

apice singulus sessilis, foliis iis normalibus similibus sed angustioribus, non nisi infimis margine spinulosis superioribus inermibus cinctus, inter folia normalia emergens, ad 21 mm longus, virescens. Sepala submembranacea, erecta, 9 mm longa, bene lineatim nervosa, late linearia, apice brevissime mucronulata et paullo asymmetrica, carinata. Petala tota longitudine tubulose erecta, 20 mm longa, ligula basali maxima singula insignia. Antherae 5 mm longae, utrinque acutae. Ovarium glabrum, 3 - 3,5 mm longum, profunde 3-sulcatum. - Fructus ignotus.

Plantam a cl. FIEBRIG vivam introductam ab horto Berolinensi accepi. Plus quam decennium vegetative tantum abunde vixit et habitu hemisphaerice pulvinato, echinaceo insigniter ab omnibus mihi notis Bromeliaceis diversa elucebat, nunc feliciter flores 2 protulit et pro novo genere describi potest, jubilari amicissimo J. ABROMEIT dedicata. - Affinitatem cum *Pitcairnia* suspicor, cuius tamen species binæ aliquid similes, nempe *P. heterophylla* et imprimis *P. Lorentziana* inflorescentiis plurifloris et insigniter florum fabrica, nempe petalis zygomorphis, ovario semisupero abunde differunt.

Ueber Wachsausscheidungen bei Pflanzen;  
ein Studium mit dem Oberflächenmikroskop

Von ERICH DOUS (Königsberg Pr.)

So oft in der Literatur von Wachsausscheidungen die Rede ist, findet man der Hauptsache nach eine Beschreibung der morphologischen und chemischen Eigenschaften des Sekrets, kaum wird die Frage berührt: wie kommt das Wachs aus der Oberfläche heraus? Man begnügt sich im allgemeinen mit der Tatsache des Vorhandenseins, in wenigen Fällen nur sind hierüber Angaben gemacht, und diese können einer Kritik nicht standhalten. In vorliegender Arbeit soll daher versucht werden, erwähnter Frage näher zu treten.

Von den Autoren, die über Wachsausscheidungen gearbeitet haben, bringt DE BARY (1) eingehende Darlegungen in seiner Arbeit "Über die Wachsüberzüge der Epidermis" aus dem Jahre 1871.

DE BARY <sup>1)</sup> führt zwei Ansichten an, die hinsichtlich der Entstehung der Wachsüberzüge bestanden. Die eine stützt sich auf die Theorie der Metakrasis, die andere auf die der Sekretion. Die erstere, vertreten von WIGAND (2), KARSTEN und ULOTH behauptet eine stoffliche Veränderung der Zellulosemembranen und der Kutikula, auf welchen das Sekret sichtbar ist. DE BARY schreibt u.a.: "KARSTEN (3) gründet seine Ansichten auf der Untersuchung der Wachsschichten von *Klopstockia* und von *Myrica* - Früchten."

"In einer neueren Arbeit gibt KARSTEN an, dass die Internodien von *Klopstockia* in der Jugend von einer Epidermis und Cuticula des gewöhnlichen Typus bedeckt und ohne Wachsüberzug sind. Nach dem Abfall der bedeckenden Blätter treten Cuticularschichten, welche in Äther sich lösen, also die Wachsschicht auf. Die Epidermis und die Wachsschicht werden in ihrer gröberen Struktur richtig beschrieben und gesagt, es sei ersichtlich, dass eine Umwandlung der Zellulose in Cuticularsubstanz und in die harzige Wachsschicht von aussen nach innen an jeder Zelle vor sich geht."

Die letztere Meinung, welche das Wachs, sei es als Ausscheidung, sei es als Sekret oder Exkret, auffasst, erscheint leichter verständlich, wenngleich auch damit noch nicht genau gesagt ist, auf welche Weise das Wachs an die Oberfläche gelangt.

<sup>1)</sup> Die botanischen Namen sind nach DE BARY angeführt, daher ohne Gewähr für die Richtigkeit nach der neuesten Nomenklatur.

DE CANDOLLE (4) ist der Ansicht, dass das Wachs aus der Oberfläche in flüssigem Zustande austritt und an der Luft gerinnt. Späteren Autoren (5) sprechen von einer Ausschwitzung des Wachses, scheinen also ähnlicher Meinung zu sein.

Für die Begründung der Theorie der Sekretion sind die Untersuchungen von DE BARY die ersten genaueren. Autor betont, dass beide Meinungen durch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zu prüfen sind. Hierbei ergeben sich anfangs mancherlei Schwierigkeiten. Die Kleinheit der Formteile bei dem Körner- und Stäbchenüberzug lässt bei nicht ganz günstigem Material die ersten Anfänge nur mit bedingter Sicherheit erkennen, wenn es überhaupt gelingt, das Untersuchungsmaterial in nicht denaturiertem Zustand der mikroskopischen Beobachtung zuzuführen. Es werden daher nur günstige Objekte in Frage kommen, welche sich auszeichnen durch "leichte Zugänglichkeit für die Präparation, Grosszelligkeit und Durchsichtigkeit der Epidermis zur Zeit des ersten Auftretens der Wachsabscheidung, deutliche Unterscheidbarkeit der Anfänge letzterer."

Was die eigenen Untersuchungen DE BARYS anbetrifft, so sei vorerst die Einteilung der Wachsausscheidungen erwähnt. Er unterscheidet vier Hauptformen:

1. den gehäuften Wachsüberzug,
2. den körnigen Reifüberzug,
3. den Stäbchenüberzug und
4. die Krustenform.

Im weiteren werden die beiden oben erwähnten entgegengesetzten Meinungen an einer Reihe von Untersuchungen nachgeprüft, die ich, soweit sie für mein speziales Thema von Interesse sind, wiedergeben will.

Bei *Kloepstockia* zeigten sich die Membranen der Epidermiszellen geschichtet und ringum völlig kutterikularisiert, nicht kieselhaltig. In den Nebenzellen und Schließzellen der Spaltöffnungen färbt sich eine zarte innere Lamelle durch Chlorzinkjodblau, ebenso die Wand zwischen Schließ- und Nebenzelle, die übrigen Wände aller Zellen werden tief braungelb. Beim Erwärmen der Kutikularsubstanz mit 10 % Kalilösung wird diese leicht zerstört und lässt die Zellulosewände rein zurück. "Die stark verdickten Außenwände der Epidermiszellen sind an frischen, im Wasser liegenden Durchschnitten zart geschichtet und fein radial gestreift; ein breiterer, spaltenartiger Radialstreifen gewöhnlich beiderseits neben der Seitengrenze."

"Als äußerste Lamelle läuft über die Aussenseite sämtlicher cuticularisierter Wände eine scharf abgesetzte continuierliche dünne Schicht, in jeder Hinsicht der typischen Cuticula derber Oberhäute gleich, durch vorsichtige Behandlung mit Kalilösung als zusammenhängende Haut von den darunter liegenden Zellmembranen trennbar, daher als Cuticula zu bezeichnen. Sie ist auf der Aussenseite völlig glatt. Einzelne Male fand ich in ihr (auf senkrechten Durchschnitten) kleine Risschen, so selten jedoch, dass ihr Vorkommen keinesfalls von allgemeiner Bedeutung und ihre Entstehung durch die Präparation wahrscheinlich ist. An dem untersuchten Material, auch da, wo der Wachsüberzug der Epidermis noch ansitzt, ist diese Struktur, insbesondere die scharf nach beiden Seiten hin abgesetzte Cuticula, welche ihrerseits in kochendem Alkohol keine Veränderung zeigt, überall vorhanden." DE BARY bemerkt dann ferner im Gegensatz zu den Ergebnissen KARSTENS, dass nirgends eine Andeutung von Metakraze festzustellen ist. Man könnte sich zu diesem Schluss höchstens durch die Struktur des Wachsüberzuges verleiten lassen, welche an die der Oberhautausenwände erinnert. Die Beobachtungen bei *Kloepstockia* waren bis auf die Form und Struktur des homogenen Wachsüberzuges dieselben wie bei den Epidermen mit Stäbchen und Körnerreif. Autor zieht daher die Folgerung, dass in beiden Fällen dieselbe Entstehung und dasselbe Wachstum durch Sekretion anzunehmen ist.

Wie bei *Kloepstockia*, so auch bei *Chamaedorea schiediana* ist die erwachsene Epidermis von einer nach innen und aussen glatt und scharf abgesetzten Cuticula bekleidet. Auf dieser liegt der Überzug als glashelle Haut, durch Chlorzinkjod kaum merkbar gefärbt, unlöslich in kaltem, in kochendem Alkohol fast ohne Rückstand löslich. Die Cuticula bleibt nach der Lösung glatt und sauber zurück.

Zu ähnlichem Resultat kommt DE BARY bei *Kerria japonica*. Die Glasur fehlt zunächst auf den jungen in Streckung begriffenen Internodien dieses Strauches. Erst an etwas älteren, eben ausgewachsenen, aber noch weichen Internodien bedeckt eine mit Erstarkung des Internodiums dicker werdende glasige Schicht die Cuticula, welche selbst in allen Stadien unverändert bleibt.

Die Entwicklung des Überzuges der *Myrica* - Früchte (*M. cerifera L.* und *M. serrata Lam.*) liess sich nicht genau verfolgen. Es konnte jedoch mit Sicherheit festgestellt werden, dass die Wachsschicht immer scharf von der Cuticula abgesetzt ist. "Cuticula und Epidermiszellen sind an der reifen Frucht unverändert vorhanden und nicht selber in Wachs verwandelt."

Dieses wäre im wesentlichen das, was über DE BARYs Nachprüfungen derjenigen Objekte zu sagen ist, auf denen sich die Ansicht von der Entstehung der Wachsschichten durch Metakrasse gründet. Im folgenden nun zu den Untersuchungen des Forschers selbst.

*Cotyledon orbiculata* nimmt unter diesen Untersuchungsobjekten eine Sonderstellung ein insofern, als der Überzug auf den Blättern dieser Pflanze weder zu den homogenen, noch zu den nichthomogenen zu zählen ist. Die ersten Anfänge der Bereifung bestehen in einem dünnen, glasigen Wachshäutchen, auf welchem sich als warzenförmige Auswüchse die Anlagen der Stäbchen erheben. Zunächst sind diese in geringer Zahl sichtbar, allmählich erscheinen sie immer zahlreicher zwischen den erst vorhandenen und verlängern sich senkrecht zur Blattfläche.

Die oben erwähnten für die Untersuchung günstigsten Bedingungen findet DE BARY in einer Reihe von Pflanzen mit Stäbchenüberzug. *Heliconia farinosa* stellte eines der besten Objekte dar. Das junge Blatt ist in jugendlichem Zustande um den einen Seitenrand gerollt mit der Unterfläche nach aussen, einen schmalen Zylinder darstellend. Die Entfaltung schreitet von oben nach unten fort, wenn es eine gewisse Strecke aus der Scheide des nächst älteren herausgewachsen ist. Die in eingerolltem Zustande bedeckten Teile des Blattes haben keinen Wachsüberzug. Die Entwicklung desselben lässt sich daher bei der langsam fortschreitenden Entfaltung (im Zimmer 8 - 14 Tage) bequem studieren. DE BARY schreibt u.a.: "Geht man nun an einem in Entfaltung begriffenen Blatte von dem so beschaffenen Teile successive nach dem früher aufgerollten und schon zart bereiften, so kommt man an eine Region der Epidermis, wo für das blosse Auge von Reif noch nichts zu bemerken, seine erste Anlegung aber mit dem Mikroskop zu erkennen ist. Auf der Aussenfläche der Zellen beginnen kleine Körperchen aufzutreten von der Breite der fertigen Stäbchen, aber viel kürzer, nur 1 - 2 - 3 mal so lang als breit. Sie stehen zuerst ganz vereinzelt in weiten Abständen, ordnungslos je 2 - 4 auf einer Zelle; auf der einen mehr, auf der nächsten weniger oder keine. Je mehr man sich dem bereits deutlich weissen Teile der Oberfläche nähert oder je mehr der untersuchte Streifen seine volle Ausbildung erreicht, desto mehr steigt die Zahl und Grösse der Stäbchen, bis schliesslich die für das fertige Blatt beschriebenen Verhältnisse erreicht sind. Sobald die Länge der Stäbchen die Breite um das 3 - 4-fache übertrifft, beginnen sie eine Kreisbogenkrümmung zu zeigen, mit zur Blattfläche senkrechter oder paralleler oder verschiedentlich geneigter Krümmungsebene. In dem Masse als sie länger werden, nehmen sie die oben beschriebenen Gestalten an". Die Epidermis behält alle Stadien hindurch unverändert ihre Struktur, ebenso die Cuticula.

Zu ähnlichen Befunden kommt DE BARY bei *Strelitzia ovata*. Von der Bildung des Stäbchenüberzuges heisst es: "Der erste Anfang der Stäbchen besteht in punktförmigen Körperchen, welche auf der bisher glatten Aussenseite der Cuticula erscheinen. Dieselben stehen von Anfang an so dicht beieinander, dass es zweifelhaft ist, ob zwischen den erstgebildeten später noch neue eingeschoben werden." "Von ihrem ersten Kennlichwerden an sind die Stäbchen in heissem Alkohol leicht löslich. Sind sie durch dieses Lösungsmittel entfernt, so bleibt die Cuticula, auf der sie aufsassen, ohne eine Spur von ihnen als homogen strukturlose Haut zurück, dieselben Eigenschaften und die allbekannten Cuticula-Reaktionen zeigend wie vor dem Erscheinen der

Stäbchen.

Es wurden ferner untersucht: *Sorghum*, *Eulalia*, *Erianthus Ravennae*, *Coix*. Die Entstehungsweise der Stäbchen und die Beschaffenheit der Cuticula gleichen im wesentlichen denen von *Saccharum* und *Heliconia*, sodass eine ausführliche Beschreibung unterblieben ist. DE BARY betont jedoch, "dass bei allen genannten Gräsern mit Ausnahme von *Saccharum* sämtliche Zellmembranen, auf denen das Wachs auftritt und zwar schon bei Beginn seines Auftretens vollständig verkieselt sind."

Die Entwicklung der einfachen Körnchenüberzüge lässt sich bei Auswahl von Objekten mit den vorhin erwähnten günstigen Eigenschaften ebenfalls beobachten. Geeignet sind hierfür besonders die schmalen, langen, am Grunde lange Zeit wachsenden Monocotyledonenblätter. Es wurden genauer untersucht *Galanthus nivalis* und *Tulipa silvestris* und festgestellt, dass mit Ausnahme der Gestalt der Wachsteilchen die hier in Frage kommenden Erscheinungen mit den bei *Heliconia* beobachteten übereinstimmten. DE BARY sagt u.a.: "Die Körnchen sind auf der Cuticula zuerst in geringer Zahl zerstreut; zwischen den ersten treten mehr und mehr neue auf. Dass diese Vermehrung oder Einschiebung andauern kann bis zur Bildung einer lückenlosen Körnerschicht wurde schon oben angedeutet - *Tulipa*, die Blätter des Weisskohls, der Stengel von *Erianthus Ravennae* sind sicher ermittelte Beispiele hierfür."

Als weiteres Objekt mit körnigem Wachstüberzug ist *Benincasa cerifera* angeführt, "Auf der glatten Cuticula" der Oberfläche der Früchte, "welche die derben Außenwände der Epidermiszellen überkleidet, erscheinen zuerst flache Körnchen oder Würzchen, welche von Anfang an aus Wachs bestehen, also von der Cuticula verschieden sind. Ihre Zahl vermehrt sich und zwar treten neben den ersten neue auf, so dicht, dass sie sich zu einer continuierlichen, ziemlich homogenen Schicht vereinigen; an anderen Stellen von ungleicher und unregelmässiger Gestalt und Grösse unterbleibt das Auftreten der Wachsteilchen. Es entsteht so die oben beschriebene, höchst unregelmässig durchbrochene dünne Wachsschicht oder Platte. Diese überzieht anfänglich die ganze Cuticula und auf den Netzstreifen über den Seitenwänden der Epidermiszellen hat es bei ihrer Bildung sein Bewenden. Zwischen diesen Netzstreifen aber entsteht unter der durchbrochenen Schicht auf jeder Zelle das Stäbchenbündel. Seine Elemente erscheinen auf der einzelnen Zelle gleichzeitig oder wenigstens rasch nacheinander senkrecht zur Oberfläche gestellt, mit ihren unteren Enden der unverändert bleibenden Cuticula aufsitzend, mit den oberen der durchbrochenen Platte fest angewachsen oder richtiger wohl, continuierlich in dieselbe sich fortsetzend. Anfangs ganz kurze Körperchen, strecken sich die Stäbchen rasch zu einer der Höhe der Epidermiszellen gleichen Länge und heben dabei das den Enden des Bündels aufsitzende Stück der Platte wie einen Deckel von seinem ursprünglichen Orte ab." Was die Regeneration der Wachsschichten anbetrifft, so wird ein abgewischter Überzug ergänzt für den Fall, dass der Pflanzenteil ein bestimmtes Alter nicht überschritten hat, jedoch wird das Regenerationsprodukt jedesmal schwächer als das ursprüngliche bei voller Ausbildung. "Die Epidermiszellen und speziell die Cuticula behalten auch nach der Entfernung und während und nach der Erneuerung des Reifes ihre ursprüngliche Struktur unverändert bei."

"Nach diesen Tatsachen kann kein Zweifel sein, dass für die besprochenen Körner- und Stäbchenüberzüge die Antwort auf die oben gestellte Frage im Sinne der Sekretionstheorie ausfällt. Die Wachselemente treten auf, vermehren sich und wachsen auf der unverändert bleibenden Membran und Cuticula und da der Überzug nicht von aussen her auf die Pflanze kommen kann, treten sie aus der von der Cuticula bedeckten Epidermis heraus."

Mit den bisher angeführten Untersuchungen ist also bewiesen, dass das Wachs aus der unverändert bleibenden Cuticulaoberfläche austritt und nicht die stofflich umgewandelte Cuticularregion selber ist. Im folgenden geht DE BARY auf die Frage ein "woher kommt das ausgeschiedene Wachs, wie gelangt es in die ausscheidende Oberfläche und aus dieser heraus?"

Für den Nachweis einer Einlagerung von Wachs in der Subkutikularschicht, von wo aus es an den Ort seiner Ausscheidung gelangen könnte, wird zunächst die Untersuchung des Zellinhalts erwähnt. Wie in den oben angeführten Fällen, so kommen auch hier in erster Linie solche Objekte in Frage, die für Untersuchungen dieser Art besonders geeignet sind.

Als erstes Präparat dienten die wachsabscheidenden Epidermiszellen von *Heliconia farinosa*, die sich durch hohe Durchsichtigkeit auszeichnen. Trotz dieser guten Bedingungen war es nicht möglich, auch nur Spuren von Wachs zu entdecken. Ebenso war das Ergebnis bei *Strelitzia*, *Galanthus*, *Tulipa*, *Cotyledon orbiculata*, *Myrica cerifera*, *Saccharum officinarum*, *Chamaedorea Schiedeana*, *Coix*, *Sorghum* und *Klopstockia*. DE BARY sagt: "Es lässt sich demnach in keinem der Untersuchung zugänglichen Fälle das Auftreten von Wachs in dem von der Membran umschlossenen Raume nachweisen, an den besonders zur Untersuchung geeigneten Objekten vielmehr mit der grössten Bestimmtheit erkennen, dass jenes in dem Zellsaft durchaus nicht enthalten ist und in dem Protoplasma entweder auch nicht oder nur in einer mit den dermaligen Hilfsmitteln nicht mehr erkennbaren feinen Verteilung."

Nach den negativen Ergebnissen bei der Untersuchung des Zellinhalts wendet sich DE BARY den Zellwandungen zu. Zum Nachweis des Wachses benutzt er zwei Eigenschaften, dessen Leichtschmelzbarkeit und Löslichkeit. Im Interesse einer sicheren Beobachtung etwa eintretender Veränderungen kamen zunächst senkrechte Schnitte durch dickwandige Epidermiszellen zur Verwendung, also Objekte mit breiter Schnittfläche.

Derartige Präparate der Epidermis von *Klopstockia* beschreibt DE BARY folgendermassen: "Erwärmst man solche Durchschnitte in Wasser bis gegen 100°, so treten grosse durchsichtige Tropfen einer geschmolzenen farblosen Substanz aus der Schnittfläche der dicken Aussenwand und der Seitenwände; an letzteren, wenn die Tropfen kleiner und nicht zusammengeflossen sind, deutlich längs der durch die Grenzlamelle bezeichneten Mittellinie. Ob auch auf der Aussenfläche der Cuticula solche Tropfen austreten, blieb ungewiss, weil jene nie mit absoluter Sicherheit frei war von aussen anhaftenden, bei der angewendeten Temperatur ebenfalls schmelzenden Wachsteilchen."

Von einer gleichen Beobachtung spricht der Autor bei der Untersuchung der Internodien von *Chamaedorea Schiedeana* und der *Benincasa* - Frucht: "Die Schnittfläche der Aussenwand bedeckt sich ziemlich dicht mit runden Tropfen; auf den Seitenwänden und selbst den Innenwänden treten diese in reihenweiser Anordnung, genau längs der Grenzlamellen hervor." Nach der Entfernung des Wachses durch Auskochen der Präparate mit Alkohol konnte bei den eben genannten Objekten keine Abnahme der Wanddicke festgestellt werden, wohl aber bei *Klopstockia* in der Aussenwand, was ebenso beim Ausschmelzen in Wasser der Fall war. DE BARY bemerkt ferner bezüglich *Klopstockia*: "Eine Veränderung der Membranstruktur ist bei diesen Erscheinungen nicht wahrnehmbar. Insbesondere bleibt in der Aussenwand von *Klopstockia* die fein granulierte Lage erhalten; die grossen spaltenähnlichen hellen Radialstreifen treten deutlicher hervor. Die Zellulose- und Cuticularreaktionen der Membranen bleiben die gleichen nach wie vor der Ausschmelzung und Alkoholextraktion." Ein Austreten von Wachströpfchen auch aus den Membranen der subepidermalen Gewebe beim Erwärmen in Wasser war nicht zu bemerken. Für die Untersuchung der wachsabscheidenden Oberhaut lieferte *Heliconia farinosa* ein besonders brauchbares Material. Oben wurde bereits erwähnt, dass das Blatt dieser Pflanze in jugendlichem Zustande gerollt ist, dass ferner am Aussenrand die Wachsabscheidung beginnt, während am Innenrande noch keine Spur hiervon sichtbar ist. Es lässt sich an dieser Stelle selbst nicht durch Ausschmelzen nachweisen. Es gibt jedoch eine Zwischenzone, in der man zwar kein Wachs auf der Oberfläche sieht, wo aber bereits vorhandenes durch Ausschmelzung nachweisbar ist. Hierüber folgendes: "Die durch Flächenschnitt von der Blattunterseite abgenommene flach ausgebreitete Oberhaut ist in Wasser bei gewöhnlicher Temperatur völlig durchsichtig, glashell, glatt. Erwärmst man sie bis gegen 100°, so treten auf der Aussenseite der Cuticula runde kleine, stark lichtbrechende Tröpfchen aus, verschieden zahlreich auf verschiedenen Zellen, ordnunglos zerstreut, auf den Spaltöffnungen und ihren Nebenzellen keine. Sie bleiben in kaltem Alkohol unverändert, in heissem werden sie vollständig gelöst. Die Erscheinung tritt in derselben Weise ein sowohl an ganzen Epidermiszellen, als auch an den durch vorsichtiges Schneiden allein abgetrennten Aussenwänden."

Dieselben Beobachtungen wurden bei jungen Blättern von *Cotyledon orbiculata*, einem weniger günstigen Objekt gemacht.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen fasst DE BARY in folgende Worte zusammen: "Somit kommen wir zu dem Resultat, dass in den wachsabscheidenden Epidermen, nicht

in dem Protoplasma und Zellinhalt, aber in den Zellwänden Wachs als solches enthalten ist, eingelagert in optisch nicht direkt nachweisbaren Teilchen zwischen die Moleküle der Zellwände. Die Beobachtungen an *Heliconia* zeigen ferner, dass das Wachs als solches in der Membran enthalten ist, bevor seine Ausscheidung begonnen hat."

Hinsichtlich der Frage "wie kommt das Wachs in die ausscheidende Membran?" führt der Forscher zwei Möglichkeiten an, die seiner Ansicht nach allein denkbar sind, beide unter der Voraussetzung, dass ursprünglich Protoplasma das Material zur Wachsbildung bilde. "Die eine ist die, dass das Wachs als solches von der Protoplasmaschicht der Epidermiszellen erzeugt wird und seine Moleküle sich unmittelbar nach ihrer Entstehung zwischen die der angrenzenden Membran einschieben; die andere, dass die Entstehung des Wachses in der Membran selbst stattfindet."

Verständlicherweise können die Begründungen der einen oder anderen Möglichkeit nur hypothetischer Art sein, und DE BARY hussert sich dementsprechend: "Wir kommen mit grosser Wahrscheinlichkeit zu dem Resultat, dass das Wachs in den bezeichneten Teilen der Membran entsteht und nicht im Protoplasma und Zellsaft der Epidermiszellen, einem Resultat, welches dem Wortlaute, aber nicht dessen Sinne nach den von WIGAND und ULOTH vertretenen Ansichten nahekommt." Im dritten Teile seiner ausführlichen Arbeit weist DE BARY nach, dass auch Wachs bei solchen Cuticularmembranen der Epidermis eingelagert ist, bei denen eine Ausscheidung nicht beobachtet wird.

Bei der Epidermis der Stämme und Äste von *Acer striatum* dem ersten Beispiel kommt das Wachs zwar auch als dünne Reifschicht vor, die grössere Menge ist jedoch in den Membranen eingelagert. Nach einer kritischen Beurteilung der Angaben ULOTHs (6), der, wie schon gesagt, die Ansicht der Metakrasse vertifft, führt DE BARY die Ergebnisse seiner Beobachtungen aus. Die an die verdickte Aussenwand der Epidermiszellen angrenzende Masse der Cuticularschichten zeigt auf den Durchschnitten eine radiale Streifung, die von aussen nach innen an Schärfe und Deutlichkeit abnimmt. Bezuglich des Verhaltens gegen chemische Einwirkung wird betont, dass die äusseren radial gestreiften Region durch Chlorzinkjod bedeutend langsamer gefärbt wird als die innere, welcher Unterschied sich jedoch nach längerer Einwirkung des Reagens ausgleicht. Es heisst ferner: "Durch anhaltendes Kochen mit Kalilösung lässt sich von den Cuticularschichten ein zartes, undeutlich punktiert geschichtetes Zelluloseskelett erhalten, welches in Chlorzinkjod schön violett wird, jedoch nie ohne Beimengung braunen Farbtöns." Nach Auskochen dünner Durchschnitte der Epidermis mit Alkohol liess sich feststellen, dass die Cuticularschichten nach Extraktion des Wachses an Dicke erheblich abgenommen hatten, dass ferner die Radialstreifung der oberflächlichen Lagen schwächer geworden oder ganz verschwunden war.

Ein anderes, weniger auffallendes Beispiel für "Einlagerung beträchtlicher Wachsmengen in die Cuticularschichten der Aussenwand bei verhältnismässig spärlicher Wachsausscheidung" ist die Epidermis von *Acer Negundo*, bei welcher im wesentlichen dieselben Erscheinungen zu beobachten waren wie im vorigen Falle.

Ganz allgemein gesagt, sind die Ergebnisse der DE BARYschen Untersuchungen höchst anerkennenswert, wenn man bedenkt, mit welcher für die heutigen Begriffe schlechten Optik sie erreicht wurden. Die Frage, wie das Wachs aus der ausscheidenden Cuticula herauskommt, ist jedoch nur andeutungsweise erwähnt, weiterhin glaube ich, dass einige Erscheinungen in Bezug auf ihre Bedeutung verkannt sind, was zweifelsohne ebenfalls auf die Unvollkommenheit der damaligen Mikroskope zurückzuführen ist.

Bezuglich der Beweisführung, dass es irrig ist, eine Entstehung der Wachsüberzüge durch stoffliche Veränderung der Zellulosemembranen anzunehmen, kann man die Darlegungen DE BARYs wohl als durchaus hinreichend ansprechen. An recht zahlreichen Beispielen ist ja klargelegt worden, dass die Ausscheidungen der unverändert bleibenden Cuticula aufliegen, und es wird heutzutage auch sicher niemand mehr ein derartiges Wunder einer Verwandlung der Cuticula in eine reine Wachsschicht für möglich halten. Vor allem sprechen dagegen sowohl die Umwandlung der Form wie der Zusammensetzung.

Anders steht es mit der Frage "wie kommt das Wachs aus der Oberfläche heraus?" Ich möchte da ganz besonders auf die von DE BARY beschriebenen Radialstreifen (*Klopstockia*, *Acer striatum*) aufmerksam machen. Es liegt doch der Gedanke nahe, in

ihnen feine Gänge zu erblicken, in denen das Wachs etc. wandert. Könnte man nicht eine Bestätigung dieser Annahme in dem Deutlicherwerden der Radialstreifung nach dem Auskochen mit Alkohol sehen (*Acer striatum*)? Wenn man nun annimmt, dass das Wachs durch die Zellulosemembran hindurch in feinen Kanälen an die Oberfläche wandert, so müssen sich doch die Ausmündungen dieser auf der Aussenseite nachweisen lassen. Sollten sie nicht DE BARY entgangen sein? - Er behauptet doch immer wieder, die Cuticula hätte eine glatte Oberfläche. Woher kommen aber nun mit einem Male die "kleinen Körperchen von der Breite der fertigen Stäbchen" (*Heliconia farinosa*), die "punktformigen Körperchen" (*Saccharum*), die "flachen Körnchen oder Würzchen" (*Banana*) her? Unter welchen Bedingungen kommen die Formen der Körner- und Stäbchenüberzüge zustande? Dieses sind Fragen, welche die vorstehenden Ausführungen nicht beantworten und welche aus den Ergebnissen auch nicht beantwortet werden können, wenn man nicht den Gedanken gelten lässt, dass in der ausscheidenden Membran zum Zwecke der Beförderung des Sekrets nach außen Kanäle vorhanden sind, die ich, wie schon erwähnt, in den Radialstreifen vermute.

Auch bei den Membranen, welche nicht Wachs ausscheiden, könnten solche funktionell zweckmäßig sein, handelt es sich doch oft darum, Cuticularschichten zu ergänzen, sekundäre Cuticula zu bilden, d.h. solche, die dem Dickenwachstum folgt (Stämme und Äste von *Acer striatum*).

Die sich hieran anschliessende Frage "wo entsteht das Wachs?" lässt sich schon schwerer beantworten, und es ist nicht verwunderlich, wenn DE BARY sich letzten Endes in Vermutungen hierüber hussert. Das Nichtauffinden des Wachses braucht noch nicht einmal an der Unvollkommenheit der damaligen Mikroskope zu liegen. Solange man es mit fest umrissenen Körpern zu tun hat, will ich diesen Einwand gelten lassen; man braucht aber nur die Möglichkeit anzunehmen, dass das Wachs in flüssiger Form, sei es schon als solches oder als Vorstufe vorhanden ist, so wird es, wenn nicht Färbemethoden zur Verfügung stehen, äußerst schwierig sein, dieses aufzufinden und unmöglich, wenn nur Suspensionen oder Emulsionen hiervon im Zellinneren enthalten sind. Doch das ist eine zweite Frage, die in dieser Arbeit nicht gelöst werden soll. Dass DE BARY auf der Cuticulaoberfläche nichts gefunden hat, was auf das Vorhandensein von Öffnungen deuten könnte, ist ebenfalls verständlich, doch auch nicht unbedingt der damaligen mangelhaften Optik zuzuschreiben, denn die Löcher können ja so fein sein, dass sie in der Aufsicht bei durchfallendem Licht nicht wahrnehmbar sind und selbst mit den modernen Mikroskopen nicht gesehen werden können. Die Auflösungsfähigkeit unserer Mikroskope hat nun einmal ihre unverrückbare Grenze.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn wir in einem Lichte beobachten, das schräg von oben auf das Objekt fällt, also die Reflexion der Oberfläche betrachten. Man erhält dann Wirkungen, welche an das Dunkelfeld erinnern und somit die Erkennbarkeit kleinster Strukturen ermöglichen. Bevor ich aber zu diesen Beobachtungen übergehe, möchte ich noch einige chemische Gedankengänge einschalten.

Betrachten wir die Zusammensetzung eines Wachses und halten das Baumaterial der Pflanze daneben, so bemerken wir einen ganz gewaltigen Unterschied. Da dem Botaniker im allgemeinen diese Dinge weniger bekannt sind, so möge hier kurz die Zusammensetzung von Wachs wiedergegeben werden, wie sie bei CZAPEK etc. (7) weitgehend berichtet wird. Vom Bienenwachs will ich abssehen, sondern nur Pflanzenwachse anführen.

Das Carnaubawachs von den Blättern der brasilianischen Palme *Corypha cerifera* fasst neben Laktonen Cerotinsäure ( $C_{25}H_{51}CO_2H$ ) und Melissylalkohol ( $C_{30}H_{61}OH$ ) in nahezu völliger Veresterung.

Das Japanwachs auf den Früchten von *Rhus succedana* besteht aus Tripalmitin bzw. freier Palmitinsäure ( $C_{15}H_{31}COOH$ ). Das "Wachs" von *Gymnogramme* - Arten enthält Ceropten ( $C_{16}H_{16}O_4$ ), das nach BLASDALE (8) sogar ein Benzolderivat ist.

Zusammenfassend möchte ich mich mit CZAPEK (9) hussern: "Heute besteht kein Zweifel darüber, dass die Zusammensetzung der meisten Pflanzenwachsstoffe vom Bienenwachs erheblich abweicht. Da in den Wachsüberzügen, wie zuerst WIESNER vermutete, tatsächlich Fettsäureglyceride sehr verbreitet vorkommen, sodann verschiedene ein- und zweibasische gesättigte Carbonsäuren und Oxycarbonsäuren, frei und in Esterform, ferner hochwertige Fettalkohole, Kohlenwasserstoffe gefunden werden, endlich phytosterinähnliche Stoffe frei und in Esterform beigemengt sein können, so ist der Begriff "Pflanzenwachs" mehr eine biologische Bezeichnung als eine Gruppenbenennung."

Denken wir uns nun den günstigsten Fall eines Aufbaues des Wachses aus Fettstücken, so erfordert es dennoch einen ganzen Komplex von Umsetzungen. Diese sollen nun fern vom Protoplasten stattfinden und zwar geregelt erfolgen? - Das ist doch recht schwer vorstellbar. Noch viel unmöglich er scheint die Sache, wenn wir eine Bildung aus Kohlenhydraten annehmen. Es wären dazu eine ganze Reihe von Reduktionen, Molekülspaltung und -Aufbau, Veresterungen und Carboxylbildung nötig, und das alles ohne Mitwirkung des energiespendenden Protoplasten? - Prozesse, welche exotherm verlaufen, bei denen also Energie frei wird, die können allenfalls ausserhalb des lebenden Plasmas erfolgen, aber die Umsetzungen in unserm Falle binden ja Energie. Wo kommt die her? - Welche Prozesse liefern sie? - Sicht man sich die Theorien der Wachsbildung fern vom Protoplasten, sei es innerhalb, sei es ausserhalb der Membran, an, so kommt man immer zu dem Schluss: die Stoffe müssen weitgehend vorgebildet ergossen werden. Nur geringe Umsätze exothermer Natur können fern vom Protoplasma erfolgen.

Es bleibt nur noch die gewagte Meinung übrig, in der Membran selbst lebendiges Plasma anzunehmen. Alle Versuche jedoch, dieses exakt und sicher zu beweisen, sind fehlgeschlagen. Es ist mir wohlbekannt, dass man Plasma in der Membran nachgewiesen haben will, aber so grosse Mengen sind das nicht. Bestenfalls war es Eiweiss oder, sagen wir besser, Stoffe, welche ähnliche Farbreaktionen gaben, aber das ist noch lange kein lebendes Protoplasma. Jedoch seien diese Dinge nur mit der grössten Reserve wiedergegeben; im Grunde genommen konnte ich mich nicht von der Richtigkeit überzeugen. CZAPEK schreibt über die Wachsbildung (10): "Es ist eine offene Frage, ob die Wachsüberzüge aus Bestandteilen der Zellmembranen gebildet werden, oder ob die in den Überzügen enthaltenen Substanzen im Protoplasma entstehen und an ihrer endgültigen Stelle zur Ausscheidung gelangen. Der ersterwähnte Fall ist nicht unmöglich, indem die Entstehung von Wachs aus Kohlenhydraten im Leibe der Biene durch Fütterungsversuche von ERLENMEYER und v. FLANTA (11) nachgewiesen worden ist. Da in der Pflanzenbiochemie einschlägige Experimentaluntersuchungen fehlen, so lässt sich diese Frage derzeit nicht entscheiden." Hierzu sei bemerkt, dass auch in der Biene das Wachs im Protoplasten entsteht. Die Begründung CZAPEK's zu dem ersten Fall erscheint mir daher nicht stichhaltig.

Wie viel einfacher ist doch die Annahme, "das Wachs ist im lebendigen Plasma völlig oder fast völlig gebildet und wird in feinste Gänge durch die Zellulose und die Cuticula hinausergossen". Dafür spricht die Gegenwart der Stoffe in der Membran, die bereits DE BARY gezeigt hat, dafür spricht die Radialstreifung. Ja, ich möchte sogar den Gedanken aussprechen, die stäbchenförmige Gestalt der Überzüge ist eines der besten Kriterien eines Ergusses durch Gänge. Es ist meiner Meinung nach unmöglich, auf andere Art die Entstehung an so bestimmten Stellen in einer mehr oder minder toten Membran anzunehmen. Eine diffuse Bildung könnte bestenfalls zu einer zusammenhängenden Schicht führen, nie aber zu Körpern charakteristischer Gestalt und ziemlich regelmässiger Verteilung. Der Einwand, es handele sich um Kristalle, ist auch nicht völlig stichhaltig. Viele der Wachsüberzüge sind gar nicht kristallinisch. Die Kristallnatur kann sehr leicht auch durch Drehung oder Pressung beim Erstarren erzielt werden.

Die nächste Aufgabe unserer Untersuchung muss also sein, Öffnungen in der Cuticula nachzuweisen. Mit dem gewöhnlichen Mikroskop sind diese nicht zu finden, davon musste ich mich ebenso wie DE BARY überzeugen. Wir dürfen aber nicht vergessen, dass sie nicht leer, sondern mit Wachs gefüllt sind. Man kann eine Heterogenität aber nur sehen, wenn die beiden Körper, welche gemischt eine Membran darstellen, verschiedene Brechungsverhältnisse besitzen. Daneben sind die Gänge vielleicht so fein, dass sie an der Grenze der Auflösungsfähigkeit der Linsen liegen. Es ist daher eine Behandlung mit anderen Hilfsmitteln nötig. Diese standen DE BARY nicht zur Verfügung, sonst hätte dieser geistreiche Forscher sicherlich zu ihnen gegriffen.

-----  
Ich bediente mich für meine Untersuchungen des Oberflächenmikroskops. Das Prinzip dieses besonders in der Metallographie und Mineralogie benutzten Apparates beruht auf der Einschaltung eines total reflektierenden Prismas über dem Objektiv. Dieses bedeckt nur die eine Hälfte des Gesichtskreises. Es ist aber auch möglich,

das Objekt durch eine das ganze Gesichtsfeld bedeckende dünne Glasplatte zu beleuchten. Das Prisma, wie die Platte ist neigbar. Man kann so das Licht nach belieben schräg eintreten lassen. Als Lichtquelle dient entweder das Tageslicht, das mit einem Prisma und Spiegel herangeholt wird, oder besser eine kleine Glühbirne. Das Licht kann durch Mattscheiben gedämpft werden oder auch durch Abrücken der Lampe. Man reguliert nun die Lichtquelle so, dass gerade das ganze Gesichtsfeld gleichmäßig beleuchtet wird und zieht die Irisblende bis zum Rande des Gesichtsfeldes zu. Das Einstellen geschieht am besten mit etwas rauhem Papier. Die Objektive müssen auf den Gebrauch ohne Deckglas korrigiert sein. Es hat sich nach meinen Versuchen als zweckmäßig erwiesen, bei nicht zu starker Beleuchtung zu mikroskopieren, da man sonst geblendet wird. Weiterhin ist es empfehlenswert, ein starkes Okular zu benutzen und sich mit einem Objektiv 6<sup>2</sup> LEITZ zu begnügen. Auf die genaue Handhabung will ich hier nicht eingehen, da die Gebrauchsanweisungen der Firmen das Nötige enthalten. Es gehört eine gewisse Übung ausserdem dazu, um sich an die Eigenart des Bildes, wie an den vom gewöhnlichen Mikroskop abweichenden Gebrauch zu gewöhnen:

Um von Anfang an gegen Missgriffe geschützt zu sein, wählte ich nur ein Objekt, bei dem die Ausscheidung des "Wachs" an eng begrenzten Stellen stattfindet. Man geniesst dabei den Vorteil eines Vergleiches mit Stellen ohne Abscheidung. Nach einem Suchen geriet ich auf die Mehlprimeln. Besonders geeignet, weil jederzeit erhältlich, ist hiervon der Bastard *Primula Kawensis*. Mit demselben Erfolge lassen sich aber auch andere Schlüsselblumen mit "Mehlbelag" auf Blättern und Stengeln verwenden, wie *Pr. farinosa*, *denticulata* u.a.m. Ohne auf genauere Einzelheiten einzugehen, weil diese sich nicht mit unserer Fragestellung beschäftigen, möchte ich an dieser Stelle auf SOLREDER (12) hinweisen: "Die in Rede stehenden Köpfchenhaare sind in der Regel Drüsenhaare." "Das Produkt der Sekretion von solchen Köpfchenhaaren ist auch der bekannte reifartige Überzug, der sich z.B. bei *Primula auricula* und *farinosa* findet." Wenngleich der ausgeschiedene Stoff auch nicht Wachs im engsten Sinne ist (DE BARY l.c.), so ähnelt er diesem in seiner Entstehung und seinen Eigenschaften doch sehr.

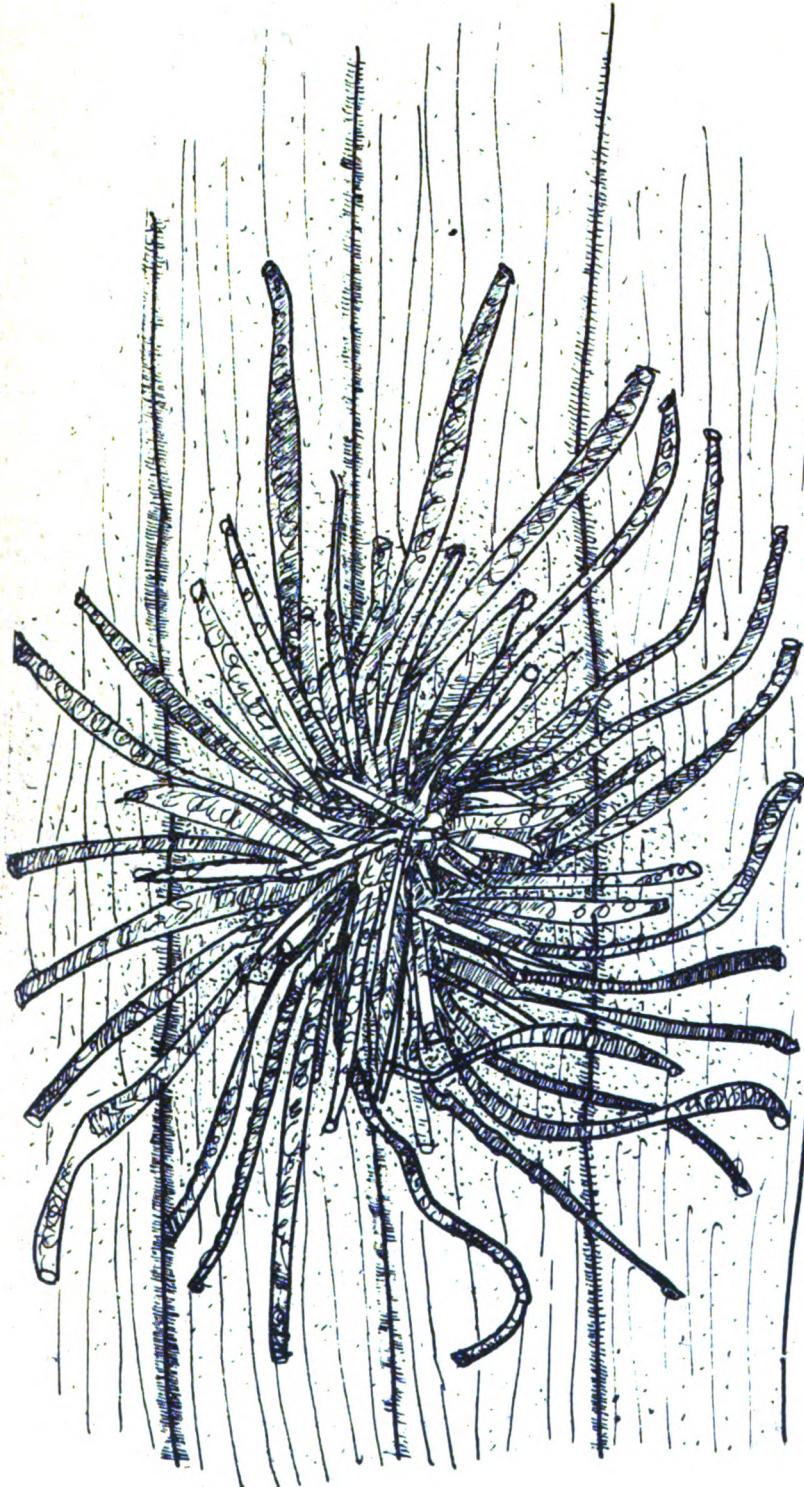
Die Köpfchenhaare sind bei *Pr. Kawensis* kurz und papillenartig. Stellt man das Oberflächenmikroskop auf die Überzüge ein, so sieht man Bilder, wie sie Figur 1 wiedergibt. Die langen geschlängelten, am Rande oft gekörnten Stränge kommen büschelig gehäuft aus bestimmten Stellen hervor. Wischt man, ohne einen starken Druck auszuüben, die "Wachswolle" vorsichtig ab, so sieht man die Oberfläche der Drüsenköpfe, wie aus Figur 2 ersichtlich ist, deutlich von Poren durchsetzt. Es sind diese die Ansatzstellen des brüchigen Wachs. Deutlich ist die eingesenkte Höhlung beim Bewegen des Prismas zu erkennen; eine Verletzung der Kutikula durch das Abwischen ist wegen der Brüchigkeit des Wachs ausgeschlossen. Die andere Epidermis hingegen ist frei von solchen Öffnungen.

Auf diese Erscheinung hin beobachtete ich Blätter, Blütenstengel und Blüten und konnte immer dasselbe Bild wiederfinden. Auch die Arten verhielten sich im wesentlichen gleich.

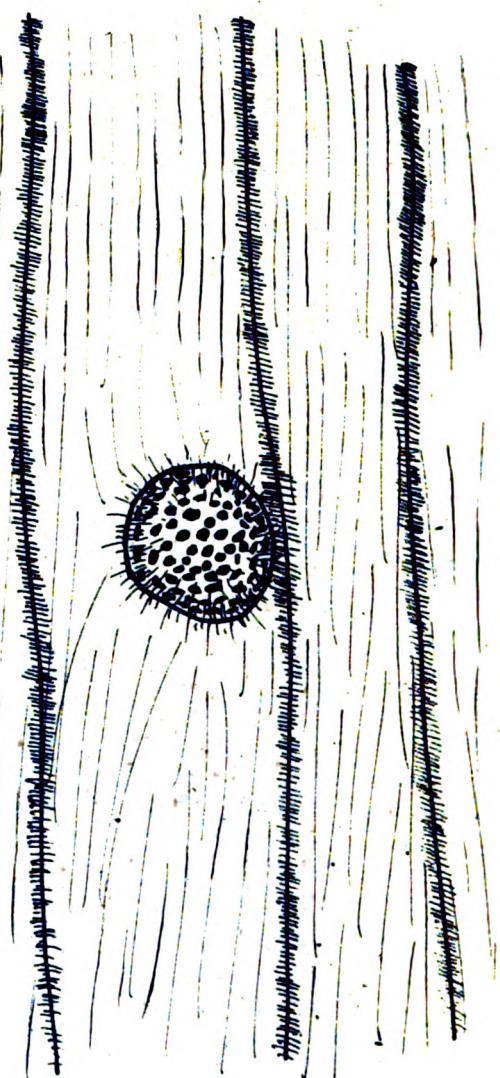
Grosse Ähnlichkeit mit den Primeln haben die *Gymnogramme* - Haare. Bei ihnen ist das oft goldgelb gefärbte "Wachs" gleichfalls nur an bestimmten Stellen abgeschieden. Die Körnelung der Oberfläche liess sich an den allbekannten Trichomen nach Beseitigung des Wachs wahrnehmen. Da aber die sonstige Epidermis nicht strukturlos ist, war ein Vergleich schlecht möglich. Das Objekt eignet sich daher weniger zur Beobachtung.

Nachdem es gelang, bei den Pflanzen mit örtlich eng begrenzter Wachsabscheidung so gut die Ausführungsgänge in der Cuticula zu sehen und mit den anderen Teilen der Oberhaut zu vergleichen, war es nötig, die Beobachtungen auf die Abscheidung auf der gesamten Epidermis zu übertragen.

Als erstes Objekt wählte ich *Agave mexicana*. Da es sich in diesem Falle um eine Pflanze handelt, die besonders in der Jugend die Blätter mit Reif überzieht, nahm ich zunächst junge Stücke. Die Epidermis ist noch nicht so hochgradig verdickt wie bei den erwachsenen Blättern, aber der Wachsreif von körneligem Aussehen



Figur 1.



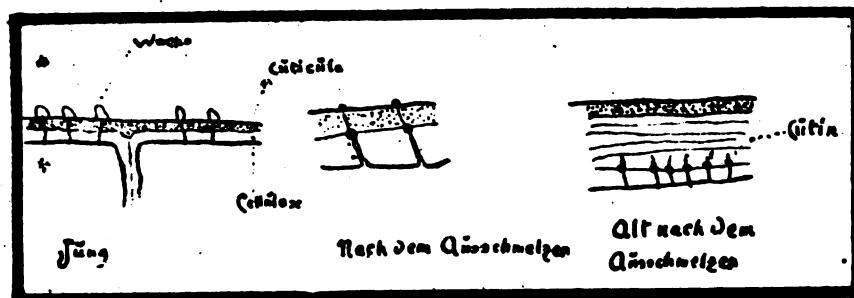
Figur 2.

ist deutlich auf der Kutikula zu beobachten. Es gelang bei dem nicht empfindlichen Objekt nach dem Abwischen die Ausführungsgänge durch die derbe Grenzschicht deutlich zu erkennen. Das, was mich aber veranlasste, gerade mit diesem Gewächs die Beobachtungen einzuleiten, ist die Möglichkeit, dünne Querschnitte leicht mit dem Rasiermesser herzustellen. An der Berührungsfläche der Cuticula mit der Zellulosewand lässt sich ein wellig-grieseliger Verlauf deutlich erkennen. Die später so mächtigen kutinisierten Schichten sind noch nicht zur Ablagerung gelangt. Verfolgt man die Erhabenheiten dieser Zone, so sieht man feinste Linien sowohl nach der Aussenseite, als auch weniger klar nach den lebendigen Protoplasten verlaufen. Das Aus-

schmelzen eines hauchdünnen Schnittes in Glycerin führt zum Austreten von winzigen "Wachskiegelchen", die sich häufig an der Berührungsfläche von Kutikula und Zellulosewand ansetzen. Das ist aber nicht ausschliesslich der Fall. Nachher werden die von DE BARY bereits beobachteten feinen Streifen noch deutlicher sichtbar. Die einzelnen Gänge sind in nicht allzu grosser Zahl vorhanden. Ganz offenbar führen sie vom lebenden Plasma in die umgebende Luft.

Es wurden viele Versuche unternommen, in diesen Gängen Protoplasma sichtbar zu machen. Alle Plasmodesmenfärbungen waren jedoch vergebens; es handelt sich eben um einfache Sekretionsgänge. Damit dürfte die Möglichkeit einer Abscheidung präformierten oder fast völlig vorgebildeten "Wachs" aus dem Protoplasmata bzw. an seiner Oberfläche als der Ursprung der Belege auf der Aussenseite der Kutikula gegeben sein. Der Transport erfolgt nicht in Lösung innerhalb einer wassergesättigten Kohlenhydratlamelle und einer so schwer durchlässigen Korklamelle, sondern einfach in Gängen. Diese sind sehr fein und dünn. Ihre räumliche Trennung gibt die auch in diesem Falle auf Punkte beschränkte Wachsausscheidung. Damit sind die Schwierigkeiten einer Entstehung solcher vom Baumaterial so verschiedener Stoffe in der Wandung fern vom lebenden Plasma ebenso beseitigt wie die Zweifel, welche einer Wanderung von wasserunlöslichen Stoffen in einer wasserdurchtränkten Membran entgegenstehen. Man braucht nicht mehr zu der Hilfsannahme einer glycosidischen Bindung und nachträglichen Spaltung in Zucker und wachsartiges Aglucon zu greifen.

Nicht näher soll auf die Beobachtung alter Blätter im Querschnitte eingegangen werden. Bekanntlich wird hier zwischen Kutikula und Zellulosewand eine Anzahl von kutinisierten Schichten ergossen, welche dem Blatte gestatten, die durch die Sandstürme abgescheuerte Kutikula zu ersetzen. Im Jugendzustande mag das "Wachs" in diesem Sinne wirken. Es ist besonders hervorzuheben, dass die Gänge in der Zelluloselamelle auch weiterhin erhalten bleiben. Es lassen sich die ausschmelzbaren Korkstoffe besonders an der Berührungsfläche nachweisen. Der Gedanke, in ihnen eine noch leicht schmelzbare und damit in Gestaltveränderung durch Gänge durchpressbare Vorstufe der Korkbildung zu sehen, ist nicht von der Hand zu weisen. Bei Farnen ist durch PRIESTLEY und RADCLIFFE (13) das Auftreten von schmelzbaren Korkstoffen als erstes Produkt bei der Auflage der Suberinlamellen in den Endodermen beobachtet worden. Hiermit ist auch diese uns so schwer verständliche Bildung von Kutinlamellen und Folgekutikulas vorstellbar geworden.



Figur 3.

Zum leichteren Verständnis des eben Geschilderten sei auf die etwas schematisch gezeichnete Figur 3 verwiesen.

Bei *Ericacealartes* waren ähnlich wie im vorigen Falle nach dem Ausschmelzen Gänge in den Zellwänden zu sehen, ebenso in der Kutikula. In den zwischen diesen gelagerten kutinisierten Schichten waren diese jedoch nirgend zu entdecken. Die Poren auf der Oberfläche konnten nach Wegwischen des Wachs' wie bei *Agave* gleich deutlich beobachtet werden.

Für die Untersuchung des Schicksals der wachsausscheidenden Epidermis liefern ein besonders günstiges Objekt die *Echeveria*- und *Cotyledon*-Arten.

Auf den jungen Blättern ist der Überzug fast zu einer einheitlichen Schicht verschmolzen, aber bei genauer Betrachtung mit dem Oberflächenmikroskop kann man doch gut die Zusammensetzung aus lauter einzelnen Vielecken erkennen. Diese stoßen mit den Seiten zusammen. Beobachtet man ein ausgewachsenes Blatt oder was

sich mit dem Oberflächenmikroskop, dessen Tubus man in ein Messmikroskop oder Lupenstativ eingespannt hat, leicht bewerkstelligen lässt, dasselbe Blatt, wenn es ausgewachsen ist, so sieht man die Schollen auseinandergezogen. Für die Funktion der Poren in der Cuticula gilt das gleiche. An jungen Blättern stehen sie genähert, im Alter voneinander entfernt. Damit ist ihre Wirkung als Austrittspforten für das "Wachs" weiterhin gestützt.

Die Grösse der Poren ist bei den einzelnen Arten unterschiedlich. Im allgemeinen erscheinen sie an jungen Organen etwas kleiner als an alten; die Dehnung der Epidermiszellen beim Wachsen in die Fläche wirkt sich so aus.

Zur Beobachtung gelangten vornehmlich *Echeveria gibbiflora var. metallaea* und *Cotyledon scapula*. Letzterwähnte Pflanze fiel durch eine besonders großporige Epidermis nach dem Wegwischen der Wachsschicht auf. Die länglichen Zellen zeigten die Ausscheidungsstellen als ausserordentlich deutlich sichtbare, annähernd kreisrunde Löcher.

Fast genau dieselben Beobachtungen kann man an Kleinien (z.B. *K. articulata*, *K. repens*) erzielen. Um nicht alles wiederholen zu müssen, will ich mich mit diesem Hinweise begnügen. Die Wachsschollen sind gruppenartig zusammengestellt. Eine gleiche Vergesellschaftung lässt sich bei den gut erkennbaren Poren feststellen. Auch hier haben wir wieder die nämliche Lagerung von Schollen und Poren, welche auf eine genetische Beziehung zwischen beiden hindeutet.

Ein geeignetes Objekt ist ferner *Myriophyllum proserpinacoides*. Die aussorhalb des Wassers befindlichen Teile zeigen eine zerstreute Bedeckung mit Wachsstäbchen. Es soll hier nicht meine Aufgabe sein, die nähere Bedeutung der sich wohl gegen eine Benetzung richtenden Funktion derselben unserer Betrachtung zu Grunde zu legen. Dagegen würde ein Hinweis auf die gleiche Verteilung der Poren angebracht sein.

Auch bei *Chorophyllum bulbosum* besitzt der wohl der Vermeidung eines Benetzens wie des Heraufkriechens von Kerbtieren dienende Reif denselben Bau und dieselben Poren.

Von dicotylen Gewächsen habe ich mit immer dem gleichen Erfolge untersucht: *Caryophyllaceae*, *Linaria*-Arten, *Cruciferen* (*Brassica* u.a.m.), *Cerinthe minor*, *Eucalyptus*, *Centranthus*, *Levisticum*, *Rumex scutatus*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Bocconia macrophylla*. Überall sah ich die Poren nach Entfernen des Reifes. Völlig schliessen sich die Farne (*Polypodium glaucum* u.a.m.) an. Die Verhältnisse bei den Coniferen lassen sich ebenfalls hier einreihen.

*Thujopsis* zeigte einen körnigen Wachssüberzug. Die Blätter waren so dicht, dass eine Differenzierung der einzelnen Partikelchen nur schwer möglich war. Die Poren waren nach dem Abwischen des Wachses bei diesem Objekt nicht sonderlich deutlich zu erkennen. Der Querschnitt zeigte eine dichte Wachslage über den Spaltöffnungen.

Ähnlich wie bei *Thujopsis dolabrata* waren auch bei *Tsuga canadensis* die Spaltöffnungen mit Wachs verstopft. Die umliegenden Zellen hatten geringe Wachsauflagen, auch die Poren konnten nur undeutlich erkannt werden.

Bei *Abies* fand ich wie im vorigen Beispiel die Spaltöffnungen voll von Wachs. Der Überzug hatte ein gerinselartiges Aussehen. Nach dem Abwischen waren die Poren noch gerade gut erkennbar.

Hatten wir bereits mit *Agave* eine Monocotyledone betrachtet, so möchte ich der Vollständigkeit halber weitere Beispiele aus diesem weiten Kreise anführen.

Von Fällen guter Sichtbarkeit der Wachsstreifen und Löcher in der Cuticula habe ich vornehmlich *Hemerocallis fulva* hervor. Daneben gibt es aber andere Gewächse wie *Iris germanica*, bei denen die Poren nur sehr schlecht zu sehen sind.

Eine zusammenhängende Wachsschicht bildet *Allium porrum*. Vor lauter Wachs erscheint die Oberfläche schneeweiss. Die Epidermis hebt sich nach teilweisem Entfernen des Überzuges als dunkle Fläche ab, auf der Poren deutlich sichtbar sind.

Zu demselben Ergebnis führte die Untersuchung von *Eremurus*, *Lionium*, *Narcissus* und *Allium Moly*.

Einen Gegensatz von gut beobachtbaren und unsichtbaren Öffnungen weisen die Gramineen auf.

Bei *Alopecurus pratensis* stehen sie nicht nur über dem Protoplasten, sondern es gibt auch schief verlaufende Gränge, welche über den Querwänden nach aussen münden. Ich will es aber auch nicht verschweigen, dass ich sie bei *Alopecurus geniculatus*,

*Secale cereale* und *Elymus arenarius* gar nicht fand. Die Epidermis ist hier an sich sehr körnelig und die Kutikula mit Zähnen versehen. Man kann so nur schwer zu klaren Bildern gelangen.

Es ist wohl kaum anzunehmen, dass die Abscheidung hier wesentlich anders erfolgt, als bei den zum Teil nächsten Verwandten. Ich kann mir indessen vorstellen, weswegen man mitunter die Poren nicht erkennt; der Auflösungsfähigkeit der Linsen unserer Mikroskope und auch des Dunkelfeldes sind leider bisher unübersteigbare Grenzen gesetzt.

#### SCHLUSSBETRACHTUNG.

Es ist in der Mehrzahl der Fälle geglückt, kleinste Gänge und deren Ausmündung durch die Kutikula wachsausscheidender Epidermen nachzuweisen.

Des weiteren deuteten die Beobachtungen darauf hin, dass auch die Anlage der kutinisierten Schichten und wohl auch der Kutikula selbst auf dem gleichen Wege eines Ergusses aus dem Protoplasten durch Wände hindurch erfolgt.

Damit eröffnen sich neue Aussichten für das Verständnis der Bildung von Harzen in schizogenen Gängen und Öldrüsen. Die darauf hinzielenden Beobachtungen sind bereits aufgenommen und es wird unsere Aufgabe sein, darüber späterhin zu berichten. Der Fall ist hier noch in mancher Hinsicht günstiger gelagert, da durch die Arbeiten von FRÄNCK und MOENICKES (14) die Bildung des Sekrets innerhalb des lebendigen Protoplasten oder an seiner Oberfläche nachgewiesen ist.

#### ABSTRACT.

Concerning wax-secreting plants it has been possible in most cases to point out the smallest passages and their opening through the cuticula. This shows the way, how wax, formed in the living protoplasts, may get through the water imbibed membrane to the surface of the plant-organs. The represented observations show that also the formation of the cutinised layers of the outer membrane and probably the cuticle itself are formed in a similar way by an effusion through the wall.

New prospects are opened for the understanding of the formation of resin in chizogene passages and in oil-glands. Investigations are already going on in this direction. In some respect this will be more easy as in the case of the outer wax-secretion, because by the work of FRANK and MOENICKES the formation of the secretion in the chizogene oil-storing organs within the living protoplasts or on its surface, has already been proved.

#### Literatur - Verzeichnis.

1. A. DE BARY, Über die Wachsüberzüge der Epidermis, Bt. Ztg. 1871.
2. WIGAND, (nach DE BARY) Bt. Ztg. 1850 p. 426. Pringsheims Jahrb. III, 170, 174 ff.
3. KARSTEN, " " " Bt. Ztg. 1857, p. 313. Poggendorffs Ann.
4. DE CANDOLLE " " Physiol. végétale p. 229. - 5. REVIRANUS (nach DE BARY) Physiol II. p. 45. SCHLEIDEN (nach DE BARY) Grundz. 3. Aufl. p. 192.
- SCHACHT (nach DE BARY) Lehrb. d. Anat. etc. I, p. 416. - 6. ULOTH (Nach DE BARY) Flora 1867 p. 385. - 7. CZAPEK, Biochemie d. Pflanzen I. R. WEINLAND, Anleit.f. d. Prkt. i. d. Massan. BENEDIKT u. ULZER, Analyse der Fette u. Wachsarten Berlin 1904.
8. BLASDALE, JUST, Jahresber. 1893, I, 317. - 9. s. 7. p. 815. - 10. s. 7. p. 820. - 11. E. ERLENMEYER u. A. v. PLANTA - REICHENAU, Malys. Jahresber., Tierchem. 8, 294. 9, 265. 10, 366 p. 35. - 12. SOLERDER, Anat. d. Dicotyl. S. 568. -
13. J.H. PRIESLEY and FRANCIS M. RADCLIFFE, The new Phytologist 1924 XXIII, 4.
14. FRÄNCK, A. Über Harzbild. in Holz u. Rinde d. Konif. Bt. Archiv III. MOENICKES, A. Zur Frage der Harzbild. b. Umbellif. Bt. Archiv V.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Dous Erich

Artikel/Article: [Ueber Wachsauusscheidungen bei Pflanzen; ein Studium mit dem Oberflächenmikroskop 461-473](#)