

## 48. C. Correns: Ueber die Querlamellirung der Bastzellmembranen.

Mit Tafel XX.

Eingegangen am 22. Juli 1893.

In einer Mittheilung „Ueber die innere Structur der vegetabilischen Zellmembranen“<sup>1)</sup> habe ich, gestützt auf eigene Beobachtungen und nachgeprüfte fremde Angaben, zu zeigen versucht, dass die Membran gewisser Bastzellen, z. B. jener der Apocynen, viererlei verschiedene Structurverhältnisse besitzen kann:

1. Die Schichtung,
2. Die Streifung, beide einzig durch Wassergehaltsdifferenzen sichtbar gemacht.

3. Die Querlamellirung, ungefähr quer verlaufende helle Linien (Fig. 1, Taf. XX). Sie entsprechen Membranstellen, die theils wegen ihres geringeren Wassergehaltes, hauptsächlich aber in Folge der Infiltration mit einem durch Macerationsmittel ausziehbaren Stoffe das Licht stärker brechen. Gewisse Anilinfarben, z. B. Methylenblau, färben die Querlamellirung distinct, Chlorzinkjod dagegen nicht.

4. Die Verschiebungslinien, oft deutlichen Knickungen der Lamellen entsprechend, nicht mit Methylenblau, dagegen mit Congoroth und vor Allem mit Chlorzinkjod deutlich färbbar.

Einige Monate nach der Publication dieser Arbeit veröffentlichte C. MIKOSCH<sup>2)</sup> in diesen Berichten eine Mittheilung „Ueber die Membran der Bastzellen von *Apocynum venetum* L.“.

Ihm erscheint der querlamellirte Schichtencomplex im optischen Längsschnitt aus Stäbchen aufgebaut, die unter sich nahezu parallel und senkrecht zur Zellachse orientirt sind. In der Flächenansicht ist dieser Complex, die „Stäbchenschicht“, netzförmig. Bei Einwirkung von Kupferoxydammoniak treten zunächst die „Stäbchen“ schärfer hervor, dann zerfallen sie in Körnchen, die in Reihen, den Schichten entsprechend, liegen. Später treten auch zwischen den Reihen Körnchen auf, endlich löst sich alles, bis auf die Innenlamelle, auf. Lässt man dagegen concentrirte Schwefelsäure einwirken und wäscht dann, zur richtigen Zeit, aus, so erscheint die „Stäbchenschicht“ als

1) PRINGS. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIII, S. 277—311.

2) Berichte der deutschen botan. Gesellsch. Bd. IX, S. 306 u. f.

„Fibrillenbündel“; die Fibrillen liegen parallel der Zellachse und bestehen gleichfalls aus Körnchen.

Von diesen Beobachtungen ausgehend, stellt nun MIKOSCH folgende Ansicht vom Bau der Stäbchenschicht auf: Sie besteht aus Körnchen, die sowohl in radialer als in tangentialer und longitudinaler Richtung in Reihen geordnet sind. Kupferoxydammoniak löst zunächst die Bindungen in longitudinaler Richtung (die Stäbchen werden deutlicher), dann jene in radialer Richtung (die Stäbchen zerfallen in Körnchen). Schwefelsäure löst dagegen zunächst die Bindungen in radialer Richtung, „senkrecht zur Zellachse“ (die Fibrillen treten auf), dann jene in longitudinaler Richtung (die Fibrillen zerfallen in Körnchen). Ueber das Verhalten der Bindungen in der dritten, tangentialen Richtung, sagt MIKOSCH gar nichts, obwohl Körnchen, in den drei Richtungen des Raumes untereinander verbunden, nach der Lösung der Bindungen in zwei Richtungen noch nicht frei erscheinen können.

Die Publication MIKOSCH's hat mich veranlasst, die Querlamellirung einer erneuerten Untersuchung zu unterwerfen. Es stand mir dabei Alkoholmaterial von jenem *Apocynum androsaemifolium* zu Gebote, das ich früher untersucht hatte und bei dem fast jede Bastzelle Querlamellirung aufwies. Die wichtigeren Ergebnisse prüfte ich an frischen Bastzellen einer als *Apocynum hypericifolium* im hiesigen botanischen Garten cultivirten Pflanze nach, die auch das Material zu den entwickelungsgeschichtlichen Studien lieferte. Ausserdem kam Herbarmaterial von *Apocynum venetum*, sowie frisches Material von *Nerium Oleander*, *Vinca minor* und *Amsonia Tabernaemontana* Walt. zur Untersuchung. Von den übrigen, Querlamellirung zeigenden Bastsorten (*Asclepias*, *Linum*, *Welwitschia*) stand mir zur Zeit kein brauchbares Material zu Gebote.

Im Weiteren werde ich die von MIKOSCH beliebte neue Bezeichnung „Stäbchenschicht“ nicht gebrauchen, sondern von „Querlamellirung“ und „querlamellirten Schichten“ sprechen. Ein wesentlicher Grund, diese von KRABBE eingeführte Bezeichnung zu verlassen, liegt nicht vor<sup>1)</sup>. Ausserdem wäre der neue Name nicht gerade glücklich gewählt. Im Allgemeinen bezeichnet man eben eine Platte (Lamelle) nicht als Stäbchen, wenn sie gleich, von der Seite gesehen, wie ein Stäbchen aussehen kann.

1) Ich verkenne nicht, dass KRABBE's Bezeichnung eine gewisse Umständlichkeit im Ausdruck bedingt, denn man kann nicht einfach von „Lamellen“ sprechen, sondern muss immer „Querlamellen“ gebrauchen, und dass aussordem diese Bezeichnung eine Aehnlichkeit mit der wirklichen Lamellenstructur nahelegt, eine Aehnlichkeit, die in der That höchst gering ist. Besser wäre es vielleicht, von „Bänderung“ und hellen und dunklen „Bändern“ zu sprechen, wenn ein neuer Name gegeben werden soll.

Für das genauere Studium der Querlamellirung empfiehlt sich eine Tinction der Bastzellen, da die hellen und dunklen Querlamellen sich gewissen Farbstoffen gegenüber verschieden verhalten.

DELAFIELD's Hämatoxylin färbt bei allen untersuchten Bastzellen die hellen Querlamellen violett, die dunklen schwächer oder gar nicht. Methylenblau und Carbolfuchsin, beide in schwacher wässriger Lösung, färben zumeist — bei *Apocynum androsaemifolium*, *hypericifolium*, *Vinca minor* — ebenfalls die hellen Querlamellen, allein oder doch vorzüglich<sup>1)</sup>.

Bei den Bastzellen von *Amsonia Tabernaemontana* (und *Nerium*?) färben sie umgekehrt die dunklen Querlamellen intensiver als die hellen<sup>2)</sup>. Ohne Weiteres verwendbar ist also nur die Hämatoxylin-tinction, da nur bei dieser stets das Gleiche (die hellen Querlamellen) gefärbt wird. Natürlich kann man beim Studium der Structur die Anilinfarben ebenso gut verwenden, sobald einmal festgestellt ist, ob sie bei der vorliegenden Bastart die hellen oder die dunklen Querlamellen färben.

Man beobachtet zweckmässig nach Entfernung der Blendung, bei der vollen Wirkung des ABBÉ'schen Beleuchtungsapparates, die die ungefärbte Querlamellirung fast zum Verschwinden bringt.

Die äusseren Schichtencomplexe färben sich gewöhnlich — wenn sie nicht querlamellirt sind — gar nicht (weder mit Hämatoxylin, noch mit den Anilinfarben) oder nur schwach, die innersten zuweilen homogen, ein Verhalten, das ich früher (l. c. S. 307 u. f.) ausführlicher erörtert habe.

Mit Nigrosin kann man (bei *Apocynum androsaemifolium*) gerade die entgegengesetzte Färbung wie mit den zwei anderen Anilinfarben ausführen. Nach längerem Verweilen in der starken wässrigen Farbstofflösung und genügendem Auswaschen sieht man die hellen Querlamellen als weisse Streifen auf violettlichem Grund. Ein entsprechendes Resultat liefert auch die Behandlung mit Ferrocyankalium und Eisenchlorid, die ich früher beschrieb (l. c. S. 295 und S. 300); die hellen Querlamellen erscheinen hierbei weiss auf blauem Grund.

Nach MIKOSCH soll eine „von den äusseren scharf getrennte Verdickungsschichte“ die Querlamellirung zeigen. In Wahrheit ist sehr häufig die Membran ihrer ganzen oder fast ihrer ganzen Dicke nach querlamellirt, nur stehen die hellen Querlamellen umso dichter, je weiter man nach innen kommt. Fig. 2

1) Fast die gleichen Resultate wie mit den angeführten Farbstoffen erhält man (bei *Apocynum androsaemifolium*) mit Methylviolett, Gentianaviolett, Dahlia, Mauvein, Jodgrün, schlechtere mit Safranin und Vesuvin.

2) Dieses letztere Verhalten habe ich früher (l. c. S. 300) irrthümlicher Weise als das allein geltende hingestellt.

stellt bei gleicher Vergrößerung dieselbe Stelle der Membran einer (mit Methylenblau gefärbten) querlamellirten Bastzelle (von *Apocynum androsaemifolium*) dar; das eine Mal (*a*) bei möglichst hoher, das andere Mal (*b*) bei möglichst tiefer Einstellung. Zuweilen — wie gerade bei Fig. 2*a* — erscheinen in den äussersten Schichten die hellen Querlinien durch quer verlaufende Punktreihen vertreten. Die Querlamellen sind ungleich lang, gewöhnlich vielfach verbogen und ungleich breit (besser dick). Häufig nähern sie sich einander, dass bei oberflächlicher Betrachtung der Anschein einer Netzstructur entsteht. Wirkliche Maschen sind sicher nicht vorhanden. Die meisten hellen Querlamellen enden frei. Ob die beobachtbaren Anastomosen wirklich solche sind, oder ob bei dem verbogenen Verlauf nur scheinbar solche entstehen, bleibt zu untersuchen. — Auch die jüngsten Stadien, die mir vorliegen, zeigen nichts von einem Netz, durch dessen Zerreißen etwa das Verhalten des fertigen Zustandes erklärt werden könnte.

Der optische Längsschnitt giebt, auch bei gelungener Tinction, nur unklare Bilder<sup>1)</sup>. Dagegen hält es nicht schwer, aus in Gummi eingebetteten Bastbündeln neben vielen Abschnitten auch dünne mediane Längsschnitte durch einzelne Zellen zu erhalten. Dort (Fig. 11, Taf. XX) finden wir, bei gelungener Tinction mit Methylenblau, dann das Bild realisiert, das wir uns aus dem Verhalten der Flächenansicht bei verschiedener Einstellung construiren konnten: blaue Linien, die mehrfach gebogen und mehr oder weniger zur Zellachse geneigt, von innen mehr weniger weit nach aussen gehen. Zuweilen sind die innersten Schichten homogen, ja, hin und wieder ist die Querlamellirung auf ganz wenige mittlere Schichten beschränkt (Fig. 4, Taf. XX). Auf dem tingirten Längsschnitte wird erst recht deutlich, was auf der Flächenansicht tingirter Membranen schon bemerkbar war: die verhältnissmässig sehr geringe reelle Dicke der hellen, färbbaren Querlamellen, die bei von der Fläche betrachteten, ungefärbten Bastzellen eine beträchtliche Breite zu besitzen scheinen. Dies ist offenbar eine Folge der mehr oder weniger ausgesprochenen Neigung der hellen Querlamellen zur Zellachse, sowie ihrer Biegungen, die erst der reellen Längsschnitt durch die Membran aufdeckt.

Sehr wichtig für die Beurtheilung der Frage, ob den querlamellirten Schichten eine wesentlich andere Structur zugeschrieben werden müsse als den nicht querlamellirten, mit anderen Worten, ob die Querlamellirung etwas accessorisches sei oder nicht, ist die Thatsache, dass häufig ein Schichtencomplex nicht seiner ganzen Flächenausdehnung nach querlamellirt ist, sondern nur streckenweise. Ich hatte schon

1) Solche ungenügenden Bilder habe ich in meiner früheren Arbeit, Taf. XIV, Fig. 14 bis 16 wiedergegeben.



früher bemerkt (l. c. S. 300), dass die äusseren, gewöhnlich nur gestreiften Schichten zuweilen querlamellierte Flecken aufweisen. Auch jetzt fand ich bei frischem Material von *Apocynum hypericifolium* häufig genug einzelne Bastzellen, die nur fleckenweise querlamelliert waren (Fig. 3, Taf. XX). Man findet ferner die inneren Schichten einzelner Bastzellen nur an jenen Stellen querlamelliert, an denen eine „locale Erweiterung“ eintrat (Fig. 5, 6). Die Querlamellierung kann also in demselben Lamellencomplex überall vorhanden sein oder streckenweise fehlen.

Die äusseren Membranschichten sind gewöhnlich gestreift. Wenn sie ausserdem noch Querlamellierung zeigen, so müssen diese beiden Structuren sich gegenseitig durchsetzen. Dieses Gleichzeitigvorhandensein lehrt uns wieder, dass die Querlamellierung etwas secundäres ist, kein Ausdruck der inneren Structur, wie die Streifung.

Ich habe früher (l. c. S. 301) darauf hingewiesen, dass die Querlamellierung keinen Einfluss auf die Orientirung des Ellipsoides der optischen Elasticität hat. In den querlamellierten Schichten liegt die längste Achse parallel der Zellachse, senkrecht zur Richtung der Querlamellierung. Diese Angaben kann ich nach erneuerter Untersuchung nur bestätigen. Die Stärke der Anisotropie ist bei den hellen und dunklen Querlamellen nicht gleich gross, und zwar bei den hellen etwas grösser als bei den dunklen. Der Unterschied ist aber lange nicht so bedeutend wie zwischen den hellen und dunklen (wasserarmen und wasserreichen) Streifen und Schichten. Die helleren Querlamellen geben ausserdem etwas brillantere Farben, entsprechend ihrer grösseren Dichte.

Die Frage, ob die dichteren Schichten allein die Querlamellierung zeigen, oder ob die weicheren Schichten auch entsprechende Substanz- und Wassergehaltsdifferenzen aufweisen, kann ich zur Zeit nicht entscheiden, wahrscheinlicher erscheint mir das erstere.

---

Einen eigenthümlichen Anblick gewähren vollkommen ausgetrocknete, stark querlamellierte Bastzellen unseres *Apocynum androsaemifolium*. In absolutem Alkohol liegend erscheinen sie bei schwächerer Vergrösserung streckenweise undurchsichtig. Vergrössern wir stärker, so stellt sich an diesen Stellen ein gekammerter Bau der Membran heraus, die Kammern sind luftefüllt und rufen die Undurchsichtigkeit hervor (Fig. 8 und 9, Taf. XX).

Der Holzschnitt Fig. 1 auf folgender Seite vereinigt die verschiedenen Ansichten, die eine gekammerte Membranstelle, von der Fläche betrachtet, bieten kann, ist also insoweit schematisch.

Wir beginnen mit dem vom Streifen *c* repräsentirten Verhalten. Die hellen Querlamellen stellen nun Querrippen dar (*a, a*), die durch feinere, unter sich parallele Längsrippen verbunden sind. Da die Längsrippen dichter gedrängt stehen als die Querrippen, haben die Kammern längliche Gestalt, und zwar sind sie parallel der Zellachse gestreckt, nicht, wie die Streifensysteme, zu dieser geneigt. In den übereinander liegenden Querlamellen entsprechen sich die Kammern nur zufällig oder gar nicht, so dass also keine Längsreihen von Kammern unterschieden werden können. Häufig führen die Kammern nur unten und oben — dort, wo sie an die Querrippen stossen — Luft (Streifen *a* und zum Theil auch *b* auf Holzschnitt 1); ebenso häufig führt der ganze Streifen zwischen zwei hellen Querlamellen Luft (Streifen *d*), dabei sind dann entweder die Längsrippen erkennbar (rechts) oder undeutlich (links).

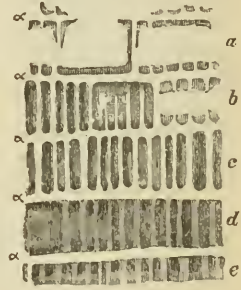


Fig. 1.

Beim Einbetten der trockenen Bastzellen in Canadabalsam oder Anisoel verschwinden die Kammern nur theilweise, die Mehrzahl bleibt erhalten. Daraus geht schon zur Genüge hervor, dass wir es hier nicht mit Oberflächensculptur zu thun haben, wie bei der Streifung der trockenen Bastzellen. An günstigen Stellen lehrt ferner der optische Längsschnitt der eingebetteten Zelle, dass das beobachtete Bild auch nicht durch Grübchen auf der Innenfläche der Membran beruht, sondern dass wir zwischen den Schichten liegende, vollständig geschlossene Kammern vor uns haben, und weiterhin, dass diese Kammern auch in radiale Reihen angeordnet erscheinen können. Eine Entscheidung, ob die Kammern wirklich genau radial hintereinander liegen, kann am Längsschnitt natürlich nicht gewonnen werden. In den äussersten gestreiften Schichten, die ja auch querlamellirt sein können, sah ich nie Kammern.

Das Auftreten der Kammern in einer Membran ist auf die Querlamellirung zeigenden Partien beschränkt, also offenbar im Zusammenhang mit ihr. Durch längeres Liegen in Eau de Javelle verliert die querlamellirte Membran die Fähigkeit, beim Austrocknen Kammern zu bilden, mit der Querlamellirung selbst.

In der unveränderten querlamellirten Membran verlieren beim Austrocknen die hellen Querlamellen offenbar weniger Wasser als die dunklen, ziehen sich also in radialer Richtung weniger zusammen als diese und bilden die Querrippen. Die dunklen Querlamellen selbst verlieren ungleich an Wasser und damit an Volumen: jede auf unter sich parallelen längsorientirten Streifen, abwechselnd mehr und weniger. In vielen Fällen — in allen, bei denen das Verhalten dem des Bandes *d*

auf Fig. 1 entspricht — verlieren die dichteren dieser Streifen bedeutend mehr Wasser als die hellen Querlamellen.

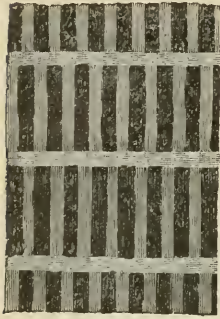


Fig. 2.

Bei dem relativ grossen Widerstand, den die weichen Lamellen, dem Zerreißen entgegensetzen und auf den ich früher hingewiesen habe (l. c. S. 306), ist es begreiflich, dass die Kammerbildung nicht überall in dem querlamellirten Schichtencomplex eintritt, zudem mag der Wassergehalt selbst von Zelle zu Zelle und von Membranfleck zu Membranfleck variiren.

Neben der gegebenen Erklärung für das Auftreten der Längsrippen und damit der Kammern lässt sich noch eine zweite Entstehungsweise denken: durch Zerreißen der weichen Lamellen und Faltenbildung in Folge einer der Wasserabgabe nicht entsprechenden Contraction der dunklen Querlamellen, tangential, senkrecht zur Zellachse. Aber, abgesehen von der grösseren Complicirtheit dieses Vorganges, wird die angenommene Differenzirung der dunklen Querlamellen in wasserarme und wasserreichere, längsorientirte Streifen, wie sie die schematische Fig. 2 zeigt, durch eine gelegentlich gemachte Beobachtung nahe gelegt.

Bei Herbarmaterial von *Apocynum venetum* (Unio itiner. 1838, R. F. HOHENACKER) fand ich einzelne querlamellirte Bastzellen, die sich gegenüber Methylenblau und Carbofuchsin wie jene von *Amsonia* verhielten, indem sich die dunklen Querlamellen, nicht die hellen, färbten. Bei vielen geschah dies nun nicht gleichmässig, es nahmen vielmehr nur einzelne Stäbchen die Farbe auf, während dazwischen schmälere oder breitere Stäbchen fast oder völlig farblos blieben (Fig. 7, Taf. XX). Denkt man sich die gefärbten Stäbchen stärker schrumpfend als die ungefärbten, bis zum Zerreißen der weicheren Lamellen, so erhält man genau das Bild, das die ausgetrocknete, querlamellirte Bastzelle von *Apocynum androsaemifolium* bietet. — Dass die Dichtigkeitsdifferenzen nicht im imbibirten Zustande zu sehen sind, ist nicht als stichhaltiger Einwand anzusehen.

Bei *Amsonia* sah ich während des Austrocknens nur Spuren der



Kammerung auftreten; bei *Nerium*, wie schon früher, nur Querleisten auf der Membran. Das mag mit der schwächeren Ausbildung der Querlamellirung zusammenhängen, vielleicht aber auf dem Fehlen oder doch auf geringerer Ausbildung der supponirten Dichtigkeitsdifferenzen in den schwächer brechenden Querlamellen.

Das Verhalten beim Austrocknen lehrt zur Genüge, dass an dem Sichtbarsein der Querlamellirung zum Theil Wassergehaltsdifferenzen Schuld sind. Dass sie nicht einzig daran Schuld sind, beweist das theilweise Sichtbarbleiben der hellen Querlamellen an trockenen, in Cassiaöl eingebetteten Membranen.

Durch Behandlung mit SCHULZE'schem Macerationsgemisch und durch langes Liegenlassen in Eau de Javelle lässt sich die Querlamellirung vollständig oder fast vollständig entfernen. Nun färbt sich, wie ich schon früher ausgeführt habe, die Membran der (natürlich sorgfältig ausgewaschenen) Bastzellen mit den früher angeführten Anilinfarben der ganzen Dicke nach gleichmässig. Bringt man macerirte und nichtmacerirte Bastzellen gleichzeitig in dieselbe Farbstofflösung, so ist der Unterschied besonders auffällig. — Ich habe dies Verhalten früher durch die Annahme zu erklären versucht, dass die Macerationsmittel aus der Membran einen Stoff auszögen, dessen Anwesenheit die Färbung mit Methylenblau verhindere. Jetzt erscheint mir neben dieser Erklärung noch eine zweite, complicirtere zulässig: Durch die Macerationsmittel wird der Stoff, dessen Anwesenheit die Tinctionsfähigkeit der Querlamellirung bedingt, ausgezogen, während durch die gleiche Behandlung die bisher nicht speichernde Substanz die Fähigkeit erhält, die betreffenden Farbstoffe festzuhalten. Dies könnte auf der Extraction einer zweiten, die Färbung verhindernden Substanz beruhen oder auf einem Aufquellen, das, wie das Verhalten der Stärkekörner lehrt, das Speichervermögen stark steigern kann. Die zweite, complicirtere Annahme ist mir deshalb wahrscheinlicher, weil die homogene Färbung der macerirten Bastzelle nie so intensiv ausfällt, wie die Färbung der Querlamellirung vor dem Maceriren.

Die zum Maceriren verwandte Salpetersäure wirkte für sich allein, ohne den Zusatz von Kaliumchlorat (kochend) nicht in der geschilderten Weise; nach dem Auswaschen war die Querlamellirung mit Methylenblau so distinct färbbar wie zuvor.

Nehmen wir an, dass das ungleiche Verhalten zweier Substanzen gegenüber einem und demselben Farbstoff auf chemischer Verschiedenheit beruht, eine Annahme, die, wenn auch nur für einen Theil der Fälle, berechtigt ist, so müssten wir die Anwesenheit zweier Substanzen in den hellen Querlamellen der meisten Bastsorten postuliren, einer Hämatoxylin speichernden und einer Methylenblau



speichernden, die beide durch das Macerationsgemisch ausgezogen werden. Die Identification beider, der in den meisten Fällen nichts im Wege stände, böte das Verhalten von *Amsonia*, wo die Färbung nicht gleichsinnig, sondern, wenn ich mich so ausdrücken darf, complementär ausfällt. Dies Verhalten von *Amsonia* beweist ferner, dass nur die Hämatoxylin speichernde Substanz die Querlamellirung bedingen kann.

Fragen wir nun, welche Stoffe es sind, deren Anwesenheit die Färbung mit Hämatoxylin und Methylenblau bedingen, so kann man darüber zur Zeit nichts sagen. Die Hämatoxylinfärbung soll auf reine Cellulose hinweisen, die Methylenblaufärbung auf Pectinstoffe<sup>1)</sup>.

Nach MIKOSCH giebt die Stäbchenschicht „in einzelnen Fällen“ Eiweissreaction, und zwar wahrscheinlich die Substanz zwischen den Lamellen („Stäbchen“). Die Thatsache, dass nur „in einzelnen Fällen“ die querlamellirten Schichtencomplexe die Reaction gaben, genügt vollständig, um zu beweisen, dass die Querlamellirung nichts mit dem supponirten Eiweissgehalt zu thun hat. Ich habe mit MILLON's Reagens oft eine Färbung der inneren Schichtencomplexe — aber gleichgültig, ob querlamellirt oder nicht — erhalten, ebenso mit Salzsäure Rothfärbung, sowie die Xanthoproteinreaction. War die Querlamellirung vorhanden, so zeigten sich dann — bei der vollen Wirkung des ABBÉ'schen Beleuchtungsapparates — zwischen den hellen und den dunklen Querlamellen keine Differenzen in der Intensität der Färbung. Beide waren also gleichmässig von dem die Reaction bedingenden Stoffe durchdrungen. — Nach kurzem (einstündigem) Aufenthalt in starker Eau de Javelle ist die Querlamellirung unverändert vorhanden und färbt sich mit Methylenblau noch so distinct wie zuvor. Dies beweist zur Genüge, dass die Speicherung der Farbstoffe nicht auf einem ungleichmässigen Eiweissgehalt beruhen kann, einem Eiweissgehalt; der sich dem Nachweis durch die gebräuchlichen Eiweissreagentien entzöge.

Eine eingehende Besprechung verlangt das Verhalten der querlamellirten Bastfasern gegenüber Quellungsmitteln. Wie eingangs erwähnt wurde, sind die MIKOSCH nach zu beobachtenden Erscheinungen verschieden, je nachdem Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak auf die Faser einwirkt. Die Schwefelsäure bewirkt ein Zerfallen, erst in Fibrillen, dann in Körnchen, das Kupferoxydammoniak dagegen lässt zunächst die „Stäbchen“ (also die Querlamellirung) deutlicher hervortreten, später lösen sich die Stäbchen zu Körnchenreihen auf.

Dieser Unterschied existirt nicht.

Behandelt man die Bastzellen (von *Apocynum androsaemifolium*)

1) Vergl. dazu ZIMMERMANN, Botanische Mikrotechnik, S. 247 u. f.

mit starker Schwefelsäure und wäscht dann mit Wasser aus, so erhält man, falls die Wirkung der Schwefelsäure in einem bestimmten Zeitpunkt unterbrochen worden war, das in Fig. 15 (Taf. XX) wiedergegebene Bild, das wir als das instructivste zuerst besprechen wollen.

Wie schon lange bekannt, zerfallen die Bastzellen bei der Einwirkung starker Schwefelsäure in einzelne Abschnitte (Querscheiben bei MIKOSCH) weil die Substanz der Verschiebungslinien in erster Linie angegriffen wird. Die einzelnen Abschnitte runden sich ab, weil bekanntlich bei der Quellung die Membranlamellen sich um so stärker contrahiren, je weiter nach aussen — centrifugal — sie liegen. Unsere Figur zeigt eine Längshälfte eines solchen Abschnittes, oben (a) fast genau in mittlerer Einstellung (etwas höher), unten (b) in beträchtlich höherer Einstellung, nach Färbung mit Methylenblau in stark verdünnter, wässriger Lösung.

Die äusseren Membranlamellen, die nicht querlamellirt waren, sind in einen Körnchenhaufen verwandelt, die einzelnen Körnchen zeigen keine regelmässige Anordnung mehr. Spuren der Schichtung sind vorhanden. Die inneren Membranlamellen, die querlamellirt gewesen waren, zeigen nur in der Flächenansicht (bei b) intensiv blaue Körnchen, die, in einer homogenen, schwächer gefärbten Masse liegend, deutlich in querverlaufende Linien angeordnet sind. Die ungleiche Länge der Linien und ihr oft verbogener Verlauf entspricht genau dem Aussehen der Querlamellirung, die Linien erscheinen näher aneinander gerückt als früher die hellen Lamellen es waren, in Folge der Contraction der ganzen Faser in der Längsrichtung während der Quellung. Von einer Anordnung der Körnchen in Längslinien, parallel der Zellachse oder schräg zu ihr geneigt, aus der man auf die Existenz von „Fibrillen“ schliessen könnte, ist keine Spur zu sehen. Der optische Längsschnitt zeigt dagegen der Zellachse parallele Körnchenreihen (Fig. 15, Taf. XX bei a). Diese sind aber natürlich nichts anderes als die Profil- resp. Längsschnittansichten der einzelnen Lamellen. Ausserdem sind die Körnchen noch deutlich in radialen Reihen (senkrecht zur Zellachse) angeordnet, wie die Querlamellen die übereinanderliegenden Membranschichten durchsetzten. Beim Quellen rücken die einzelnen Schichten nicht immer gleichmässig auseinander, wie das auch in dem wiedergegebenen Abschnitt der Fall war. Die innerste Lamelle ist in der Aufsicht gezeichnet, zeigt also die Körnchen in Querreihen geordnet, wie bei b.

Was MIKOSCH veranlasst hat, den Zerfall der querlamellirten Schichten in Längsfibrillen zu behaupten, kann ich nicht entscheiden. Der Irrthum kann auf dreierlei Weise entstanden sein, nämlich:

1. MIKOSCH hat von wirklich querlamellirten Bastzellen den optischen

Längsschnitt betrachtet, aber nicht verstanden. 2. Er untersuchte Zellen, deren mittlere Membranlamellen querlamellirt, deren innerste aber nicht quer lamellirt waren. 3. Die speciell in's Auge gefassten Bastzellen zeigten von vorn herein keine Querlamellirung. Da nur einzelne Zellen seines Materiales die fragliche Structur boten, ist eine solche Verwechslung nicht ausgeschlossen.

War die Einwirkung der Schwefelsäure heftiger, so erhält man nach dem Auswaschen nur ein Haufenwerk von Körnern, um den Zellinhalt herum, das nirgends eine auch nur einigermaßen regelmässige Anordnung seiner einzelnen Bestandtheile erkennen lässt.

War die Einwirkung der Schwefelsäure schwächer, so zeigt eine Bastzelle, deren innere Membranlamellen querlamellirt waren, das Bild Fig. 16 (Taf. XX). Im optischen Längsschnitt (bei a) ist die Querlamellirung mindestens ebenso deutlich wie vorher zu sehen, nur stehen die einzelnen Querlamellen dichter gedrängt — in Folge der Contraction der ganzen Schichten in der Längsrichtung. Die Aufsicht (bei b) aber zeigt die äusseren Lamellen, der Streifung entsprechend, in Fasern aufgelöst.

MIKOSCH und WIESNER<sup>1)</sup> betrachteten die nach dem Auswaschen der Schwefelsäure vorhandenen Körnchen als „Dermatosomen“, also als präexistirend und durch Säurewirkung freigelegt. Es würde zu weit führen, hier auf diese Frage und die damit zusammenhängenden Probleme einzugehen, ich gedenke darauf zurückzukommen. Nur soviel möchte ich hier betonen: In dem in Fig. 15 (Taf. XX) wiedergegebenen Zustand sind die Körnchen, die der Querlamellirung entsprechende Reihen bilden und sich mit Methylenblau intensiv färben lassen, und jene Körnchen, die an Stelle der äusseren, nicht querlamellirten Schichten liegen, wesentlich verschieden. Die einen sind kleiner, scharf begrenzt, oft fast stäbchenförmig, es sind unveränderte Lamellenpartien, in der stärker oder schwächer gequollenen Masse liegend. Unter dem Zug dieser Masse löst sich der scheinbar homogene helle Querstreifen in eine Körnchenreihe auf, ein Verhalten, das, wie wir sahen, zuweilen auch die äussersten Membranlamellen der lebenden Bastzelle zeigen (Fig. 2 a, Taf. XX). Die anderen, aussen liegenden Körnchen aber sind grösser, undeutlich begrenzt, regellos angeordnet und wohl sicher Kunstproducte, Neubildungen. — Wird die Einwirkung der Schwefelsäure in einem bestimmten Moment unterbrochen, so liegen zwischen den Methylenblau intensiv speichernden querlaufenden Körnchenreihen diese grösseren, nur schwach gefärbten Körner. Bei noch stärkerer Einwirkung der Säure verschwinden die Körnchenreihen, sei es, dass die ersteren Körnchen, unter Verlust des

1) Die Elementarstructur etc. S. 170 Anm.

stärkeren Speicherungsvermögen, nun wie die letzteren Körnchen auftreten, sei es, dass sie ohne Weiteres ganz gelöst werden.

Das Verhalten in Kupferoxydammoniak<sup>1)</sup> entspricht fast ganz jenem im Schwefelsäure. Häufig wusch ich die Präparate auf einem gewissen Stadium der Einwirkung des Reagens aus, gewöhnlich mit verdünnter Ammoniaklösung. Etwas abweichend von der gewöhnlichen Einwirkung der Schwefelsäure waren nun die stärksten Quellungsgrade. Am resistantesten zeigt sich, wie schon von verschiedenen Seiten angegeben wurde, die Innenlamelle. Man kann sie in der That durch Kupferoxydammoniak isoliren. Nur ist sie nicht immer vorhanden, und man muss sich dann hüten, den dünnen Plasmanschlauch für die Innenlamelle zu erklären, wie das MIKOSCH begegnet zu sein scheint. Ich fand die Innenlamelle als ein gefaltetes, aber glattes Häutchen vor, nicht gekörnelt wie sie MIKOSCH darstellt. Wer dessen Fig. 3 mit meiner Fig. 11 (Taf. XX) vergleicht, die den durch Kupferoxydammoniak isolirten fein gefalteten Plasmanschlauch (mit zwei Kernen bei  $x, x'$ ) wiedergiebt, wird die Berechtigung des eben ausgesprochenen Argwohnes zugeben müssen.

Ich fand nun bei *Apocynum androsaemifolium* oft die Innenlamelle mit Querleisten besetzt, die sich, wie jene, mit Methylenblau intensiv färben liessen und offenbar die Reste der Querlamellirung waren, von der jener Theil der hellen Lamellen, der in den innersten Schichten lag, nicht verquollen war (Fig. 13, Taf. XX). Die nächstfolgenden, nach aussen geschobenen Lamellen zeigten, wie nach Schwefelsäurebehandlung, die Querlamellen als Punktreihen, und auf dem optischen Längsschnitt entsprach jeder von einer Leiste gebildeten Zacke in der nächstliegenden Lamelle ein Punkt.

Bei *Apocynum hypericifolium*, *Nerium* und *Amsonia* habe ich bei wiederholten Versuchen kein derartiges Verhalten bemerkt, auch wenn die Bastfasern sehr schön querlamellirt waren.

Die Einwirkung von Schwefelsäure bietet für gewöhnlich dieses Bild nicht, offenbar weil die Säure auch die innersten weichen Schichten zum Aufquellen bringt und so die ganze Querlamelle in Ringe oder Ringstücke auflöst, während das Kupferoxydammoniak den innersten weichen Schichten gegenüber machtlos bleibt. Dass das abweichende Verhalten aber nicht durch die chemische Verschiedenheit der Reagentien bedingt wird, beweist die Thatsache, dass ausnahmsweise auch nach der Einwirkung von Schwefelsäure sich genau gleiche Bilder auffinden lassen (Fig. 14, Taf. XX). Eher spielten Concentrationsverschiedenheiten und verschieden schnelle Einwirkung eine Rolle.

1) Zur Verwendung kam ein Reagens, das durch Ueberschütten von Kupferspähen mit starkem Ammoniak dargestellt und eventuell mit destillirtem Wasser verdünnt wurde.



Nach dem bisher Ausgeführten ist der Unterschied in der Wirkung von Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak, wie ihn MIKOSCH annimmt, jedenfalls unhaltbar. Ebenso unhaltbar erscheint mir ferner die Identificirung der beiderlei Körnchen, auf der die Verwerthung der bei *Apo-cynum* erhaltenen Resultate zur Demonstration einer regelmässigen Anordnung vorgebildeter kleiner Körnchen in drei Richtungen des Raumes in der Zellmembran beruht.

WIESNER hat früher<sup>1)</sup> den Zerfall der carbonisirten, mit Kalilauge behandelten Jutefasern in Querscheiben beschrieben. Nachdem nun KRABBE zuerst die Querlamellirung als etwas von der Streifung wesentlich verschiedenes hingestellt hat, führt WIESNER das Zerfallen der Jutefasern auf eine Querlamellirung derselben zurück. „Ich habe diese Querlamellirung der Bastzellen der Jute schon in meiner Schrift „Organisation der Zellhaut“ pag. 39 beschrieben“ und weiterhin „Offenbar ist diese Structur (die „Querlamellirung“ KRABBE's) identisch mit jener, welche ich an den Jutebastzellen aufgefunden habe.“<sup>2)</sup>

In Wirklichkeit ist dies nichts weniger als offenbar, die bei den Jutebastzellen beobachtbaren Erscheinungen haben vielmehr mit der Querlamellirung absolut nichts zu thun.

Lassen wir auf die längere Zeit mit 1 pCt. Salzsäure behandelten, ausgepressten und bei 60° getrockneten Bastbündel von *Corchorus (olitorius und capsularis)*<sup>3)</sup> starke Kalilauge einwirken, so treten — ohne Mitwirkung eines Druckes auf's Deckglas — zahlreiche klaffende Querspalten auf, unabhängig von den Grenzen der einzelnen Zellen, wie wenn das Zellbündel eine homogene Masse wäre. Das Klaffen wird durch die beim Aufquellen in der Kalilauge eintretende Verkürzung in der Längsrichtung der Zellen bewirkt, die in den äusseren Schichten einer Membran stärker ausfällt als in den inneren. Man kann vollständige Querscheiben erhalten, die dann natürlich leicht umfallen, solche Scheiben hatte WIESNER vor Augen. Quetscht man nach der Behandlung mit Salzsäure und Kalilauge im Wechsel mit starkem Auswaschen mit Wasser, so treten noch mehr derartige Scheiben auf, daneben aber auch Fibrillen und Dermatosomen.

Der Grund des Zerfallens in Querscheiben sind die „Verschiebungslinien“ VON HÖHNEL's, die „Ringstreifung“ NÄGELI's, deren Verschiedenheit von Differenzirungsstreifung und Querlamellirung ich früher betont habe. Hier will ich nur hervorheben, dass man zur Unter-

1) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. S. 23 des S.-A.

2) Die Elementarstructur etc. S. 162. Anm.

3) Das Material verdanke ich der Güte von Herrn Dr. P. KLEMM in Leipzig.

scheidung der Querlamellirung und der Verschiebungslinien mit Vortheil Chlorzinkjodlösung benutzt, die die letzteren viel intensiver färbt als die übrige Membran. Wo, wie bei den Apocynenbastzellen, beide Structuren nebeneinander vorhanden sind, ist das besonders leicht zu constatiren. Die Reaction mit Chlorzinkjod gelingt auch bei verholzten Zellen (z. B. Nadelholztracheiden). Liegen unsere Jutefasern mehrere Tage in dem Reagens, so verblasst die anfängliche Gelbfärbung, und nun treten die violetten Verschiebungslinien deutlich hervor. Zuweilen zeigt sie eine Zelle eine Strecke weit so dichtgedrängt und gleichmässig wie in Fig. 10 a. Oft sieht man sie auch das ganze Bündel durchsetzen, wie das bereits VON HÖHNEL, und zwar gerade für *Corchorus*, beschrieb.

Es ist nun seit lange bekannt, dass auf chemische Eingriffe hin die Bastzellen den Verschiebungslinien entsprechend in Stücke zerfallen, indem eben die Substanz dieser „Linien“ stärker angegriffen wird. Dieses altbekannte Verhalten erklärt nun, bei der Existenz der Verschiebungslinien in den Jutefasern, das von WIESNER beobachtete Verhalten vollständig. Damit fällt aber der Hauptgrund, der WIESNER bewog, die Zellmembran wie eine Muskelfaser in Fibrillen oder Scheiben je nach der Einwirkung des Reagens, zerfallen zu lassen, in nichts zusammen. Denn die Zerlegung in Querscheiben beruht auf der Existenz der Verschiebungslinien, die, mag ihr Ursprung sein, welcher er will, jedenfalls keine primäre Structur sind, sondern secundären Veränderungen ihr Dasein verdanken.

---

Ueber die Entwicklung der Querlamellirung kann ich, trotz vieler darauf verwandter Mühe keine befriedigende Auskunft geben und versage es mir daher, auf diesen Punkt näher einzugehen. Beziehungen zu einer Plasmastructur konnte ich nicht nachweisen, denn die Thatsache, dass in verquollenen Zellen der Plasmasclauch — ausser gröberer Faltung — zuweilen feine Querfältelung zeigt (Fig. 12), die dem Aussehen nach an die Querlamellirung erinnert, gehört doch wohl kaum hierher. Die früher ausgesprochene Vermuthung, die Querlamellirung stelle den Modus dar, in dem sich die Inerustation der Schichten mit einem die Speicherung von Methylenblau verhindernden Stoffe vollzieht (l. c. 311), scheint mir noch immer möglich zu sein, ob sie richtig ist, mögen weitere Untersuchungen lehren.

---

Fassen wir nun die Resultate kurz zusammen:

1. Die Querlamellirung beruht auf der Ausbildung von stärkerbrechenden Lamellen, die ungefähr senkrecht die Schichtung durch-

setzen und wohl zuweilen Anastomosen, aber keine wirkliche „Netzstructur“ bilden.

2. Es können nur bestimmte Schichtencomplexe einer Membran querlamellirt sein, oder es kann die Membran ihrer ganzen Dicke nach Querlamellirung zeigen, dann gehen nicht alle Querlamellen gleichweit nach aussen.

3. In den äusseren Membranschichten können Querlamellirung und Streifung gleichzeitig vorkommen.

4. Ein und dieselbe Lamelle kann auch nur streckenweise querlamellirt sein. Wir haben keinen Grund, dann den querlamellirten Strecken einen wesentlich anderen inneren Bau zuzuschreiben als den nicht querlamellirten.

5. Die hellen Querlamellen sind in der Wirklichkeit sehr schmal (dünn), ihre scheinbar beträchtliche Breite (Dicke) kommt dadurch zu Stande, dass sie sich nicht rein von der Kante, sondern in Folge von Neigung zur Zellachse und von Wellung immer mehr weniger von der Seite präsentiren.

6. Die hellen Querlamellen verdanken ihr abweichendes Verhalten einer Infiltration mit einem — noch unbekanntem — Stoffe und einer (dadurch bedingten?) grösseren Dichtigkeit (geringerem Wassergehalt!). Der infiltrirte, durch Macerationsmittel ausziehbare Stoff, der distincte Tinctionen ermöglicht, ist jedenfalls kein Eiweissstoff.

7. Ausgetrocknet zeigen Membranen mit ausgesprochener Querlamellirung zwischen den inneren, dichten Schichten längliche, luftgefüllte Kammern in Reihen, die den dunklen Querlamellen entsprechen wegen ungleicher Schrumpfung in Folge ungleicher Vertheilung des Wassergehaltes in den dichten Schichten).

8. Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak wirken auf die querlamellirte Bastzelle im Wesentlichen gleich ein. Dass das Verhalten des querlamellirten Schichtencomplexes in den Quellungsmitteln anders ausfällt als das nicht querlamellirter Complexe, beruht auf der grösseren Resistenz der Substanz der hellen Querlamellen.

9. Die Querlamellirung ist ohne Einfluss auf die Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoides in der Membran.

10. Die Querlamellirung der Membran lässt sich nicht auf eine sichtbare Plasmastructur zurückführen.

11. Die unter 3, 4 und 9 angeführten Thatsachen charakterisiren die Querlamellirung als ein secundäres, mit dem wirklichen inneren Bau der Membran nicht zusammenhängendes Strukturverhältniss.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren wurden mit ZEISS's Apochromat 2 mm von freier Hand gezeichnet.

Fig. 1—2, 4—6, 9, 11—16: *Apocynum androsaemifolium*.

„ 3, 8: *Apocynum hypericifolium*.

„ 7: *Apocynum venetum*.

„ 10: *Corchorus olitorius*.

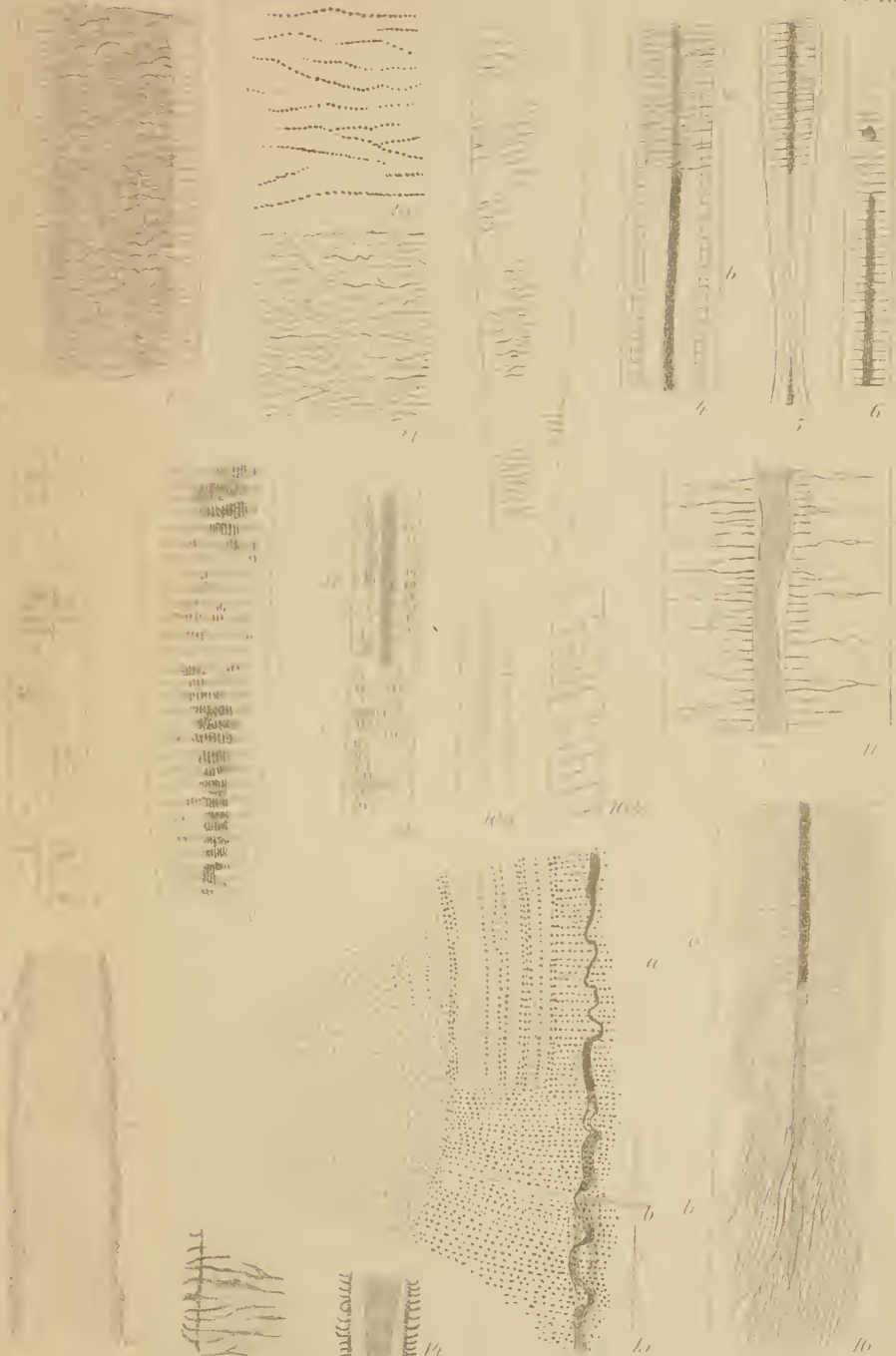
- Fig. 1. Bastzellstück mit der Querlamellirung.  
 „ 2. Stück einer querlamellirten Bastzellmembran a) bei höchster, b) bei tiefster Einstellung, Vergrößerung gleich. Methylenblaufärbung.  
 „ 3. Stück einer fleckenweise querlamellirten Bastzelle, Methylenblaufärbung.  
 „ 4. Bastzellstück, ein mittlerer Schichtencomplex zeigt Querlamellirung. a Aufsicht, b optischer Längsschnitt. Fuchsinfärbung.  
 „ 5, 6. Bastzellstücke mit theilweiser Querlamellirung. Fuchsinfärbung.  
 „ 7. Vergl. S. 416, Färbung mit Carbofuchsin.  
 „ 8. Bastzellstück, ausgetrocknet.  
 „ 9. Ebensolches, bei a im optischen Längsschnitt, bei b in der Aufsicht.  
 „ 10, a, b. Bastzellen in Chlorzinkjod liegend.  
 „ 11. Reeller Längsschnitt durch eine querlamellirte Bastzelle, Färbung mit Methylenblau. l das Zelllumen.  
 „ 12. Plasmaschlauch, durch Kupferoxydammoniak isolirt, aus einer localen Erweiterung.  
 „ 13, 14. Innenlamellen querlamellirter Bastzellen, durch Kupferoxydammoniak isolirt. Text S. 421.  
 „ 15. Abschnitt einer in Schwefelsäure verquollenen querlamellirten Bastzelle nach dem Auswaschen. Färbung mit Methylenblau.  
 „ 16. Abschnitt einer in Schwefelsäure schwächer verquollenen querlamellirten Bastzelle, nach dem Auswaschen.

## 49. O. Warburg: Ueber den Einfluss der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes.

Eingegangen am 24. Juli 1893.

Während den älteren Botanikern mit der Verholzung der Zellen zugleich das Ende der gewöhnlichen Zellfunction Hand in Hand zu gehen schien, hat sich allmählich insofern eine Wandlung vollzogen, als man jetzt die Verholzung nur als eine Modification der Zellhautbildung aufzufassen geneigt ist, die auf die Function des Zellinhaltes ohne weiteren Einfluss ist. Zwar sieht man vielfach in verholzten Zellen den Inhalt schwinden, aber dasselbe ist auch bei nicht verholzten Zellen (namentlich im Marke) leicht genug zu beobachten, ohne dass man hier die Zellhaut dafür verantwortlich machen kann. Folge dieser





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Ueber die Querlamellirung der Bastzellmembranen 410-425](#)