Haaren beobachtete ich bei einer Dicke der Zellhülle von 2,18 bis 3,60 Mikr. immer eine Doppelschicht innerhalb der primären Zellhülle und hatte dabei die mittlere weiche Schicht eine um so grössere Breite, je grösser das ganze Ausmaass war. Also auch bei den noch dünnen Zellhüllen sind bei diesem Objecte immerhin schon drei Schichten im Sinne Nägeli's und Hofmeister's, d. h. eine mittlere weiche und je eine äussere und innere dichtere Schicht vorhanden.

Ueber das auf Seite 194 besprochene Verhältniss bei *Cladophora glomerata* kann ich nicht urtheilen, da mir so starkwandige Exemplare nicht zur Hand waren. Bei *Cladophora fracta* aber fand ich Folgendes:

In der Endzelle eines dickwandigen Fadens, in dem sich diese eben getheilt hatte, sah ich den Intercellularraum von 4 Zellhüllgenerationen überspannt. Die Gesamtmühüllung zeigte somit 5 (homogene nicht differenzirte) Hüllen, und diese fand ich sowohl am Grunde, wie an den Spitzen deutlich ausgesprochen, (das Präparat hierzu ist bewahrt). Einen Ast, der eben aus einer fünffach eingeschachtelten Zelle hervorwuchs und etwa deren Länge erreicht hatte, also noch verhältnissmässig kurz war, zeigte an seinem Grunde, also bei seinem Austritt aus der Mutterzelle eine Wanddicke von 15,4 Mikr. (die grosse Dicke kommt hier von der Lockerung der Hüllen und zwar in Folge der Aufbewahrung), welche sich nach der Spitze hin rasch auf 5,8 Mikr. verjüngte, ohne dass aber auch nur eine Schicht weniger sichtbar geworden wäre. Ein anderer Ast, welcher aus einer dünnwandigen Zelle hervorwuchs, hatte sich einmal getheilt und seine Tochterzellen liessen in ihrem ganzen Umfange — also auch die Endzelle an ihrer Spitze — zwei Hüllgenerationen erkennen. Im übrigen fand ich die Zahl der Schichten, resp. der ineinandergeschachtelten Zellhüllen (und bei der Einschachtelungstheorie muss ich heute noch auf Grund vielfach beobachteter Thatsachen und trotz des Einspruchs von Strassburger stehen bleiben) immer im Verhältniss stehend zu den entsprechenden Theilungsvorgängen. Demgemäss findet bei *Cladophora fracta* und wohl ebenso bei *Cl. glomerata* überall keine Schichtenbildung im Sinne Hofmeisters statt. Was scheinbar als solche auftritt, ist nichts anderes, als die Summe einer Reihe von Zellhüllgenerationen, welche verschieden alten

Mutter- und Tochterzellen angehören und die Producte der aufeinanderfolgenden Theilungsvorgänge sind. Der Fall gehört also eigentlich gar nicht hierher und ich habe ihn nur deshalb nicht unbeobachtet lassen wollen, weil Hofmeister ein besonderes Gewicht darauf zu legen scheint.

Die Seite 195 stehende Angabe, dass die Schichten bei vielen verdickten Zellen ohne Ablenkung bis an die Porencanäle reichen, findet an feinen Schnitten (wie ich schon oben bei *Hoya carnosa* vorübergehend erwähnt habe) keine Bestätigung. Im Gegentheil zieht sich die innere dichte Schicht jeder Zellhüllgeneration überall in die Porencanäle hinein und schliesst sich an jene der vorhergehenden an (Fig. 55 *g* u. *h* u. 57). Uebrigens kann das eine wie das andere Verhalten, welches in einer späteren Nummer näher besprochen werden soll, weder etwas für noch gegen die eine oder die andere Theorie beweisen.

Darmstadt, im August 1875.

## Erklärung der Abbildungen.

Bemerkung. Es bezeichnet in allen Figuren:

B. Bast.

C. Cambiumregion.

H. Holz.

pr. primäre Zellhülle.

sa. äussere Schicht der secundären Zellhülle,

si. innere Schicht der secundären Zellhülle (»tertiäre Membran«),

z. Zwischensubstanz zwischen den radialen Hüllstücken der cambialen, jungen Bast- und Holzellen,

p. Pore.

i. Intercellularraum.

Sämmtliche Figuren sind 500 Mal vergrössert.

### *Pinus silvestris.*

Fig. 26. Querschnitt durch das Cambium, den jungen Bast und das junge Holz eines alten Stammes zur Zeit der Entwicklung des Frühlingsholzes.

Fig. 27. Aehnliches Präparat (ohne Bastzellen) nach der Behandlung mit Aetzkalkilösung (links) und dann mit Chlorzinkjodlösung (rechts).

Fig. 28. Querschnitt durch Cambium, Holz und Bast eines alten Stammes in der Periode genommen, in welcher der Uebergang des Frühlingsholzes in das Herbstholz begonnen hat. Die weiche Schicht der secundären Zellhülle hat sich bei einer Anzahl von Zellen von der primären Zellhülle getrennt bei *xx*.

Fig. 29. Gleiches Präparat nach der Behandlung mit Aetzkalkilösung. M. M. Markstral.

Fig. 30. Mit Chlorzinkjodlösung behandelter Querschnitt nach mehrtägigem Liegen in derselben gezeichnet.

Fig. 31. Mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure behandelter Querschnitt, kurze Zeit nach dem Einliegen gezeichnet.

Fig. 32. Querschnitt durch das in der Entwicklung begriffene Herbstholz eines alten Stammes. Die Verholzung beginnt sehr früh und schreitet rasch fort. Links die Reaction von Chlorzinkjodlösung nach etwa 24stündiger Einwirkung.

Bemerkung. Bei sämmtlichen Figuren, wo sie vorkommt, ist die Lostrennung der weicheren secundären Hüllschicht von der primären Zellhülle durch dunklere Schattirung angedeutet.

### *Iris spec.*

Fig. 33. Querschnitt aus dem Grundgewebe eines noch jungen Blüthenschaftes. Die Zellen sind bloss von der primären Zellhülle umkleidet und die Querwände zeigen keine Poren.

Fig. 34. Querschnittpartie aus einem Blüthenschaft während des Blühens. Innerhalb der primären Zellhülle hat sich eine secundäre Zellhülle entwickelt. Bei *a* eine Querscheidewand mit flachen Poren.

Fig. 35. Ein ähnliches Präparat nach der Einwirkung von Aetzkalkilösung.

### *Xanthochymus tinctorius.*

Fig. 36—38. Den drei vorhergehenden entsprechende Querschnitte aus dem Mark und zwar 36 eines jungen, 37 und 38 eines alten Stengelgliedes.

*Clematis vitalba.*

Fig. 39. Querschnitt durch das Mark eines Stengelgliedes, welches eben sein Längenwachsthum vollendet hat. Es ist bloß die primäre Zellhülle ausgebildet.

Fig. 40. Aehnliches Präparat aus dem nächstfolgenden Internodium mit vollständig ausgebildeter secundärer Zellhülle. Bei *aa* Querscheidewand mit flachen Poren.

Fig. 41. Ein Querschnitt nach mehrtägigem Liegen in Aetzkalkilösung ausgewaschen und in Glycerin aufbewahrt.

Fig. 42. Gleiches Präparat nach dem Quellen in concentrirter Schwefelsäure rasch in destillirtes Wasser gesenkt. Im unteren Theile der Figur die nach Durchtränkung mit Jodjodkaliumlösung auftretende Färbung der primären und secundären Zellhülle.

Fig. 43—45. Den Fig. 40—42 entsprechende Querschnitte aus einem nächst älteren Stengelgliede mit 2 secundären Hüllgenerationen; bei *a* Fig. 43 die jüngste Generation von den übrigen getrennt. Die Partien A u. B Fig. 45 entsprechen je dem oberen und unteren Theile der Fig. 42.

Fig. 46—48. Querschnitte durch das Mark einander folgender je älterer Stengelglieder, mit je 3, 4 und 5 secundären Zellhüllgenerationen.

Fig. 49. Querschnitt durch das junge primäre Bastfaserbündel mit noch unverdickten primären Zellhüllen.

Fig. 50. Desgleichen aus einem Stengelgliede, in welchem die erste secundäre Zellhülle des Markes entwickelt war.

Fig. 51. Ein solches Präparat nach der Behandlung mit Aetzkalkilösung.

Fig. 52. Querschnitt durch denselben Gewebetheil aus einem Stengelglied, in welchem sich eben die primären Korkplatten einzuschieben beginnen.

Fig. 53. Querschnitt durch das junge Holz eines ziemlich alten Stengelgliedes. Bei *a* unverdickte Holzfasern. Bei *b* solche mit 1, bei *c* mit 2, bei *d* mit 3 secundären Zellhüllen.

Fig. 54. Querschnitt durch das junge Holz von *Xanthochymus tinctorius*. *a, b, c* wie in voriger Figur. An einzelnen Fasern ist die Verholzung noch im Gange, bei andern schon vollendet. Bei ersteren ist die weichere Schicht der resp. secundären Zellhüllgeneration daher ungleichmässig lichtbrechend. In den mittleren der jüngst-verdickten Fasern hat sich die secundäre Zellhülle theilweise von der primären getrennt.

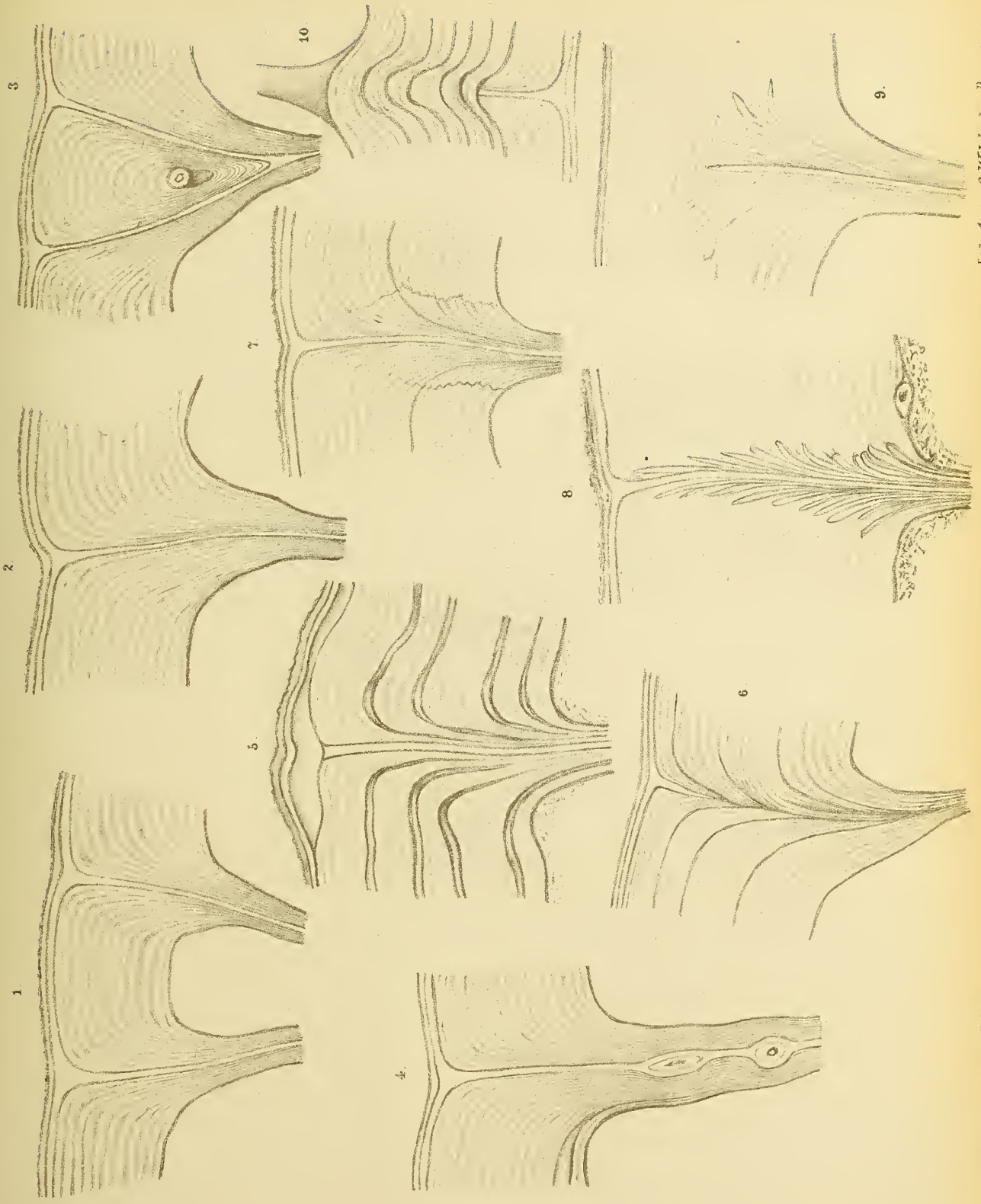
Fig. 55. Querschnitt durch eine Gruppe der sog. Steinzellen in dem Marke von *Hoya carnos*, *a—e* bezeichnen die Folgezustände der Verdickung mit entsprechender Zahl secundärer Zellhüllen, *f* ist eine schon sehr stark verdickte Zelle. Bei *g* und *h* zwei verschieden stark verdickte Zellen ohne mehrfache Schichtung mit bloß einer secundären Zellhülle. Die Porenkanäle sind ausser bei *g* und *h* angedeutet, aber nicht ihrer wirklichen Structur gemäss ausgeführt.

Fig. 56. Durch Salpetersäure und chlorsaures Kali isolirte Zellen eines feinen Querschnittes durch das Grundgewebe des Schaftes von *Urania gubanensis*, *a—e* wie oben. Die weichen Schichten der secundären Zellhüllgenerationen sind in Folge der Mazeration etwas gequollen. Porenkanäle wie in Fig. 55.

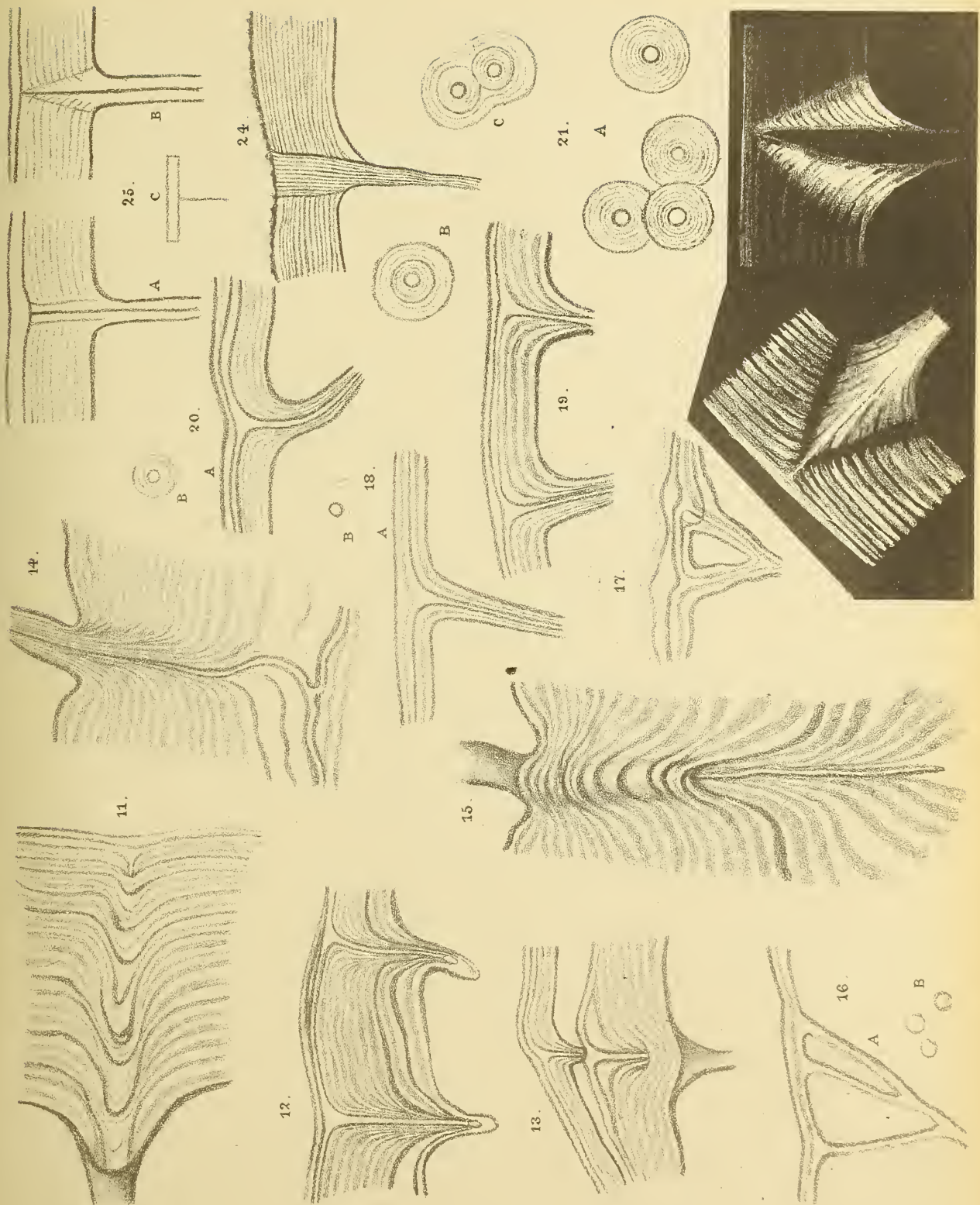
Fig. 57. Querschnitt durch die aus stark verdickten gestreckten, faserähnlichen Zellen bestehende Scheide von *Lycopodium spec. mex.* Die Buchstaben *a—g* bezeichnen die Entwicklungsfolge bezüglich der Anzahl secundärer Zellhüllen. Bei B einige Zellen einer Blattspur. Die Porenkanäle sind hier ihrer wirklichen Structur entsprechend ausgeführt.

---

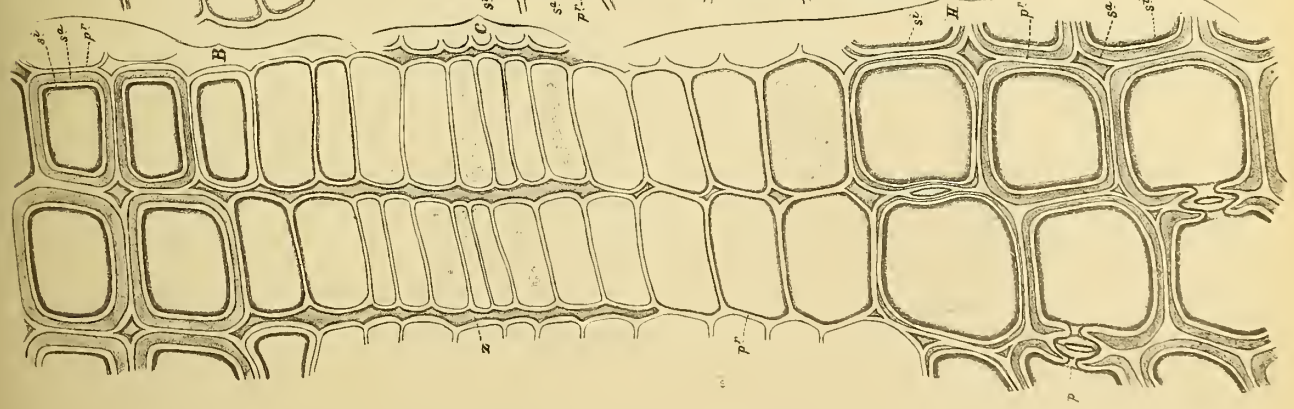
Taf I



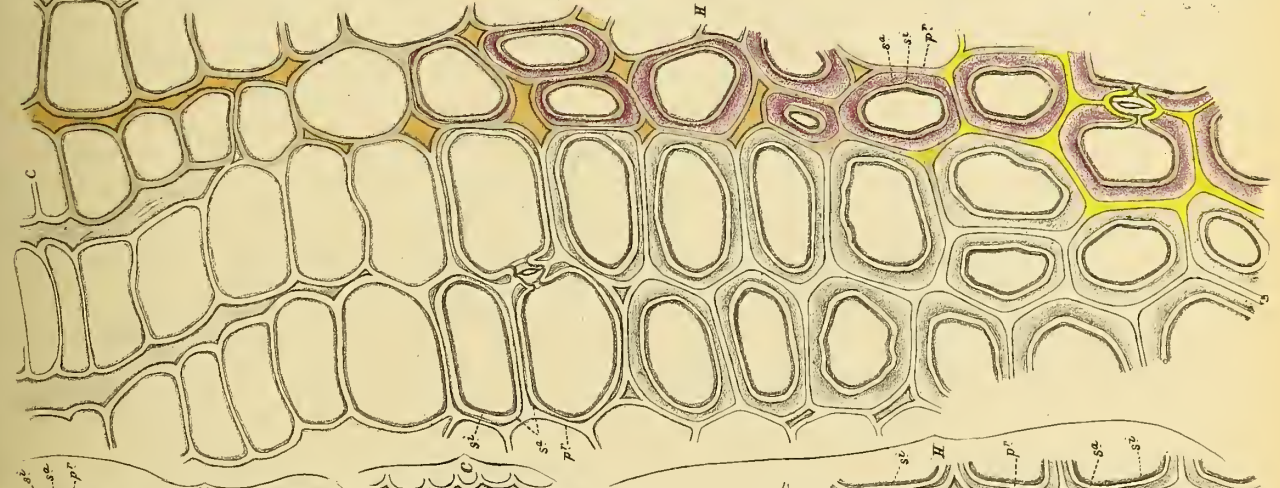




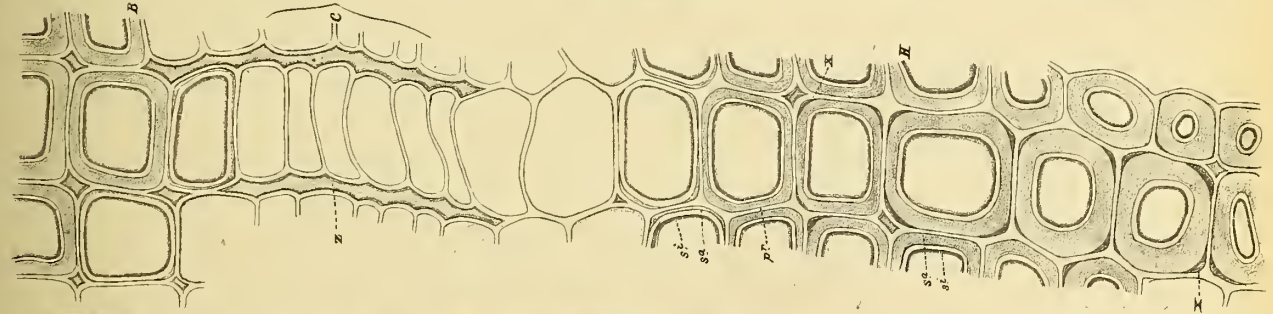
26



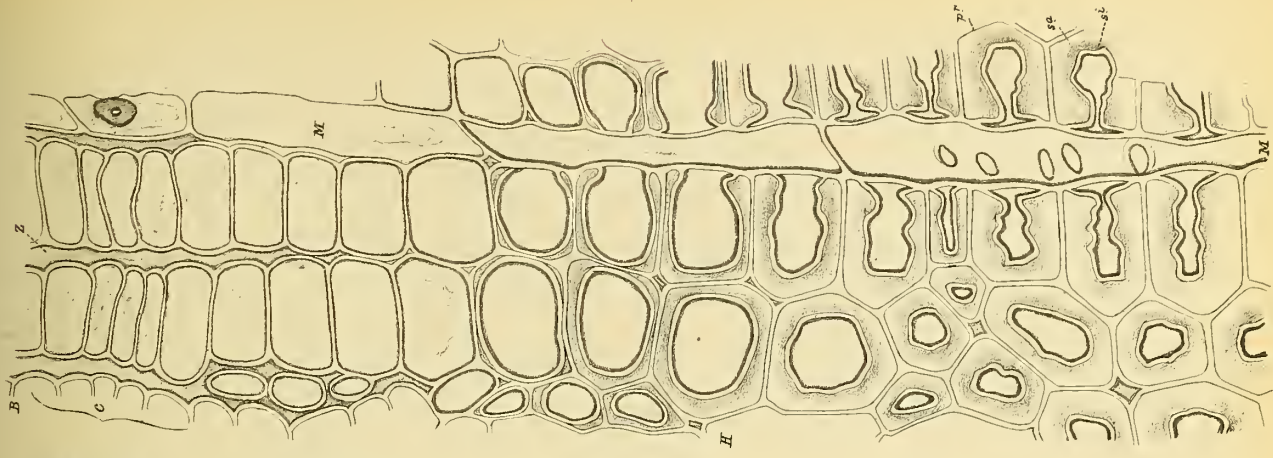
27



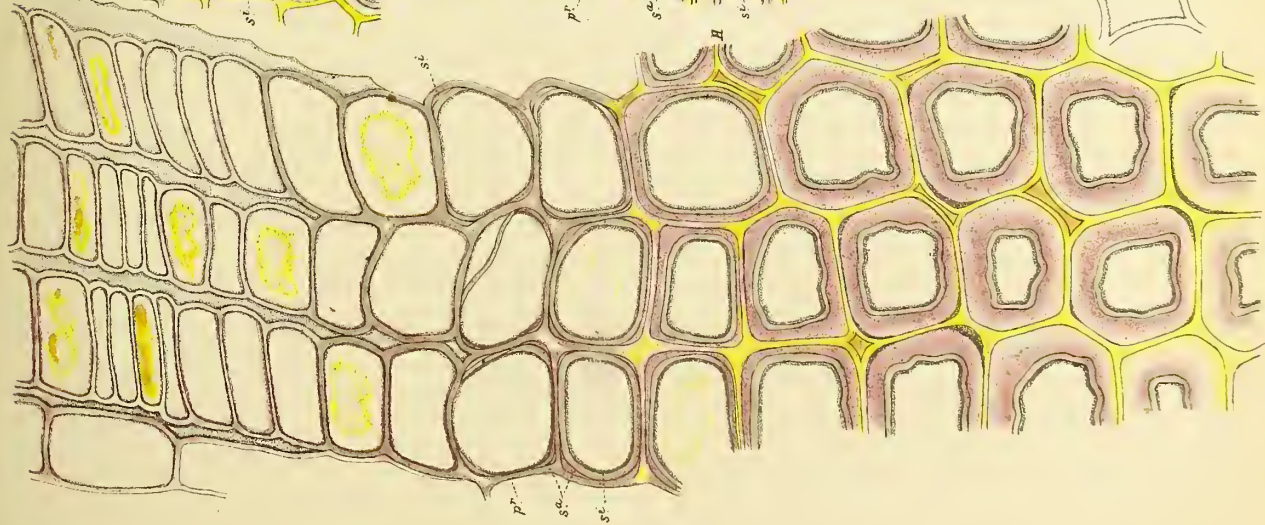
28



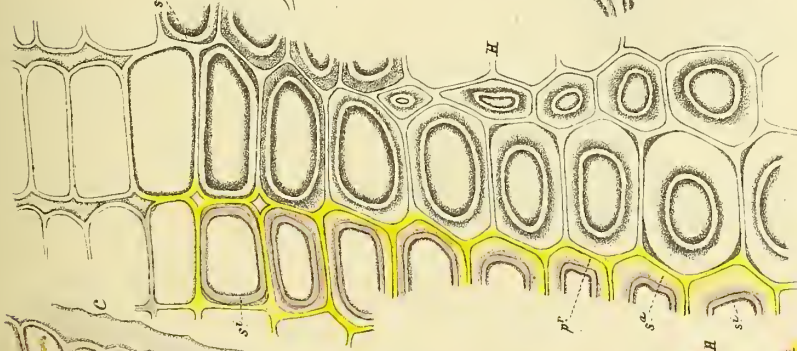
29



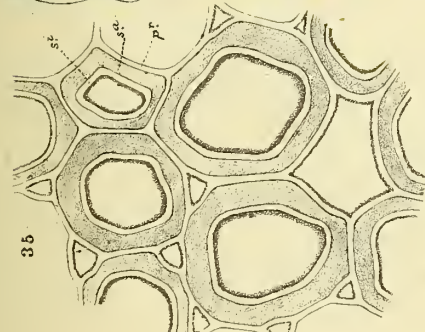
30.



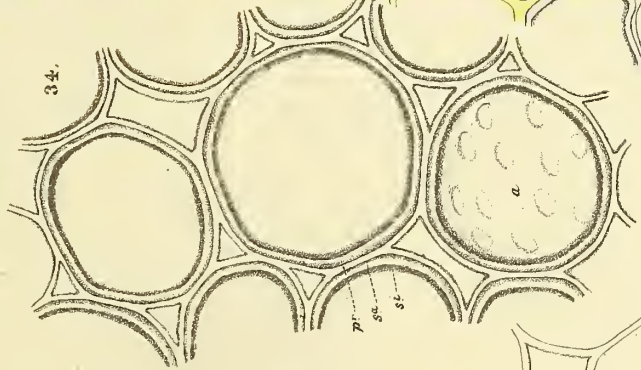
32.



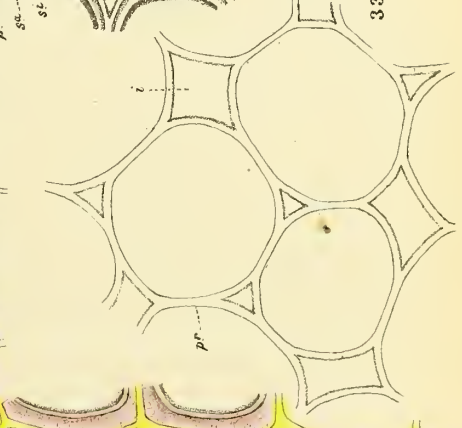
35.



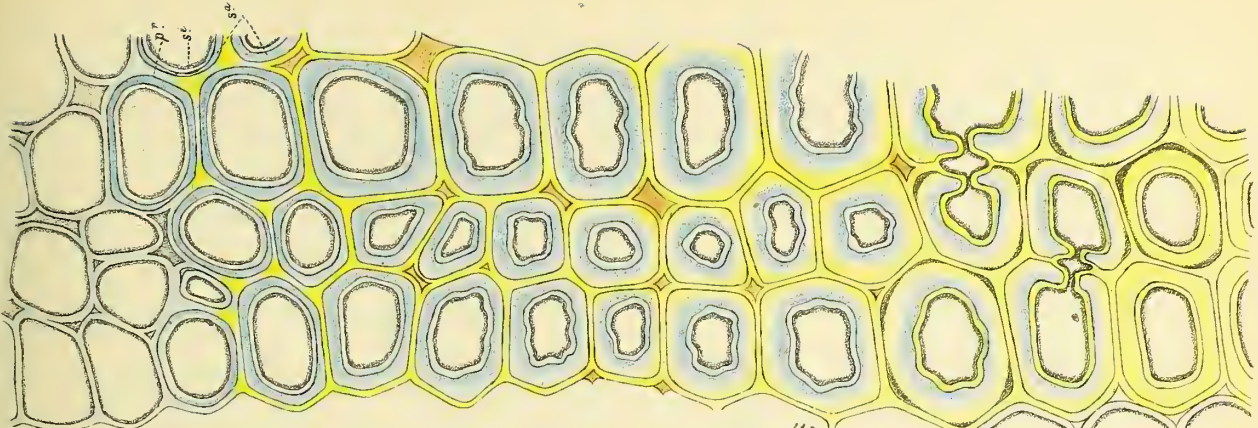
34.

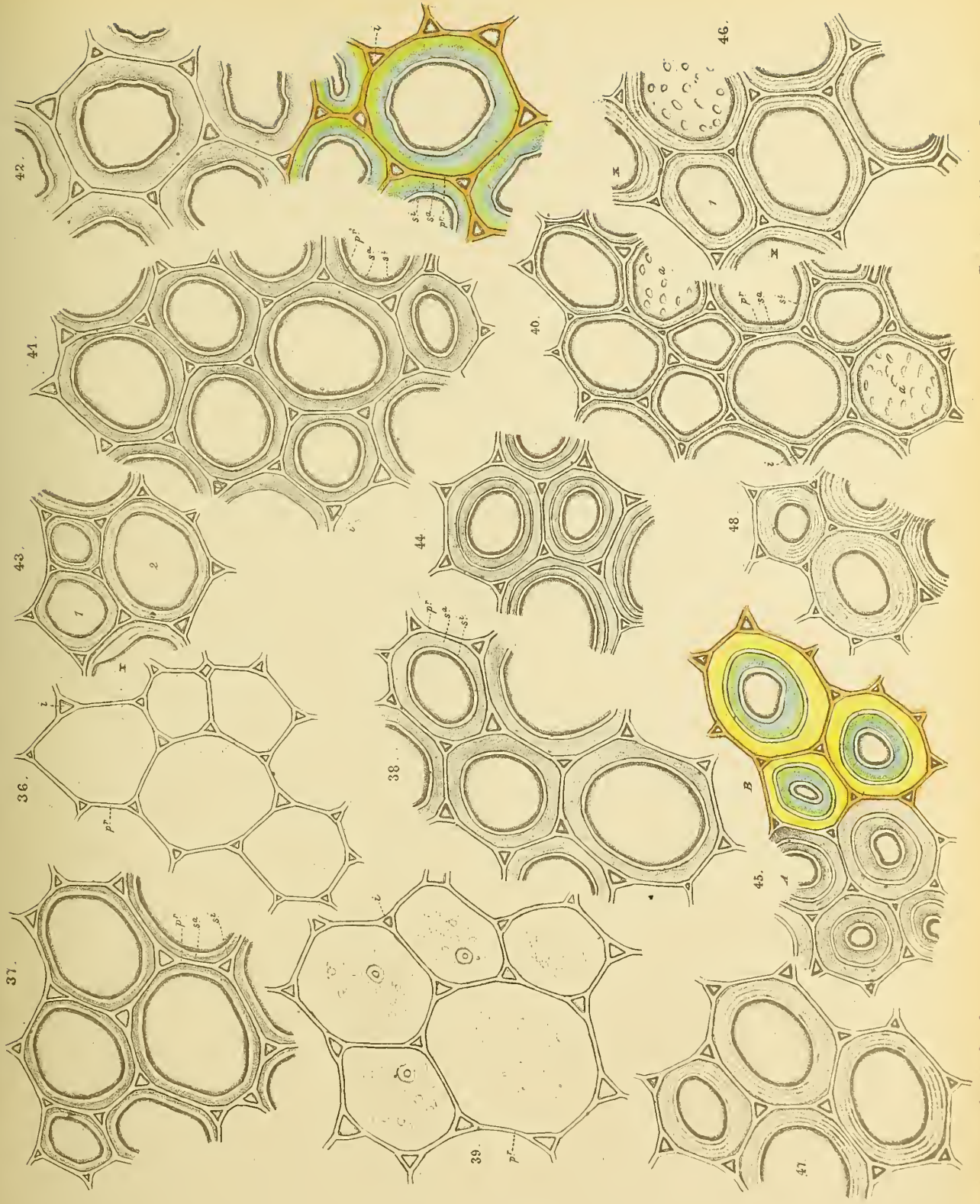


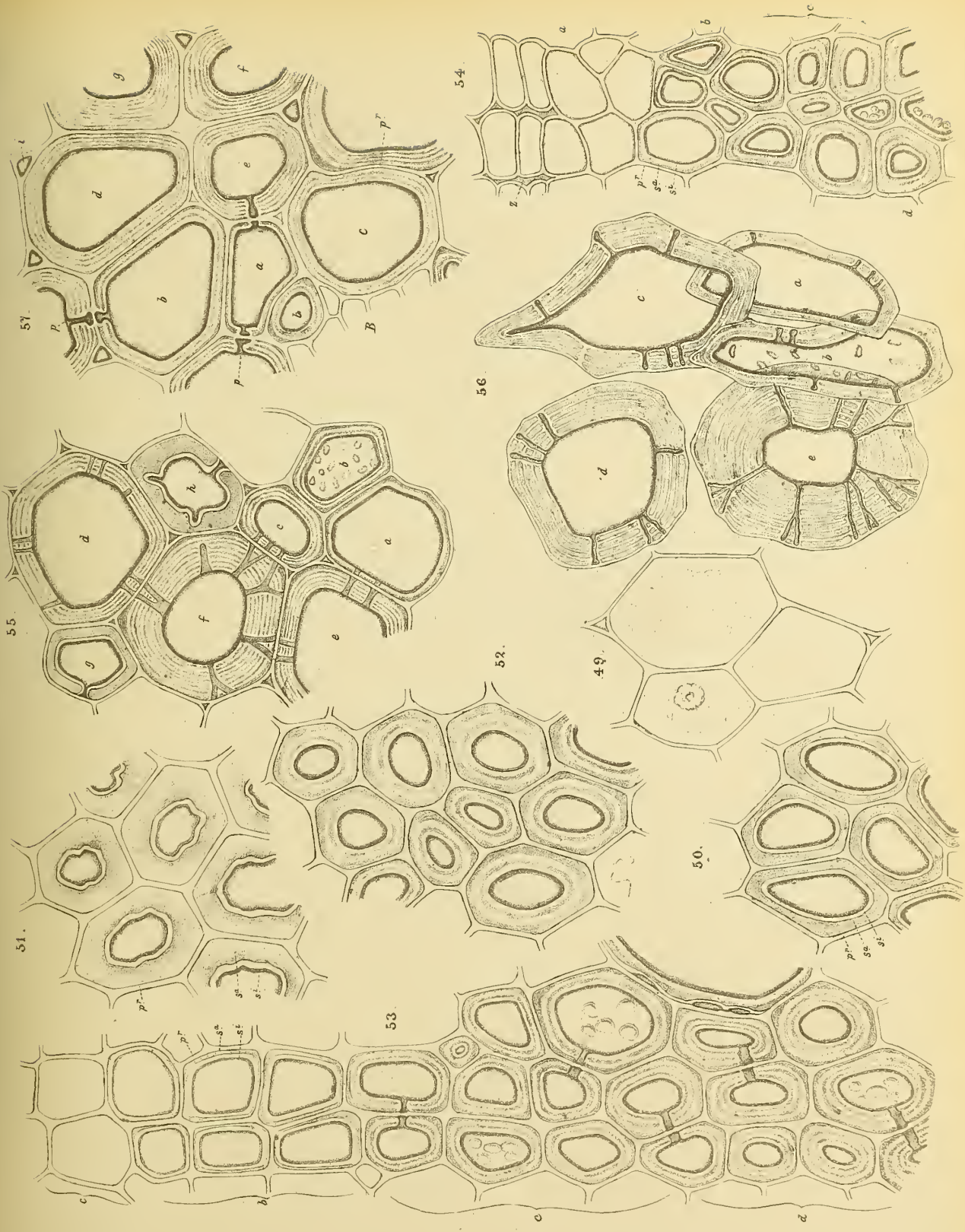
33.



31.







Lith. Inst. v. C. Weizsacher, Darmstadt

n. d. Natur. gez. v. Professor Dr. J. Dippel.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [10\\_1876](#)

Autor(en)/Author(s): Dippel Leopold

Artikel/Article: [Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle, betrachtet an der Hand der Thatsachen 181-212](#)