

von Coniferen, sondern nur mit Markkörpern (vielleicht einer Araucariee) zu thun habe. Die Felder der Oberfläche der in Rede stehenden Reste sind keine Blattpolster, sondern kommen durch den Verlauf der Primärbündel und der von diesen abgehenden Blattspuren zu Stande. Die periodischen Anschwellungen von *Tylodendron* entsprechen denen des Markes lebender Araucarien an den Stellen, wo die Zweigquirle abgehen. An verkieselten Stücken konnte Vortragender auch die anatomische Structur ermitteln und sowohl das Markparenchym constataren, als auch an einem Exemplar mit einem anhaftenden Holzrest diesen als zu *Araucarioxylon* gehörig erkennen.

Eine ausführliche Abhandlung mit Abbildungen wird voraussichtlich in dem Jahrbuch der Kgl. preuss. geologischen Landesanstalt erscheinen.

Mittheilungen.

52. F. von Tavel: Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln.

(Mit Tafel XX und XXI.)

Eingegangen am 28. Juni 1887.

Die Samenschale war schon mehrfach der Gegenstand anatomischer Untersuchung. Von jeher wurde die eigenthümliche, feste Structur derselben in Beziehung gebracht zu der Function des Samens, wenn auch vielleicht nur der Volksmund von einer schützenden Samenschale sprechen konnte. Erst MARLOTH¹⁾ hat in wissenschaftlicher Form den Nachweis erbracht, dass jene Beziehung wirklich existirt, indem er zeigte, dass der Bau der Samenschale durch eine Anpassungserscheinung bedingt ist, dass sie, wo es nöthig ist, eine Structur annimmt, die in der That zu einem Schutzmittel des Samens gegen gewisse äussere Einflüsse wird. Ja, es gelang zu constataren, vermöge welcher Constructionen die Samenschale die Function des Schutzes übernehmen kann. Der Same bedarf einer solchen Einrichtung mehr als andere

1) R. MARLOTH, Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse in ENGLERS bot. Jahrb., IV. Bd., 1883.

Organe seiner hochwichtigen Bedeutung wegen als Träger des Embryos und der zu dessen nächster Entwicklung nöthigen Reservestoffe.

Da drängt sich die Frage auf, ob nicht auch andere Pflanzentheile mit ähnlicher Function, also Reservestoffbehälter, wie die Rhizome, Knollen, Zwiebeln und Früchte sich gleich verhalten. Für letztere wurde von MARLOTH die Uebereinstimmung mit den Samen klargelegt. Für die andern genannten Organe fehlt eine zusammenfassende Untersuchung; bloss einzelne diese Frage berührende Beobachtungen liegen vor.

Vorliegende Studie macht es sich nun zur Aufgabe für die Zwiebel die Frage nach dem Vorhandensein von mechanischen Schutzvorrichtungen zu beantworten. Es handelte sich aber keineswegs um eine erschöpfende Vergleichung möglichst vieler Zwiebeln; die Vorführung einer Reihe in die Augen springender Beispiele durfte genügen. Leider war es nicht möglich, die Frage auch vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus zu beleuchten, da gerade von den interessantesten Formen meist nur ein einziges lebendes Exemplar vorlag, dessen grösste Schonung geboten war, oder gar nur Proben von trockenen Schalen. Zunächst war zu constatiren, ob in der Zwiebelschale jene Zellformen auftreten, welche als mechanische bezeichnet werden; dann aber zu untersuchen, ob und in welcher Weise sie auch wirklich mechanisch wirksam sind, resp. ob sie wirklich Schutzvorrichtungen darstellen.

Von den Zellformen, die unter dem Namen der Stereiden im Sinne HABERLANDT's¹⁾ zusammengefasst werden, treten bei den untersuchten Formen nur zweierlei auf: Bastzellen oder Bast ähnliche Zellen, insofern als an letztern die typische Anordnung der Micellen nicht ausgeprägt ist, und Sklerenchymzellen, unter denen mit HABERLANDT's Auffassung die nicht prosenchymatischen mechanischen Zellen verstanden sind. In diesem Sinne werden in Folgendem die genannten Ausdrücke gebraucht werden.

Auf den morphologischen Bau der Zwiebel soll hier nicht weiter eingetreten werden; für diesbezügliche Fragen sei auf die Arbeiten von IRMISCH verwiesen. Doch müssen der speciellen Betrachtung noch einige allgemeine Bemerkungen vorausgeschickt werden. Wo in einer Zwiebel Stereiden auftreten, sind sie nicht in allen, sondern nur in den äusseren Schalen vorhanden, welche zumeist schon durch dunklere Farbe, festere Consistenz sowie dadurch sich auszeichnen, dass sie vertrocknet sind. Diese Hüllen werden beim Austreiben der Zwiebel oft abgestossen und sind bei cultivirten oder Herbarexemplaren oft nicht mehr vorhanden, ein Umstand, dem bei Untersuchungen nach Art der vorliegenden Beachtung zu schenken ist.

Diese Schalen bestehen durchweg aus einer äussern und einer

1) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie 1884, pag. 98 ff.

innern Epidermis — die Ausdrücke „aussen und innen“, „oben und unten“ und ähnliche sind in Folgendem immer in der Weise gebraucht, wie sie auf die Zwiebel als Ganzes naturgemäss angewendet werden — und dazwischen dem vertrockneten dünnwandigen Speichergewebe in dem auch die Gefässbündel verlaufen. Häufig treten noch besonders differenzierte, aus Stereiden bestehende Schichten an bestimmter Stelle auf. Aus dem Speichergewebe ist der Inhalt verschwunden; durch das Wachsthum der innern Zwiebelschalen wird es in den äussern zusammengesprengt in der Weise, dass in Querschnitten die Lumina gar nicht mehr zu erkennen sind. In gleicher Weise verändertes Gewebe wird auch in Samen und Fruchtschalen, sowie im Periderm von *Prunus* beobachtet. In beiliegenden Zeichnungen ist diese Partie jeweilen nur angedeutet.

Es folge nun eine Beschreibung des anatomischen Baues der zur Beobachtung gelangten Zwiebelschalen, in denen die als Stereiden bezeichneten Zellformen auftreten, wobei die Objecte nach ihrer anatomischen Uebereinstimmung, ausgehend von einfachen zu complicirteren Fällen gruppirt werden sollen. Nach Feststellung dieser Thatsachen wird es sich sodann darum handeln, zu untersuchen, ob und in welcher Weise jene Zellen oder Gewebe auch wirklich mechanisch wirksam sind, und welche Schlüsse aus ihrem Vorhandensein gezogen werden können.

I. Das Vorkommen von Stereiden in Zwiebelschalen.

Anfangs schien die Untersuchung fast resultatlos verlaufen zu wollen; denn der grösste Theil der Zwiebelpflanzen, welche zugänglich waren, zeigte nichts, was irgendwie ernstlich als mechanische Schutzvorrichtung gedeutet werden könnte, und dies muss gesagt werden nach Durchsicht wohl sämmtlicher in den Gewächshäusern des königlichen botanischen Gartens in Berlin cultivirten — die Arbeit wurde grösstentheils im Winter gemacht, — sowie der Mehrzahl der mitteleuropäischen Zwiebeln nebst einer Reihe von Formen anderer gemässigter Klimate. Wie später noch anzuführen sein wird, waren es namentlich Formen gewisser tropischer Gebiete, welche trotzdem schöne Resultate ergaben. An allen diesen schutzlosen Arten sind die trockenen Schalen bedeckt von einer Epidermis, welche keine beträchtlichen Verdickungen aufweist; die Zellen des Speichergewebes sind dünnwandig; besondere Schichten oder Gruppen von Stereiden fehlen. Wohl ist in einzelnen Fällen die Aussenwand der Epidermis-Zellen relativ dick, wie bei *Lilium Martagon* L., *Pancratium illyricum* L., *Ismene calathina* Herb., oder besteht das Speichergewebe aus ziemlich starkwandigen Zellen wie bei *Tulipa Gesneriana* L. var. oder *Scilla maritima* L., bei welcher letzterer noch Harz ähnliche Massen hinzukommen, welche das Lumen erfüllen: alle diese Vorkommnisse seien bei Seite gelassen. Sie sind

zu wenig auffallend, und es wäre zu gewagt, in solch geringfügigen Abweichungen gleich mechanische Schutzvorrichtungen sehen zu wollen. Es bleiben noch genug andere Erscheinungen übrig, welche das vollste Interesse beanspruchen.

Zunächst seien einige Zwiebeln vorgeführt, deren Epidermis ausserordentlich stark gebaut ist. Es betrifft dies namentlich einige unter sich ziemlich übereinstimmende *Crinum*- und *Brunsvigia* Species mit Zellen, die als Sklerenchymzellen bezeichnet werden können, und *Allium Scorodoprasum* L. mit Bast ähnlichen Elementen.

Gleichsam als einleitende Form ist aber zuerst zu erwähnen ein von den Gärtnern als *totus albus* bezeichneter *Narcissus* (Taf. XX, Fig. 1.). Eine grosse Anzahl ziemlich dünner, glänzend brauner Häute umgiebt hier die Zwiebel. Jede derselben stellt eine vertrocknete Schale dar, deren äussere Epidermis eine beträchtlich verdickte Aussenwand besitzt, welche deutlich geschichtet ist. Weniger mächtig sind die gefalteten Seitenwände und die Innenwände. Die innere Epidermis ist ähnlich aber schwächer gebaut.

Viel stattlicher baut schon *Crinum variabile* Sweet seine Schalen auf. Zur Untersuchung gelangten trockene Hüllen eines unter dem Namen *Cr. crassifolium* im Berliner botanischen Garten cultivirten Exemplares. Die grosse Zwiebel, deren Heimat das Capland ist, umschliesst eine Menge glänzend gelbbraun gefärbter Häute, die aussen vertical gestreift sind und leicht in drei Lamellen zerfallen, deren äusserste die äussere, deren innerste seidenglänzende die innere Epidermis darstellt; das mittlere Blatt besteht aus dem collabirten Speichergewebe, durch das sich viele Spiralzellen ziehen. Ueber den anatomischen Bau giebt ein Querschnitt Aufschluss. Die innere Epidermis und das Speichergewebe enthalten nichts Auffallendes. Die äussere Epidermis (Taf. XX, Fig. 2) dagegen setzt sich aus Zellen zusammen, deren innere Wand nicht verdickt ist; stark sind die Seitenwände und ausserordentlich mächtig die Aussenwand. Sie allein besitzt einen Durchmesser von 81—90 μ , so dass die ganze Zelle eine prismatische Gestalt hat, das Lumen nur eine flache Höhlung im Grunde des Prismas darstellt. An der Oberfläche hebt sich eine relativ dünne Cuticula schwach ab. Die Aussenmembran zeigt eine eigenthümliche Schichtung; es verlaufen in ihr in tangentialer Richtung Partien von bedeutend geringerem Lichtbrechungsvermögen, welche oft mehr oder weniger gefaltet erscheinen. An den meist nicht deutlich sichtbaren Contactstellen zweier Zellen biegen sich diese Schichten nach innen, gleichsam ein mehrschichtiges Gewölbe über das Lumen bildend. Durch Behandlung mit Säuren kann die Membran zum Quellen gebracht werden, wobei die einzelnen Schichten an Dicke zunehmen, ohne sonst ihr Aussehen zu verändern.

Wie aus Vergleichung des Querschnittes mit in anderer Richtung

geführten hervorgeht, besitzen die Epidermis-Zellen von *Crinum variabile* eine ausserordentlich complicirte Form. Ein oberflächlicher Tangentialschnitt (Taf. XX. Fig. 3) lehrt, wie die Zellen mittelst langer, oft verbogener, verzweigter oder am Ende verbreiteter Zähne in einander greifen. Auf die angedeutete Form der Zähne dürfte einiges Gewicht zu legen sein; denn man hat es hier nicht etwa mit stark gewellten Membranen zu thun, die eine Geradestreckung leicht zulassen. Das Verhältniss der enormen Aussenmembran zum minimalen Lumen erlaubt vielmehr bei mechanischer Betrachtung der Zellform das ganze Prisma als homogene Masse anzusehen. Und da ergibt sich denn, dass diese Cellulosesäulen in derselben Weise verzahnt sind, wie etwa der Tischler zwei Bretter zusammenfügt, wenn die Verbindung eine schubfeste sein soll. Eine Trennung jener Epidermiszellen — wir wiederholen es, eben mit Rücksicht auf die mächtige Entwicklung der Aussenwand — ist undenkbar ohne Zerbrechen der Zähne. Die Construction der Epidermis durch Aufbau aus derartig verzahnten und dickwandigen Zellen muss folglich besonders schubfest sein. Wie später zu zeigen sein wird, können denn auch so ausgerüstete Zwiebeln in Folge radialen Druckes auf Schubfestigkeit in Anspruch genommen werden.

Ein tiefer in der Höhe der Lumina geführter Tangentialschnitt zeigt die völlig verbogenen Seitenwände. Die Curven derselben entsprechen den Zähnen der Aussenmembran, ohne indess so weit in die Nachbarzellen hinüberzugreifen.

Noch ist zu erwähnen, dass die Epidermiszellen parenchymatisch, blos in vertikaler Richtung etwas gestreckt sind.

Mit *Crinum variabile* stimmt durchaus überein *Cr. abyssinicum* Hochst. zu Folge eines Schalenfragmentes eines aus Gallobat im trockenen Süden Kordofans stammenden Herbarexemplares. Die Schale dieser Pflanze ist hornartig hart, biegsam, vertikal gestreift, und gelb gefärbt, glänzend, fast wie lakirt. Die Aussenwand der äussern Epidermiszellen erreicht hier noch eine bedeutendere Dicke als bei der vorigen Species; ihr Durchmesser wurde zu 100—120 μ gefunden. Durch geringere Breite nähern sich die Zellen mehr der Prismenform; sie sind in vertikaler Richtung viel länger gestreckt als die des *Cr. variabile*.

Den Höhepunkt einer derartig entwickelten Epidermis bietet aber eine im königlichen botanischen Garten zu Berlin cultivirte, von MARLOTH an der Wallfischbai gefundene *Brunsvigia spec.*¹⁾ Von bedeutenden Dimensionen, eingehüllt von hornartigen, sehr harten und festen Schalen von glänzend dunkelbrauner Farbe, ist sie schon habituell eine sehr auffallende Erscheinung. Zur Untersuchung gelangte nur ein Stück der äussersten Schale, welche offenbar nur noch aus der Aussenmembran

1) In Folgendem wird sie zur Unterscheidung von einer andern noch zu besprechenden *Brunsvigia* die MARLOTH'sche genannt werden.

der Epidermis besteht; die Seiten- und Innenwände der letztern sowie das übrige Gewebe müssen als weniger resistente Theile zerstört worden sein. Die ganze Lamelle, welche den enormen Durchmesser von 234—254 μ besitzt, setzt sich aus Prismen verschiedener Dicke zusammen, welche den einzelnen Epidermiszellen entsprechen. Eine aussen liegende, dunkler gefärbte Schicht, ist wohl als Cuticula anzusprechen. Auch hier liegt eine sehr ausgeprägte Schichtung wie bei *Cr. variable* vor. In der Flächenansicht erscheinen die Zellen verzahnt, doch nicht so auffallend wie bei *Cr. variable*; ihr Umfang ist auch mehr isodiametrisch. Es sind auf dem Tangentialschnitt auch zahlreiche feine, unregelmässig verlaufende Spalten zu sehen, deren Bedeutung in Ermangelung besseren Untersuchungsmateriales nicht zu erfahren war, doch dürften sie Porencanäle sein.

Dass für diese *Brunsvigia* und für *Crinum abyssinicum* das oben bei *Cr. variable* über die Festigkeit der Epidermis Gesagte im Grossen und Ganzen auch gilt, ist selbstverständlich.

An die genannten Fälle reiht sich *Brunsvigia Slateriana* Benth. Hook. (*Ammocharis Slateriana* Kth.) vom Cap. Als Untersuchungsobject diente nur eine Probe der Schale eines Herbarexemplares. Diese Zwiebel besitzt ebenfalls harte, glänzend rothbraune Schalen. Das Speichergewebe durchziehen auch hier viele Spiralzellen. Die Zellen der äussern Epidermis haben die Form eines Prismas, mit unregelmässigen Seiten und rundlichem Querschnitt. Auf Horizontalschnitten erscheint die Contactlinie zwischen zwei Zellen fein gezähnt. Am Grunde dieser Prismen befindet sich das flache, mehr in tangentialer Richtung ausgedehnte Lumen, welches sich aber in der Mittellinie des Prismas weiter nach der Oberfläche hin erstreckt; diese Ausbuchtung grenzt sich durch eine Verengung vom innern Theil des Lumens ab, hat also flaschenförmige Gestalt. Statt weiterer Beschreibung sei auf Fig. 4 Tafel XX verwiesen. Nach aussen setzt sich der Hohlraum in zahlreiche unregelmässige, feine Spalten fort, welche sich bis dicht an die Oberfläche der Epidermis hinziehen und hier etwas erweitern. Die Zellmembranen sind concentrisch geschichtet und in tangentialer Richtung gestreift. Auf einem oberflächlichen Flächenschnitt (Taf. XX Fig. 5) zeigen die Zellen wellige oder gezahnte Umrisslinien, denen auch die Schichtung folgt. In die Falten setzen sich die erwähnten Spalten fort. Wird der Schnitt etwas tiefer geführt, so sieht man die welligen Seitenwände mit dem rundlichen Lumen (Taf. XX Fig. 6).

Trotz des grössern Lumens besitzen diese Zellen doch gewaltige Cellulosemassen; der Durchmesser der Aussenwand an ihren dicksten Stellen variirt zwischen 200—230 μ .

Eine höchst interessante Zwiebel hat Dr. SCHINZ aus Süd-Afrika gebracht, von welcher ich einige Schalen, sowie die folgenden nähern Angaben über dieselbe der Güte des Herrn Prof. CRAMER in Zürich

verdanke. Es handelt sich wieder um eine *Brunsvigia spec.*¹⁾, eine Form mit dunkelpurpurrothen Blüten. Der Querdurchmesser der Zwiebel beträgt etwa 20—22 cm; oben ist sie ganz flach. Hunderte von Schalen, welche sie umgeben, bilden eine etwa drei fingerdicke Hülle um dieselbe. Der obere abgestutzte Theil der Zwiebel, welche im Sand steckt, ragt über die Bodenoberfläche hervor. Die Pflanze erhält oft lange Zeit gar kein Wasser von oben.

Die Schalen nun sind grossentheils ganz dünn, häutig und durchsichtig. Bloss an ihrem obern Ende, soweit sie über die Erde hinausschauen, besitzen sie beträchtliche Dicke und Härte und röthlich braune Farbe. Der Uebergang vom häutigen zum festern Theile ist ein plötzlicher. Der erstere besteht wie die andern gleichartigen Zwiebeln auch aus äusserer und innerer Epidermis und collabirtem Speichergewebe, letzteres in Uebereinstimmung mit andern *Brunsvigia* Arten mit vielen Spiralzellen. Die Zellen der äussern Epidermis sind durchweg in horizontaler Richtung sehr lang gestreckt, schmal, an den Enden zugespitzt und in einandergreifend. Ihre Wände sind gerade oder sehr schwach gewellt. Angeordnet sind sie in vertikalen Reihen. Im häutigen, unterirdischen Theil besitzen die Zellen ganz zarte Membranen; im obern Theil dagegen erreichen diese eine beträchtliche Dicke. Mit dieser Veränderung geht Hand in Hand eine bedeutende Reduction des Lumens. Ueber die Constructionen der obern Schalenpartie giebt ein Längsschnitt die beste Auskunft. Die Epidermiszellen sind nicht nur in horizontaler, sondern auch in radialer Richtung verlängert, in vertikaler aber sehr schmal. Nach allen Seiten umgeben sie gleichmässig dicke Wandungen. Ueber der ganzen Epidermis lagert eine dünne Cuticula, welche sich auch zwischen die Zellen hinein erstreckt. Ebenso verbindet nach innen zu eine ähnliche Intercellularsubstanz dieselben mit dem Speichergewebe. Das Lumen erscheint in den einen Längsschnitten als dünne Spalte, welche sich durch die ganze Zelle hinzieht (Taf. XX. Fig. 7), in andern ist diese zwar am Grunde erweitert, nach aussen zu aber äusserst eng (Taf. XX Fig. 8). Das Lumen der ganzen Zelle bildet also einen annähernd spindelförmigen Raum. An dem der Oberfläche zugekehrten Ende der Zellen lässt sich Membranschichtung wahrnehmen. Der Durchmesser der ganzen Epidermis in radialer Richtung beträgt 125—145 μ ; also auch wieder eine beträchtliche Dicke.

Für die eben beschriebene Schalenconstruction haben die oben erwähnten mechanischen Beziehungen kaum noch Geltung; es muss in diesem Falle wie in manchen folgenden dahingestellt bleiben, in welcher Weise eine mechanische Wirkung direct vermittelt wird.

1) Zum Unterschied von der MARLOTH'schen *Brunsvigia* wird diese in Folgendem die SCHINZ'sche genannt werden.

Instructiv ist es, mit der SCHINZ'schen *Brunsvigia* eine andere offenbar sehr nah verwandte Form zu vergleichen, die *Brunsvigia Josephinae* Ait. Diese hat nämlich Zwiebelschalen, welche ganz gleich gebaut sind, mit dem Unterschiede, dass hier eine mechanische Verstärkung der Gewebe nicht eingetreten ist. Es darf vielleicht gesagt werden, dass aus ihr durch Anpassung an gewisse Verhältnisse, welche eine Membranverdickung erfordern, Schalen wie die oben beschriebene hervorgehen würden. In der Flächenansicht sind bei *Br. Josephinae* die Membranen der Epidermiszellen dünner, doch immerhin stärker als im unterirdischen Theil jener; das Lumen ist auch viel weiter. Am Längsschnitt (Taf. XX. Fig. 9) sieht man, dass die Zellen zwar auch radial gestreckt sind, doch in viel geringerem Maasse; sowie dass ihr Verticaldurchmesser ein beträchtlicherer ist als dort. Diese beiden letzteren Umstände scheinen darauf hinzudeuten, dass die Epidermis der SCHINZ'schen *Brunsvigia* stärkeren radialen Druck auszuhalten vermag; doch fehlen besondere Einrichtungen zur Erhöhung der Schubfestigkeit, welche, wie schon bemerkt und wie unten noch zu erläutern ist, bei Zwiebeln sehr in Anspruch genommen werden kann. Vielleicht ist letzteres am oberirdischen Theil der SCHINZ'schen *Brunsvigia*-Zwiebel, seiner abgeplatteten Form wegen, weniger der Fall.

Die Epidermis der bisher besprochenen Formen besteht aus parenchymatischen Zellen; die Zwiebeln von *Allium Scorodoprasum* L. hingegen werden von einem Panzer bedeckt, deren äusserste, der Epidermis entsprechende Schicht von prosenchymatischen Elementen gebildet wird. Die Zwiebeln dieses einheimischen *Allium*, und zwar auch die im Blütenstand entwickelten, besitzen einige derbe, dunkel violett gefärbte Schalen. Ein Querschnitt durch eine solche zeigt wieder das collabirte Speichergewebe, dessen Membranen die genannte Farbe enthalten. Beiläufig sei erwähnt, dass in Wasser ein rother Farbstoff extrahirt wird, und die Farbe der Zellwände alsdann in Blau übergeht. Nach Aussen wird das Speichergewebe bekleidet von einer Schicht sehr starkwandiger, fast farbloser prosenchymatischer Zellen (Taf. XX. Fig. 10). Im Horizontalschnitt erscheinen sie rund, in der Flächenansicht sehr lang gestreckt, spitz zulaufend. Das Lumen besteht nur aus einem engen Kanal, setzt sich aber in viele zum Theil verzweigte Poren fort, welche die Wand durchsetzen; theilweise ist es von bräunlichem Inhalte erfüllt. Die Membran ist deutlich concentrisch geschichtet. Eine sehr dünne Cuticula zieht sich über die ganze Epidermis hin.

Es sind nunmehr einige Zwiebeln zu besprechen, in denen nicht die Epidermis das mechanisch wirksame Gewebe darstellt, sondern eine unter ihr liegende Schicht, die bald aus Sklerenchymzellen, bald aus prosenchymatischen Formen zusammengesetzt ist.

Unter der äusseren an älteren Individuen zersetzten Epidermis der Zwiebelschalen von *Gagea lutea* Schult. findet sich eine Lage eigenthümlicher Sklerenchymzellen. Diese sind, von der Fläche betrachtet, sehr unregelmässig verzweigt, stark dickwandig (Taf. XX., Fig. 11). Das Lumen folgt den Umrissen des Ganzen, ist aber bald zu einer schmalen Spalte verengt, bald erweitert es sich, wenn auch nirgends beträchtlich. Nicht selten liegen in ihm nicht näher untersuchte Krystalle. Einzelne Poren durchziehen die gelbliche ungeschichtete Membran nach allen Seiten. Weiteren Aufschluss ertheilt ein Querschnitt (Taf. XXI. Fig. 1).

Es ergibt sich, dass nur die Innen- und die Seitenwände verdickt sind; die schwach nach aussen gewölbte Aussenmembran ist relativ dünn, daher auch meist an älteren Zwiebeln wie auch die Epidermis selbst zerstört. Unmittelbar unter ihr erreicht das Lumen seine grösste Ausdehnung, gegen Innen verengert es sich in zahlreiche, fast durchweg verzweigte Poren auslaufend. Die Gestalt der Zellen ist also eine mehr oder weniger becherförmige. Je nach der Richtung des Querschnittes wird das Lumen bald gar nicht, bald nur als feiner Kanal, bald als grösserer Hohlraum wahrgenommen.

Auf den dünnen häutigen Zwiebelschalen von *Allium Moly* L. nimmt schon das blosse Auge kleine Rauigkeiten in Form vorspringender Falten wahr. Unter dem Mikroskop erweisen sich diese als Sklerenchymzellen, welche an der Innenseite der Schale liegen; die aussen liegenden Gewebe waren an dem benutzten Material durchweg zerstört. Es sind sonderbare schmale Zellen, welche vielfach gewunden und verzweigt sind (Taf. XXI. Fig. 2); auf der Fläche sind eine Menge Poren sichtbar. Die Sklerenchymzellen berühren sich nur theilweise; wo dies nicht der Fall ist, liegt zwischen ihnen eine Reihe dünnwandiger Zellen, in älteren Stadien meist ebenfalls in Zersetzung begriffen. Sie liegen mehr oder weniger parallel, d. h. so, dass in eine Windung der einen ein Zweig einer anderen hineinragt; wo sie sich berühren, lässt sich stellenweise Verzahnung beobachten. Ihre Umrisse im Querschnitt (Taf. XXI. Fig. 3) sind rundlich, wenn nicht gerade eine Zelle in der Richtung ihrer Längsaxe getroffen wurde, immer aber stumpf polygonal. Den Ecken entsprechen jeweilen die Ansatzstellen der Membranen der zwischen oder über den Sklerenchymzellen liegenden dünnwandigen Zellen. Wie schon angedeutet, hat man es hier wieder mit sehr dickwandigen Elementen zu thun. Ihre Membranen werden radial von vielen gerade verlaufenden Poren durchzogen. Das überall ziemlich gleich weite Lumen wird bedeutend verengert durch harzähnliche dunkelbraune Ausscheidungen, die es unter Umständen ganz erfüllen können. Gegen Säuren sind die verzweigten Zellen sehr resistent; man kann sie sogar durch Einwirkung von Salz- oder Schwefelsäure herauspräpariren. Membranschichtung ist insofern wahrzunehmen, als auf dem Querschnitt in den Wandungen concentrisch

angeordnete kleine Einschlüsse derselben Substanz, die das Lumen enthält, sich bemerkbar machen.

Es mag gleich hier erwähnt werden, dass die mechanische Bedeutung dieser Sklerenchymzellen, da sie kein zusammenhängendes Ganzes bilden, eine sehr fragliche ist.

Eine unter der Epidermis liegende Schicht prosenchymatischer Zellen führt in ihren Zwiebelschalen die einheimische *Tulipa silvestris* L., welche einige starke dunkelbraune Hüllen besitzt. Die Epidermis besteht aus flachen parenchymatischen, dünnwandigen Zellen, deren Lumen von einer dunklen körnigen Masse erfüllt ist, die auch im vertrockneten Speichergewebe auftritt (Taf. XXI. Fig. 4). Unter der Epidermis, die nichts Auffälliges bietet, liegt eine Schicht mächtiger prosenchymatischer Stereiden. Ihr Umriss ist auf dem Querschnitt rundlich oder stumpf polygonal. Wenige Poren durchsetzen die dicken Wände. Das Lumen enthält Ablagerungen der oben erwähnten körnigen Substanz. Die Zellmembran setzt sich aus zwei Schalen zusammen, von denen die innere, dickere farblos, die äussere bräunlich erscheint. Nach Aussen und Innen umgiebt eine dunkle Intercellularsubstanz die Stereiden, welche sowohl auf dem Quer- als dem Flächenschnitt deutlich sichtbar ist.

Grosse Ähnlichkeit mit dieser Form hat die alpine *Gagea Liottardi* Schult. Die Epidermis ist hier in älteren Zwiebeln — und nur solche lagen vor — zerstört. Die unter ihr liegende Stereïdenschicht besteht aus prosenchymatischen, starkwandigen Zellen, die auch in radialer Richtung stark gestreckt, also seitlich comprimirt, erscheinen (Taf. XXI. Fig. 5). Bisweilen liegen zwei Zellen übereinander. Das Lumen verschwindet oft fast ganz; es enthält ebenfalls braune körnige Massen. Nicht sehr zahlreiche Poren verbinden die Zellen unter sich und mit dem umliegenden Gewebe. Schichtung oder Streifung der Membranen war nicht zu erkennen.

In allen bisher besprochenen Erscheinungen war bloss eine einfache Schicht von Stereiden vorhanden; die Differenzirung der Gewebe kann aber auch weiter gehen, indem umfangreichere mechanische Gewebepartien auftreten. An die eben erwähnte *Gagea* reiht sich *Gagea arvensis* Schult. Die Epidermis ist auch hier schwach gebaut, in älteren Stadien nicht mehr vorhanden. Darunter liegt eine prosenchymatische Stereïdenschicht wie bei jener; nur sind hier die Zellen viel grösser und stärker, in radialer Richtung noch mehr gestreckt, ihr Lumen noch mehr, meist auf eine enge Spalte, reduziert (Taf. XX. Fig. 12). Auf diese Schicht folgt nun aber nach Innen eine zweite, aus parenchymatischen, ungefähr isodiametrischen, dickwandigen Zellen gebildete. Das Lumen der letzteren ist sehr gering. Die mächtigen Wände enthalten wenige Poren; sie sind deutlich concentrisch geschichtet. Diese Sklerenchymelemente sind meist in Längsreihen an-

geordnet. Zwei Lagen solcher Sklerenchymzellen besitzt *Gagea saxatilis* Koch., während die der prosenchymatischen Stereiden genau mit *Gagea Liottardi* übereinstimmt.

Von ganz anderem Bau sind die Zwiebeln der *Corbularia monophylla* Duv., einer Pflanze der Mediterranflora. Die Zwiebel bekleiden schwarzbraune spröde Hüllen, deren Speichergewebe durch zwei, bisweilen drei Lagen sklerenchymatischer Zellen geschützt ist, und zwar setzt die Epidermis und die darunter liegende Schicht sich aus solchen zusammen. Im Querschnitt (Taf. XXI. Fig. 6) scheinen diese Zellen in eine dunkle homogene Masse eingebettet, welche nach Art einer Cuticula einen gleichmässigen Ueberzug über das Ganze bildet. Die dicken braunen Membranen der parenchymatischen polygonalen Zellen sind vom Lumen aus meist stellenweise etwas eingeschnürt oder eingerissen. In der Epidermis schliessen sich die Elemente eng aneinander. Zwischen den unter ihr liegenden erblickt man immer, wie eine Intercellularsubstanz, die erwähnte dunkle Masse. Das Lumen ist überall weit. Eine weitere, nach Innen folgende Schicht ist häufig ebenfalls dickwandig, jedenfalls immer dickwandiger als das Speichergewebe und nicht collabirt. Bei dieser Art konnte constatirt werden, dass cultivirte und am natürlichen Standort gesammelte Exemplare genau übereinstimmen.

Von verwandten Pflanzen, welche ähnlich gebaut sind, sei erwähnt eine von Gärtnern als doppelte Marseillet bezeichnete Culturform eines *Narcissus*, welche im anatomischen Bau der Schalen von *Corbularia monophylla* dadurch abweicht, dass die Cuticula ähnliche Schicht viel mächtiger ist, dagegen die Sklerenchymzellen kleiner sind. Diejenigen der inneren Schicht sind nur an der Aussenwand stark verdickt (Taf. XXI. Fig. 7).

Besser geschützt sind die Schalen eines im Berliner botanischen Garten cultivirten, von der Walfischbai stammenden *Haemanthus spec.*, und zwar einer mehrblättrigen Form. Hier folgen sich drei bis vier Lagen Sklerenchymzellen. Die Epidermis setzt sich aus langen, scheinbar homogenen Prismen zusammen; in diesen liegen die Stereiden eingebettet (Taf. XXI. Fig. 8). Wie diese Prismen aufzufassen sind, lässt sich in Ermangelung jüngerer Stadien nicht gut sagen. Die Membranen der Sklerenchymzellen sind radial gestreift, an einzelnen Stellen etwas eingeschnürt. An die Epidermis schliesst sich eng die innere Schicht mechanischer Zellen an. Durch eine wohl als Intercellularsubstanz zu bezeichnende Masse ist sie hingegen mit den darauf folgenden verbunden. In den innersten Zellen ist das Lumen auf ein Minimum, eine enge Spalte, reducirt, während es in den äusseren Elementen, wenn auch nicht gross, doch gleichmässig ausgebildet ist. In der Flächenansicht haben die Zellen des Sklerenchymmantels rhombische, in vertikaler Richtung gestreckte Form. Auch die innere

Epidermis ist dickwandig, steht aber doch zur äusseren in keinem Vergleich. Das Speichergewebe enthält sehr viele starke Raphidenbündel, sowie eigenthümliche farblose, knollige Concremente, die in Säuren schwer löslich sind und deren Natur unerforscht blieb.

Noch weiter fortgeschritten ist die Differenzirung in den Zwiebeln von *Romulea Bulbocodium* Sebast., in welcher ein beträchtliches Stereidengewebe die Schutzhülle bildet. Untersucht wurde ein getrocknetes, im Littoralsande von Oran gesammeltes Exemplar. Die kleine Zwiebel ist von gelbbraunen derben Schalen umgeben. Statt einer Epidermis tritt hier ein fast die Hälfte der Schale bildendes Gewebe auf, welches aus sehr langgestreckten prosenchymatischen Zellen aufgebaut ist (Taf. XXI. Fig. 9). Die Grenzlinien zwischen den einzelnen Zellen sind nicht deutlich wahrnehmbar. Der Querschnitt bietet stumpf polygonale Umrisse. Eine Anzahl Porenkanäle vermitteln eine Verbindung zwischen den einzelnen Zellen; sie durchsetzen die Wandungen in schiefer Stellung. Die in Rede stehenden Stereiden dürfen also wohl als Bastzellen betrachtet werden. Die Membranen sind gleichmässig ziemlich stark verdickt. Ueber der Oberfläche des Gewebes lagert eine dünne, Cuticula ähnliche Haut. Die Zellen an der Oberfläche sind häufig durch ein grösseres Lumen ausgezeichnet und enthalten grosse in Säure lösliche Krystalle. Nach Innen werden die Bastfasern immer dünnwandiger; an sie schliesst sich das collabirte Speichergewebe, das durch die innere, in keiner Weise verstärkte Epidermis abgegrenzt ist.

Wieder zu einem anderen Typus führt die merkwürdige *Pseudogaltonia Pechuelii* Kze. über. Das im Berliner botanischen Garten cultivirte Exemplar dieser Pflanze wurde von Prof. PECHUEL-LÖSCHE in der Dornbuschwüste des Hererolandes gefunden. Die Schalen sind weisslich, am Grunde fleischig, gegen die Spitze aber vertrocknet und dünnhäutig. Habituell fällt die Zwiebel sehr auf durch ihre Grösse, dann aber durch starke gelbliche Stacheln oder Borsten, welche die Schalen in Abständen von 1—2 mm in vertikaler Richtung durchziehen und an der Spitze, wo das weiche Gewebe zerstört ist, frei über dasselbe hervorragend einen Schopf über der Zwiebel bilden, der vermuthlich allein über die Erde herauschaut.

Das Gewebe der noch turgescenten Schale besteht aus einer inneren und äusseren Epidermis, beide ohne namhafte Verstärkungen, und dem grosszelligen dünnwandigen Speichergewebe, das von Gefässbündeln durchsetzt wird (Taf. XXI. Fig. 10). Diese folgen jenen Borsten, welche aus einem Bündel sehr lang gestreckter prosenchymatischer Zellen besteht. Letztere sind ausserordentlich dickwandig; das Lumen verschwindet oft fast ganz. Es bildet einen engen Kanal, der in zahlreiche Porenkanäle ausläuft, welche die Membran in schiefen Spalten

durchsetzen; es dürften also wirkliche Bastzellen hier vorliegen. Concentrische Schichtung zeichnet diese Stereiden ferner aus.

Die Arten der Gattung *Morea* enthalten ähnliche Stereidenstränge. Trockenem Exemplaren von *Morea Sisyrinchium* Ker. von Bengazi und *M. fimbriata* Klatt. vom Cap zufolge werden die Zwiebeln dieser Pflanzen von einem förmlichen Netz umspannt, da jene Bündel unter sich anastomosiren. An *Morea papilionacea* Gawler, einer Capppflanze, werden die Stränge zu breiten Bändern, welche in ihrem Längsverlauf sich fast berührend wieder einen fest geschlossenen Mantel um die Zwiebel bilden; die Seitenverzweigungen richten sich nach Innen in Form radial gestellter Platten, welche sich Strebepfeilern gleich an die aussen liegenden Partien legen. Auch bei diesen *Morea*-Arten sind die Stereiden prosenchymatisch. Die Wände sind sehr stark verdickt, das Lumen auf ein Minimum reducirt und nur eine enge in viele Porenkanäle auslaufende Spalte bildend; die an der Oberfläche liegenden Zellen enthalten öfters nicht näher untersuchte Krystalle (Taf. XXI. Fig. 11).

Fassen wir noch kurz die gewonnenen Resultate zusammen. Nachdem nun eine Reihe von Zwiebeln auf den Bau ihrer Schalen geprüft worden sind, kann die oben gestellte Frage nach dem Vorhandensein von Zellen, welche sich als Stereiden bezeichnen lassen, unbedingt bejaht werden. Sie treten unter den verschiedensten Umständen auf. Einmal zeigt bei manchen Zwiebeln der Epidermis der Schalen eventuell recht weit gehende Differenzirungen. Zunächst waren Formen zu besprechen, bei denen die Membranen der Epidermiszellen, namentlich die Aussenwand eine mehr oder weniger beträchtliche Verdickung erleidet. Bloss angedeutet ist diese bei Formen wie *Lilium Martagon* L., *Pancratium illyricum* L., schon stärker bei *Narcissus totus albus* hort., um endlich bei verschiedenen *Crinum*- und *Brunsvigia*-Arten so weit zu gehen, dass säulenförmige Gebilde mit fast verschwindendem Lumen entstehen. Hand in Hand damit geht bei diesen letzteren Formen in der Regel die Verzahnung der verstärkten Zellen. Eine weitere Modification stellt *Allium Scorodoprasum* L. mit seinen prosenchymatischen, die Stelle der Epidermis vertretenden, allseitig stark verdickten Zellen dar.

Einem anderen Typus gehören die Fälle an, bei welchen andere Gewebeschichten mechanische Zellen aufweisen, wie *Gagea lutea* Schult. mit den gewellten, *Allium Moly* L. den verzweigten Sklerenchymzellen, *Gagea Liottardi* Schult., *Tulipa silvestris* L. den bastähnlichen Fasern.

In wieder anderen Zwiebeln ist nun sowohl die Epidermis als unter ihr liegende Zelllagen verstärkt, *Corbularia monophylla* Duv., *Narcissus spec.*, *Haemanthus spec.* Bei *Gagea arvensis* Schult. und *G. saxatilis* Koch bleibt die Epidermis schwach, dafür ist das subepidermale Gewebe ein aus verschiedenen Zellformen combinirtes. In

Romulea Bulbocodium Sebast. werden umfangreiche Gewebepartien der Schale von der Differenzirung in mechanisches Schutzgewebe betroffen.

Endlich treten bei gewissen Zwiebeln (*Pseudogaltonia*, *Morea*) besondere Gewebestränge, wenn man will besondere Organe, von prosenchymatischen Stereiden auf, welche im nicht differenzirten Gewebe liegen. In letzterem Fall könnte von einem inneren Skelett gesprochen werden, in dem anderen von einem äusseren oder Hautskelett.

II. Die Bedeutung der Stereiden in den Zwiebelschalen.

Haben nun diese Gewebe für die Pflanzen irgend welche physiologische Bedeutung, sind sie wirklich mechanisch wirksam, oder sind sie zufällige Erscheinungen lediglich morphologischer Natur? Wenn diese letztere Eventualität zutrifft, so muss offenbar unter nah verwandten Formen eine gewisse Uebereinstimmung stattfinden; es müssen die Arten, wenn nicht einer Familie, doch einer Gattung annähernd gleichartigen Bau zeigen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Es gelangen z. B. von *Crinum* ausser den erwähnten noch zur eingehenden Untersuchung: *Cr. Moorei* Hook. fil., *asiaticum* Red., eine im Berliner botanischen Garten cultivirte *spec. fol. glaucis* aus Brasilien; makroskopisch wurden noch andere durchgesehen; alle besitzen dünnhäutige Schalen, schwachwandige Epidermiszellen ohne irgend welche auffallende Eigenschaft. Die Brunsvigien haben nicht alle die oben beschriebene feste Epidermis, wie schon die SCHINZ'sche Form und die ihr ähnliche *Br. Josephinae* Ait. zeigen. *Narcissus* enthält neben den Genannten eine Menge dünnchaliger Arten. Auffallend zart und ganz von der angeführten Species verschieden sind die Schalen des *Hæmanthus multiflorus* Martyn. Die Sklerenchymzellen von *Allium Moly* L. und *A. Scorodoprasum* L. fehlen den meisten ihrer Verwandten. An *Tulipa Gesneriana* L. var. wurden die Bastzellen von *T. silvestris* L. vergeblich gesucht. Sehr lehrreich sind die *Gagea*-Arten. *G. Liottardi* Schult. ist der *G. lutea* Schult. so nahe verwandt, dass sie bisweilen sogar nur als Alpenform der letzteren betrachtet wird, und doch sind ihre Zwiebelschalen ganz anders construiert. Sie lässt die Vermuthung aufkommen, dass eine umfassende Untersuchung der in Rede stehenden Theile zu systematischen Zwecken recht brauchbare Resultate an den Tag bringen dürfte. Es kann also nach Obigem, obwohl vorliegende Untersuchung verhältnissmässig nur wenige Formen umfasst, betont werden, dass die Fälle, wo mechanische Schutzvorrichtungen auftreten, den anderen Zwiebelgewächsen gegenüber eher Ausnahmen bilden und zwar öfter recht unvermittelt auftretende. Dieser Umstand spricht jedenfalls gegen die Deutung der Stereiden als rein morphologische Erscheinung.

Anfänglich schien die Untersuchung nicht von Erfolg zu sein, bis jene schönen südafrikanischen Pflanzen dem Beobachter zu Gesicht

kamen. So ergibt denn auch eine Zusammenstellung der Formen nach ihrem Standort und ihrem Verbreitungsbezirk, dass, wenn auch nicht alle, doch die Mehrzahl der untersuchten Formen, welche Stereiden besitzen, und gerade die mit den exquisitesten Schutzeinrichtungen versehenen, in Gebieten Afrikas zu Hause sind, welche sich durch extreme klimatische Factoren, namentlich durch Trockenheit auszeichnen. Es wurde oben jeweilen die Heimat der besprochenen Pflanzen angeführt; die Vergleichung mit jenen Bemerkungen wird die Richtigkeit dieser Behauptung ergeben. Dem gegenüber steht eine grosse Anzahl untersuchter Zwiebeln gemässiger und auch feuchter tropischer Zonen, welche mit Ausnahme der oben beschriebenen, verhältnissmässig wenigen und nicht so sehr auffallenden Formen keine Stereiden enthalten. Leider ist es nicht möglich, für jeden einzelnen Fall diese Beziehungen genauer festzustellen. da die klimatischen Verhältnisse des betreffenden Standortes meist unbekannt sind; es lässt sich aber doch der Satz aufstellen, dass die geographische Verbreitung der in Rede stehenden Zwiebeln darauf hinweist, dass das Auftreten von Schutzvorrichtungen mit klimatischen Verhältnissen im Zusammenhang steht, wovon später noch die Rede sein soll.

Von der grössten Wichtigkeit aber für die Auffassungsweise der in Frage stehenden Organe ist ihre auffallende Uebereinstimmung mit anderen Reservestoffbehältern, mit den Schalen der Samen, Früchte und Knollen. MARLOTH hat eine Zusammenstellung der in Samenschalen — die Früchte verhalten sich wie die Samen — vorkommenden Zellformen gegeben; theils die nämlichen, theils ähnliche finden sich in den Zwiebelschalen wieder. Beispielsweise möge auf die Aehnlichkeit der prismatischen Epidermiszellen der *Crinum*- und *Brunsvigia*-Arten und des *Haemanthus* mit der Palissadenschicht der Samenschalen hingewiesen sein. Es wird zwar nicht leicht sein, eine Zwiebel zu finden, deren Schale genau mit der eines Samens übereinstimmt. Aber doch herrscht hier wie dort dasselbe Princip in der Verstärkung der Zellmembranen, in der Verzahnung, der Verzweigung der Zellen, in der radialen Streckung der Epidermiselemente, im Erscheinen von prosenchymatischen Zellen. Mit einem Wort, es wiederholen sich im Bau der Zwiebelschalen die bei den Samen zur Erreichung grösserer Festigkeit angewandten Constructionen. Schon ein Blick auf die beigegebenen Tafeln lehrt das; sie könnten gerade so gut zu einer Abhandlung über die Samenschale gehören. Und wenn unter den Zwiebeln auch eine grosse Reihe keinerlei Verstärkungen aufweist, so stört dieser Umstand in keiner Weise die Uebereinstimmung. Denn erstlich giebt es auch unter den Samen vielfach solche, die mit dünnen und weichen Schalen versehen sind. Sodann ist zu berücksichtigen, dass die Zwiebel, die im Boden eingesenkt ist, die Wurzeln treibt, nicht solch hohen Anforderungen zu genügen hat, wie das Samenkorn, das sich von der

Mutterpflanze gänzlich loslöst, dem Zufall überlassen bleibt und sämtlichen Einflüssen der Witterung preisgegeben ist. Die Gefahr des Austrocknens und des Zerbrechens ist für die Zwiebel bei weitem nicht so gross, wie für den Samen.

Was die Knollen betrifft, so sind sie, wie Eingangs bemerkt, nach dieser Richtung hin noch wenig bekannt. Wenn bei ihnen zumeist das Korkgewebe¹⁾ auch eine grosse Rolle spielt, so giebt es doch manche, die ähnlich wie die Zwiebeln geschützt sind. Es geschieht dies entweder durch die Bildung eines Netzes von Stereidensträngen, wie es für *Morea* beschrieben wurde. Ein solches tritt z. B. auf an den Knollen der *Gladiolus*- und *Crocus*-Arten, *Antholyza speciosa* Hort. Breit., *Crococoma aureum* Planch. Oder es wird ein Sklerenchymmantel angelegt, so nach HABERLANDT's Beobachtungen²⁾ an *Cyperus esculentus*, nach eigenen bei *Androcymbium spec.*, einer Form vom Cap, deren Schalen aus sehr dickwandigen parenchymatischen Zellen, im Querschnitt von ähnlichem Aussehen, wie die der *Morea papilionacea* Gawler bestehen, und einer festen Epidermis, an deren Zellen die Aussenwand gar nicht, die Innen- und Seitenwände sehr stark verdickt sind. Die Epidermiszellen enthalten sämtlich farblose Krystalle, die 6seitige Tafeln darstellen. (Taf. XXI. Fig. 12, 13.)

Es sei ferner an dieser Stelle noch einmal hingewiesen auf die SCHINZ'sche *Brunsvigia*. Morphologisch absolut gleichwerthige Theile, die obere und die untere Partie der Schale, sind anders gebaut. Hier können die Stereiden des oberirdischen Stückes schlechterdings nur als durch Anpassung erworbene Schutzvorrichtungen aufgefasst werden.

Es weist also der Mangel einer Uebereinstimmung systematisch nahe verwandter Zwiebeln, die geographische Verbreitung der Stereiden führenden Formen, die Aehnlichkeit ihrer Schalen mit denjenigen der Früchte, Samen und Knollen, das Verhalten der sicher nicht einzig dastehenden SCHINZ'schen *Brunsvigia*, entschieden darauf hin, dass die geschilderten anatomischen Eigenthümlichkeiten vieler Zwiebeln, wie die Samenschalen den Schutz des Organs gegen irgend welche schädlichen Einflüsse darstellen und in Folge einer Anpassung der Zwiebelpflanze an diese letzteren zu Stande gekommen sind. Noch bedarf es aber des directen Nachweises, dass ein solcher Schutz wirklich nothwendig ist, und dass in der That die Zwiebel durch das Auftreten der genannten mechanischen Zellen vor schädlichen Einflüssen bewahrt wird. Dieser Beweis ist zur Zeit sehr schwer zu führen, weil dies bei der grossen Mannigfaltigkeit, die unter diesen Gebilden herrscht, fast

1) Es scheint auch bei Zwiebeln Peridermbildung als Schutzvorrichtung aufzutreten; an *Fritillaria persica* L. und *Sternbergia lutea* Ker. wurden Gewebe beobachtet, die wenigstens aussehen wie typisches Korkgewebe, aber nicht näher untersucht wurden.

2) Physiol. Pflanzenanatomie, pag. 293.

für jede Art besonders geschehen müsste und weil die Kenntnisse der Biologie der in Rede stehenden Pflanzen und der klimatischen Verhältnisse, welche an ihrem natürlichen Standort auf sie einwirken können, eine viel zu geringe ist. Man kann zur Zeit über die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und dem Standort in der vorliegenden Frage bloss Vermuthungen aussprechen. Dies gilt auch von den einheimischen Pflanzen. Die bei einzelnen derselben (*Gagea*, *Tulipa*, *Allium*) vorgefundenen Schutzvorrichtungen auf irgend welche bestimmte äussere Einflüsse zurückführen zu wollen, wäre zu gewagt, da im Klima unserer gemässigten Länder kein einzelner Factor eine so hervorragende Rolle spielt, dass sich daraus Anhaltspunkte ergäben. Es wird daher vorläufig von den einheimischen Zwiebelpflanzen abgesehen.

Wie oben betont wurde, stammen die meisten der mit besonders starken Stereiden versehenen Zwiebeln aus Afrika und zwar aus Gebieten, die sich, wie gewöhnlich angenommen wird, wenn es auch nicht für jeden Fall wirklich nachgewiesen ist, durch grosse Trockenheit auszeichnen. Es liegt also die Vermuthung nahe, dass jene Hüllen ein Mittel gegen Austrocknen darstellen. Diese Annahme ist aber unrichtig. Einmal ist die einzelne Zwiebelschale nur gegen Aussen verstärkt; die innere Epidermis ist durchweg zart gebaut. Müssten die Membranen verdickt sein, um die Verdunstung zu verhindern, so würde doch eine solche gegen Innen stattfinden. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Schalen sind aber nicht völlig abgeschlossen; der Wasserdampf konnte immer noch nach oben entweichen. Und wenn die Cellulose, die jene dicken Wände bildet, wirklich wasserundurchlässig ist, so könnte mit viel weniger Material derselbe Zweck erreicht werden. Wozu dann die complicirten Zellformen, die Stereidschichten, wo eine starke Cuticula denselben Dienst leistet? Um einen trivialen, aber zutreffenden Vergleich zu gebrauchen, ist der Panzer eines Schiffes nicht deswegen errichtet, um das Durchdringen des Wassers durch die Schiffswände zu verhüten, sondern er dient anderen Zwecken, so auch die Zwiebelschale.

Sodann finden sich thatsächlich in den heissesten und trockensten Gegenden Zwiebelpflanzen mit ganz dünner Epidermis, ohne mechanische Zellen, z. B. *Urginia undulata* aus Egypten. Gegen Austrocknung können also die geschilderten Schutzvorrichtungen nicht dienen; ihre Bedeutung muss anderswo liegen.

Jene schutzlosen Zwiebeln der Wüste wachsen aber, wie Dr. VOLKENS mir mittheilt, in blossen Sande und nicht in lehmigem Boden, wie dies nach Aussage der Gärtner meist der Fall ist. Ein lehmiger Boden wird aber bei grosser Hitze und Trockenheit sich im Gegensatz zum sandigen zusammenziehen und Risse erhalten. Befindet sich eine Zwiebel in solchem Boden, so wird derselbe, wenn er austrocknet,

einen starken radialen Druck auf sie ausüben; ist der Lehm gar noch mit Steinen vermengt, so werden diese mit gegen die Pflanzen gedrückt und können sie verletzen. Es dürfte also die Verstärkung gewisser Zwiebelschalen durch Stereiden dazu dienen, diesen radialen Druck unschädlich zu machen. Auch hier würde also die Vergleichung mit dem Panzerschiff zutreffen. Es sei nun gleich nachdrücklich betont, dass obige Erklärung lediglich hypothetisch ist, und sodann, dass sie unter allen Umständen nur für einzelne Fälle zutrifft, wobei man namentlich an die MARLOTH'sche *Brunsvigia*, an *Br. Slateriana* Kunth., *Crinum variabile* Sweet., *abyssinicum* Hochst., *Haemanthus spec.* denken mag.

Da die Richtigkeit dieser Hypothese sehr wahrscheinlich ist, so möge an diesem Beispiel auseinandergesetzt werden, in welcher Weise man sich die mechanische Wirkung der Stereiden zu denken hat. Der erwähnte radiale Druck kann auf sämtlichen Punkten der Zwiebelschale von gleicher Stärke sein; dies wird eintreffen, wenn der Boden ganz homogen und die Austrocknung eine gleichmässige ist. Es wirkt alsdann auf jede Zelle eine Kraft in radialer Richtung, welche die ganze Zelle nach innen drückt und, wenn sich hierbei Hindernisse ergeben, die einzelnen Theile der Zelle in derselben Richtung zu verschieben sucht. Eine Verschiebung der einzelnen Zelle wird bei gleichmässiger Kraftwirkung nicht eintreten, weil die Nachbarzellen unter demselben Druck stehen. Die Gefahr der Verschiebung der Zelltheile ist dann gross, wenn in radialer Richtung zu geringe Widerstände vorhanden sind. Dieser Gefahr wird daher durch Erhöhung der Druckfestigkeit, d. h. durch Verstärkung der Zellwände in der angegebenen Richtung und Reduction des Lumens in derselben vorgebeugt; so erklärt sich die Form der prismatischen oder sonstwie radial gestreckten Zellen. Wirkt die Druckkraft in nicht homogenem, ungleich austrocknendem Boden auf einzelne Punkte der Zwiebel schärfer als auf andere, so werden die betroffenen Zellen oder Zell-complexe das Bestreben, nach innen sich zu bewegen, in höherem Maasse haben, als die Nachbarzellen; es kommt also hier die Festigkeit der Verbindung der einzelnen Zellen miteinander in Betracht, vor Allem die Schubfestigkeit. Daneben hat aber auch der Widerstand gegen Verbiegungen eine nicht zu unterschätzende Bedeutung, weil derselbe die Bildung localer Vertiefungen durch äussere Druckkräfte verhindert. Dass die Festigkeit durch Verzahnung der einzelnen Zellen erhöht wird, wurde schon oben gezeigt.

Der Druck, den eine so verstärkte Schale aushalten kann, ohne zu zerreißen, ist jedenfalls beträchtlich. Für die Zwiebel als Ganzes kommt aber in Betracht, dass diese Hüllen oft in enormer Zahl vorhanden sind, und sich daher die vielleicht geringen Widerstandskräfte der einzelnen Schale zu einer nicht unbeträchtlichen Gesamtleistung summiren.

Nicht zutreffend ist die oben aufgestellte Hypothese für die SCHINZ'sche *Brunsvigia*. Ihre unterirdischen Theile bedürfen keines Schutzes, da die Pflanze im Sande wächst. Hier müssen es über der Erdoberfläche wirksame Agentien sein, gegen welche die Zwiebel sich schützt. Ebenso wenig trifft die Erklärung zu bei *Pseudogaltonia Pechuelii* Kze. und den *Morea*-Arten, bei denen es sich nicht um einen geschlossenen Stereidenmantel, sondern nur um ein Gerüst mechanischer Zellen handelt. Es mag dahingestellt bleiben, ob dieses bei abnehmendem Turgor ein Schrumpfen der Gewebe hindern soll oder bloss dem Schutz der Gefässe dient, die hinter den Strängen liegen.

Genug, die erwähnten Beispiele zeigen, dass sich zwar dem Versuch einer Deutung des Vorkommens von Stereiden in Zwiebelschalen ein weites Feld der Speculation öffnet, dass aber für jeden Fall eine besondere Erklärung gesucht werden muss, und eine zutreffende nur dann mit Sicherheit gegeben werden kann, wenn die betr. Pflanze an ihrem natürlichen Standort eingehend untersucht wird.

Dabei sind ausser den klimatischen noch die verschiedensten biologischen Factoren zu berücksichtigen.

Es wird nicht nur darauf ankommen, ob die Zwiebel in trockenem oder in feuchtem, in lehmigem oder sandigem Boden wächst, sondern auch wie tief sie in demselben sitzt, wie weit hinab sich ihre Wurzeln erstrecken. Manche Zwiebeln sterben nach der Blüthezeit ganz ab, andere sind perennirend. Diese letztern wieder können die Laubblätter das ganze Jahr behalten oder sie nach der Vegetationsperiode verlieren. Wie die Blätter können sich auch die Wurzeln verhalten. Ausserdem sind zur Beurtheilung der in Rede stehenden Verhältnisse die eventuell vorhandenen Einrichtungen zur Wasserspeicherung wichtig, die in verschiedener Weise auftreten. Nach VOLKENS¹⁾ findet eine solche statt in allen Zellen einer (*Allium Crameri*) oder aller Zwiebelschuppen (*Urginea*) oder in besonderen Saftschläuchen, die zwischen den Stärke führenden Elementen vorhanden sind (*Pancratium*, *Uropetalum*). Diesem Zwecke dienen voraussichtlich auch manchen Zwiebelpflanzen zukommende sehr lange prosenchymatische Zellen mit grossen Lumen und spiralig verdickten Wänden. Uebereinstimmende sind auch bei tropischen Orchideen, die trockenen Standorten angepasst sind, gefunden worden.²⁾ Diese Wasserzellen wurde von TRÉCUL und MANGIN³⁾ in den Laubblättern verschiedener *Crinum* Arten nachgewiesen. Sie treten aber auch auf und zwar in ausserordentlicher Menge in den Zwiebelschalen

1) VOLKENS, Zur Flora der aegypt.-arab. Küste in Sitzungsbericht der königl. preuss. Acad., 1886, VI.

2) HABERLANDT, l. c. pag. 272.

3) Ann. sc. nat., Bot. t. XIII, 1882.

von *Brunsvigia Slateriana* (Kunth.), *Josephinae* Ait., der SCHINZ'schen Species; ferner von *Crinum Moorei* Hook fil., *asiaticum* Red, *abyssinicum* Hochst, *variabile* Sweet und der oben erwähnten *spec. fol. glaucis*.

Dass nun auch bei einheimischen Zwiebeln, die nicht so extremen klimatischen Verhältnissen ausgesetzt sind, mechanische Zellen auftreten, genauer Zellen, die nach Analogie als Stereiden betrachtet werden müssen, kann nach dem Gesagten wohl nicht mehr als Einwand gegen die Auffassung dieser Verstärkungen als Schutzvorrichtungen geltend gemacht werden; scheinen ja auch die schutzlosen Zwiebeln der Wüste auf den ersten Blick einen solchen Einwand zu motiviren. Sie verhalten sich eben wie manche Samen und Früchte, von denen auch schwer einzusehen sein wird, warum sie einen mächtigen Schutzapparat entwickeln, wie z. B. *Trapa natans*. Am Gesamteresultat der vorliegenden Untersuchung wird dadurch nichts geändert.

Fassen wir dieses noch einmal zusammen, so ergibt sich, dass die Zwiebel als Speicherorgan in vielen Fällen durch die Entwicklung mechanisch wirksamer Zellen oder Gewebe gegen Druck oder Stoss von aussen, sowie überhaupt gegen Formveränderungen, welche für die Existenz der Pflanze gefährlich sein könnten, geschützt wird. Darin stimmt die Zwiebel mit andern Reservestoffbehältern wie Samen Früchte und Knollen überein. Welcher Art in jedem einzelnen Falle diese schädlichen Einwirkungen sind, kann zur Zeit wegen mangelnder Beobachtung an Ort und Stelle mit Sicherheit nicht festgestellt werden; doch dienen diese Schutzorgane nicht zur Verhütung der Transpiration. Der Grad der Ausbildung der mechanischen Elemente hat mit der systematischen Verwandtschaft der Pflanze nichts zu thun, hängt vielmehr ab von der Beschaffenheit des Standorts. Die Differenzirung der mechanischen Schutzvorrichtungen ist eine Anpassung an äussere, durch das Klima bedingte Einflüsse, welche je nach dem biologischen Verhalten einer Art für den einzelnen Fall verschieden sind. —

Vorstehende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Berlin unter Leitung des Herrn Prof. SCHWENDENER ausgeführt, dem ich für seine Unterstützung meinen herzlichsten Dank ausspreche, ebenso wie Herrn Dr. SCHUMANN, welcher mir mit grosser Freundlichkeit passendes Material aus dem Herbar des königlichen botanischen Museums zu Berlin zur Verfügung stellte und die Namen der hier beschriebenen Formen revidirte. —

Erklärung der Abbildungen.

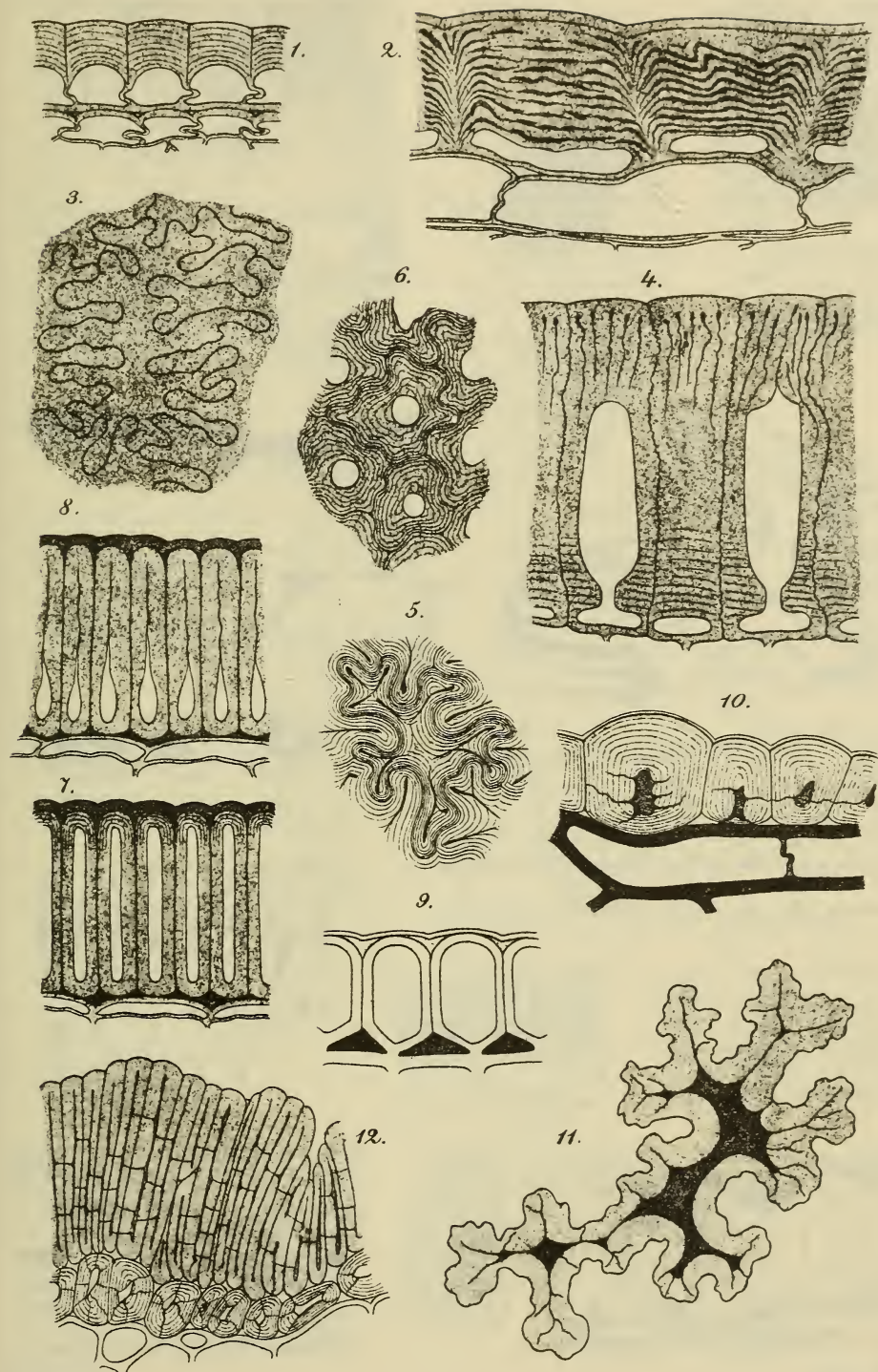
Die Figuren stellen, wo nichts anderes bemerkt ist, nur Theile einer der äusseren vertrockneten Zwiebelschale dar. Das Speichergewebe ist in der Regel nicht gezeichnet worden.

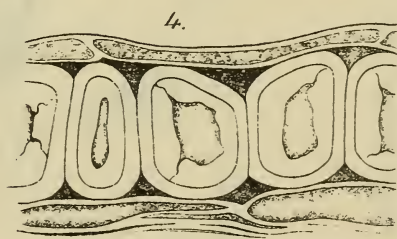
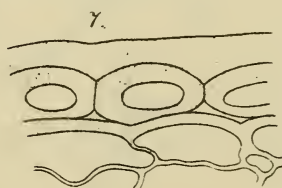
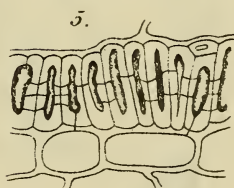
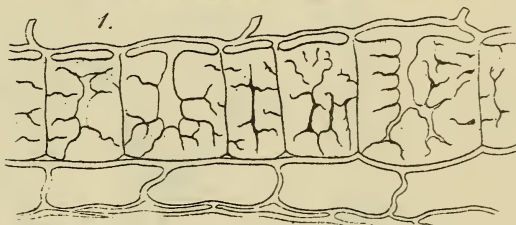
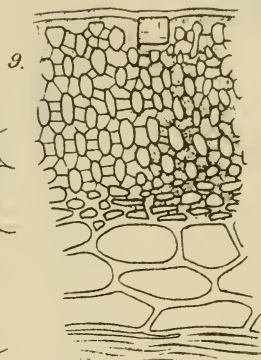
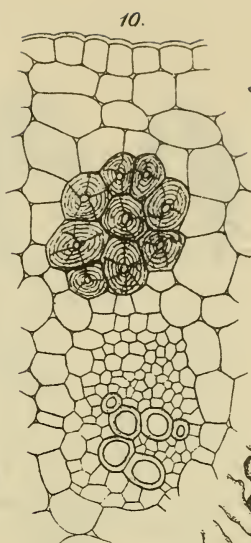
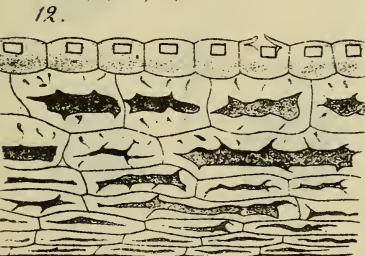
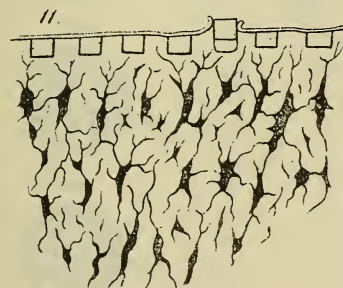
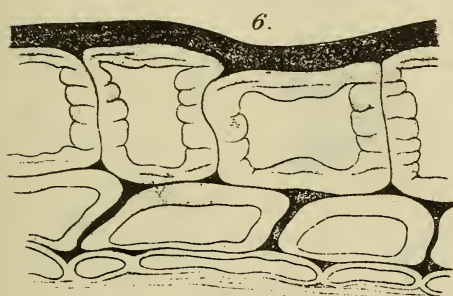
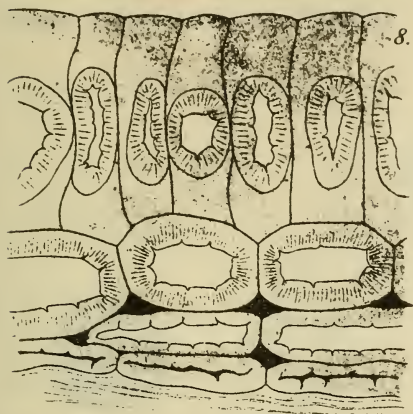
Tafel XX.

- Fig. 1. *Narcissus totus albus* hort. Querschnitt. Vergr. 380.
 „ 2. *Crinum variable* Sweet Querschnitt. Vergr. 380.
 „ 3. *Crinum variable* Sweet Aeussere Epidermis in der Flächenansicht. Vergr. 214.
 „ 4. *Ammocharis Slateriana* (Kunth). Querschnitt. Vergr. 214.
 „ 5. Dieselbe. Flächenansicht der äusseren Epidermis. Vergr. 214.
 „ 6. Dieselbe. Tangentialschnitt durch die äussere Epidermis in der Höhe der Lumina. Vergr. 214.
 „ 7. *Brunsvigia spec.* SCHINZ'sche Form. Längsschnitt durch den überirdischen Theil durch die Mitte der horizontal gestreckten Zellen. Vergr. 214.
 „ 8. Dieselbe. Längsschnitt durch die Enden der Zellen. Vergr. 214.
 „ 9. *Brunsvigia Josephinae* Ait. Längsschnitt durch die äussere Epidermis. Vergr. 214.
 „ 10. *Allium Scorodoprasum* L. Querschnitt. Vergr. 380.
 „ 11. *Gagea lutea* Schult. Einzelne Sklerenchymzelle von der Fläche gesehen. Das Lumen ist dunkel schattirt. Vergr. 380.
 „ 12. *Gagea arvensis* Schult. Querschnitt. Das ausserhalb der Stereiden liegende, zerstörte Gewebe ist nicht gezeichnet. Vergr. 214.

Tafel XXI.

- Fig. 1. *Gagea lutea* Schult. Querschnitt. Das ausserhalb der Sklerenchymzellen liegende zerstörte Gewebe ist nicht gezeichnet. Vergr. 380.
 „ 2. *Allium Moly* L. Flächenansicht der Sklerenchymzellen, nach einem Glycerinpräparat. Das dünnwandige Gewebe ist durch längere Einwirkung von Salzsäure grösstentheils zerstört und nicht gezeichnet. Die Poren konnten bei dieser Vergrösserung nicht angedeutet werden. Vergr. 80.
 „ 3. *Allium Moly* L. Querschnitt. Das dünnwandige Gewebe ist nur noch in Rudimenten sichtbar. Vergr. 214.
 „ 4. *Tulipa silvestris* L. Querschnitt. Vergr. 380.
 „ 5. *Gagea Liottardi* Schult. Querschnitt. Vergr. 380. Das aussen liegende dünnwandige Gewebe ist nicht gezeichnet.
 „ 6. *Corbularia monophylla* Duv. Querschnitt. Vergr. 214.
 „ 7. *Narcissus doppelte* Marseillet hort. Querschnitt. Vergr. 380.
 „ 8. *Haemanthus spec.* Querschnitt. Vergr. 214.
 „ 9. *Romulea Bulbocodium* Sebast. Querschnitt. Vergr. 380. In einer der oberflächlichen Zellen liegt ein Krystall.
 „ 10. *Pseudogaltonia Pechuelii* Kze. Querschnitt durch eine turgescente Zwiebelschale. Der Inhalt des dünnwandigen Speichergewebes ist nicht gezeichnet. Ausserhalb der Gefässe liegt das Stereidenbündel. Vergr. 120.
 „ 11. *Morea papilionacea* Gawler. Stück eines Querschnittes durch ein Stereidenbündel. Die oberflächlichen Zellen enthalten Krystalle. Vergr. 380.
 „ 12. *Androcymbium spec.* Querschnitt durch eine Knollenschale. Die oberflächlichen Zellen enthalten Krystalle. Vergr. 380.
 „ 13. *Androcymbium spec.* Flächenansicht der Knollenschale. Das Lumen der Zellen ist von Krystallen erfüllt. Vergr. 380.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Tavel v. F.

Artikel/Article: [Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln
438-458](#)