

# Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen.

Von

Karl Usslepp, Esperstedt.

Mit 9 Abbildungen im Text.

## I. Teil.

### Historisches.

Über die Funktion der bei höheren Pflanzen weit verbreiteten, als Stärkescheide bezeichneten Zellschicht sind verschiedene Ansichten geäußert worden, von denen aber bis auf den heutigen Tag keine sich allgemeine Anerkennung zu verschaffen vermocht hat. Einen Beitrag zur Klärung der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Stärkescheide zu bringen, beabsichtigen die nachfolgenden Untersuchungen, die auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Stahl, unternommen wurden.

Den Begriff der Stärkescheide hat Julius Sachs<sup>1)</sup> in die Pflanzenphysiologie eingeführt; zunächst hält er den Inhalt der Stärkescheide für ein Reservematerial, das bei der Ausbildung des Sklerenchyms verwendet werden soll, denn er schreibt p. 188: „Ich glaube aus meinen Untersuchungen entnehmen zu dürfen, daß die in der Stärkescheide transitorisch abgelagerte Stärke das Material zur Verdickung der benachbarten primären Bastzellen hergibt, denn diese fangen erst dann an, sich zu verdicken, wenn der betreffende Teil sich schon gestreckt hat, und erst mit ihrer Vollendung verschwindet die Stärke der Stärkeschicht.“ Bald aber kommt er von dieser Auffassung zurück und schreibt nun der Stärkescheide die Funktion der Stoffleitung<sup>2)</sup> zu; und zwar soll in ihr plastisches, stickstoffreies Material transportiert werden. Zu diesem Schluß glaubt sich Sachs berechtigt infolge des ständigen

<sup>1)</sup> Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. (Bot. Ztg. 1859.)

<sup>2)</sup> Physiologische Untersuchungen über d. Keimung d. Schminkbohne. 1859.

Vorkommens der genannten Zellschicht in nächster Umgebung der Gefäßbündel bis zu deren feinsten Endigungen im zarten Blattparenchym. Diese Sachs'sche Ansicht wurde von namhaften Forschern als richtig angenommen (De Bary, De Vries).

Später wurde die Stärkescheide eingehend von H. Heine<sup>1)</sup> studiert; dieser sucht im ersten Teil seiner Arbeit mittels Ringelungs- und Decapitierungsversuchen nachzuweisen, daß als Leitungsbahn die Stärkescheide gar nicht in Betracht kommen kann. Nach Heine sind auch vom anatomisch-physiologischen Standpunkt die Zellen der Stärkescheide überhaupt nicht dazu geeignet, als Leitungsbahnen zu fungieren, da sie eine zu geringe Längserstreckung besitzen. Diese geringe Längenausdehnung hätte eigentlich auch De Vries dazu veranlassen müssen, an der Richtigkeit der Sachs'schen Auffassung zu zweifeln; denn als er die Anatomie seiner sogenannten „Zuckerscheide“<sup>2)</sup> behandelt, schreibt er: „Und zwar sind ihre Zellen um so enger und um so länger, je näher sie dem Gefäßbündel liegen, dagegen nähern sie sich um so mehr der Kugelform oder der Gestalt eines regelmäßigen Polyeders, je entfernter vom Strange man sie untersucht. Es liegt die Annahme nahe, daß die langen, inneren Zellen für die Leitung des Zuckers schon deshalb geeigneter sein werden als die übrigen, weil ihr Gewebe auf derselben Strecke die geringste Zahl von Querwänden bietet.“ Hätte er die Ansicht von der guten Leitungsfähigkeit der gestreckten Zellen und der geringen Leitfähigkeit kurzer Zellen auf die Zellen der Stärkescheide übertragen, dann wären ihm sicher ernste Zweifel an der Sachs'schen Auffassung gekommen.

Vor Heine hatte schon Dehnecke<sup>3)</sup> in seiner Arbeit „Über nichtassimilierende Chlorophyllkörper“ die Leitfähigkeit der Stärkescheide bezweifelt.

Im zweiten Teil seiner Arbeit greift Heine auf die ursprünglichste Sachs'sche Annahme zurück und kommt infolge der beobachteten Lagebeziehung zwischen mechanischem Gewebe und Stärkescheide zu dem Resultat, daß in der Stärke der Scheide ein Reservematerial vorliege, mit der Bestimmung, bei der Ausbildung der Baststränge Verwendung zu finden.

Voll und ganz schließt sich dieser Auffassung Tondera<sup>4)</sup> an und bemüht sich, sie näher zu begründen für die Cucurbitaceen.

In neuester Zeit glaubt nun Haberlandt<sup>5)</sup> in der Stärkescheide das lange gesuchte Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz gefunden zu haben; nach ihm sollen die Zellen der Stärkescheide in erster Linie als Statocysten fungieren und erst in zweiter Linie als Reservestoffmagazine für sich entwickelnde Sklerenchymmassen in Betracht kommen. Aus der Tatsache, daß die Körner

<sup>1)</sup> Über die physiologische Funktion der Stärkescheide. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1885.)

<sup>2)</sup> Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. (Landw. Jahrb. 1879. p. 448.)

<sup>3)</sup> Diss. Bonn 1880.

<sup>4)</sup> Beiträge zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. (Anz. d. Acad. d. Wissensch. in Krakau. 1904. p. 512 ff.)

<sup>5)</sup> Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.

der Stärkezellen den jeweilig physikalisch unteren Zellwänden anliegen, prompt dem Zug der Schwerkraft folgen und daß sich Stärke fast ausnahmslos in geotropisch reaktionsfähigen Organen findet — letzteres ist tatsächlich der Fall — leitet Haberlandt seine sogenannte Statolithen-Theorie für oberirdische Stengelorgane ab.

Fast gleichzeitig hat Nemeč<sup>1)</sup> für die Wurzel die Columella der Wurzelspitze — auch ihre Zellen enthalten meist leicht bewegliche Stärkekörner — als Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz aufgestellt.

Das Verhalten der Stärkekörner gegenüber der Schwerkraft hatten aber früher schon Heine, Dehnecke, Sachs und eigentlich auch schon Nägeli<sup>2)</sup> konstatiert; bei letzterem lesen wir in seiner grundlegenden Arbeit über „Die Stärkekörner“: „Wenn die Stärkekörner nur einen Teil des Lumens einnehmen und nicht durch Adhäsion an dem wandständigen Protoplasma festkleben, so scheinen sie zerstreut durch die Zellhöhlen vorzukommen. Eine solche Lage ist indes nur möglich, wenn sie von festen Substanzen in ihrer freien Lage erhalten werden. Enthält das Lumen nur wässrige Zellflüssigkeit, so müssen sie vermöge ihres großen spezifischen Gewichtes auf der unteren Fläche der Zelle sich ansammeln.“ Allerdings redet Nägeli hier nicht von der Stärkescheide, letztere scheint ihm noch nicht als einheitliche Schicht aufgefallen zu sein.

Diese Nemeč-Haberlandt'sche Statolithen-Theorie hat die Diskussion über die physiologische Funktion der Stärkescheide wieder eröffnet und eine umfangreiche Literatur veranlaßt. Es sind viele Einwände und zwar zum Teil schwerwiegende gegen sie erhoben worden, die vollständig zu entkräften die Begründer der Theorie nicht immer in der Lage gewesen sind. Ohne im einzelnen auf die Experimente, die zur Stütze der Statolithen-Theorie angestellt wurden, einzugehen — da sie bezüglich ihrer Beweiskraft schon häufig diskutiert worden sind — möchte ich hier nur folgendes bemerken.

Wenn wirklich die Perception des Schwerkraftreizes die primäre Funktion der Stärkescheide sein sollte, dann brauchte sie nicht die Ausdehnung zu besitzen, die sie in Wirklichkeit hat, weder auf dem Längsschnitt noch auf dem Querschnitt. Die große Längenausdehnung wäre überflüssig, da die geotropische Krümmung bekanntlich nur in der noch wachstumfähigen Zone stattfindet; ebenso die Ausdehnung auf dem Querschnitt, ich denke hier besonders an jene Gewächse, bei denen auf dem Querschnitt eine Gesamtstärkescheide mit Einzelscheiden kombiniert vorkommt, und ferner an solche, die eine mehrschichtige Stärkescheide haben (Filamente der geotropisch krümmungsfähigen Staubblätter mancher Pflanzen). Es wäre das eine Materialverschwendung, die wir der Pflanze nicht zutrauen.

In seiner Physiologischen Pflanzen-Anatomie (III. Aufl.) sagt Haberlandt p. 532: „Die Stärkescheide tritt in typischer Ausbildung,

<sup>1)</sup> Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XVIII. 1900.)

<sup>2)</sup> Die Stärkekörner. 1858. p. 396.

das heißt mit normalem Stärkegehalt nur in den in Längenwachstum begriffenen, geotropisch reizbaren und krümmungsfähigen Stengelteilen auf. In vollständig ausgewachsenen, geotropisch nicht mehr krümmungsfähigen Stengelzonen ist die Stärkescheide in der Regel entleert, die Stärkekörner sind aufgelöst und zur Ausbildung der Nachbargewebe verwendet worden.“ Das trifft durchaus nicht immer zu; bei *Impatiens glanduligera* z. B. findet man noch in sehr alten Stengelteilen, und zwar in den Internodien (die geotropische Krümmung erfolgt bekanntlich in den Knoten) eine wohl ausgebildete Stärkescheide mit normalem Stärkegehalt, und die Stärkekörner folgen auch noch exakt dem Zug der Schwerkraft. Dieselbe Tatsache läßt sich an den Internodien von *Tradescantia virginica*, an dem Blütenschaft von *Borago officinalis* und an anderen nicht mehr krümmungsfähigen Stengelorganen verschiedener Pflanzen konstatieren. Allerdings ist schon darauf aufmerksam gemacht worden, daß das Protoplasma seine Reizbarkeit verloren haben könnte; es wäre also die Statocyste einer wesentlichen Eigenschaft beraubt, infolgedessen nicht mehr perceptionsfähig.

Haberlandt hat versucht, seine Theorie auf sicherer experimenteller Basis aufzubauen; er untersuchte zu diesem Zweck *Tradescantia virginica* genauer und fand, daß die Stärkekörner der Scheide bedeutend größer sind als diejenigen der Rinde und des Markes, und daß sie exakt dem Zug der Schwerkraft folgen, während sie in den Markzellen regellos im Zelllumen verteilt sind. Durch seine Figur 234 in der Physiologischen Pflanzen-Anatomie (III. Aufl.) stellt Haberlandt aber nur den ersten Zellenzug von der Stärkescheide nach innen zu dar; vervollständigt man diese Figur, so findet man die merkwürdige Tatsache, daß weiter nach dem Zentrum zu die Stärkekörner wieder größer werden, daß sie ebenfalls den jeweilig physikalisch unteren Zellwänden anliegen und dem Zug der Schwerkraft schnell folgen. In seiner ersten Arbeit „Über die Perception des geotropischen Reizes“<sup>1)</sup> nimmt Haberlandt auf diese Verhältnisse Rücksicht, scheint ihnen aber nur wenig Bedeutung beizumessen. Ich habe deshalb als Ergänzung zu obengenannter Figur einen medianen Längsschnitt, und zwar aus dem Mark von *Tradescantia virginica* gezeichnet (Fig. 1); man sieht zu beiden Seiten des schraffierten Gefäßbündels Stärkezellen, deren Körner dem Zug der Schwerkraft (die in der Pfeilrichtung gewirkt hat) gefolgt sind; diese markständigen Stärkezellen sind zwar etwas reichlicher mit Körnern gefüllt, letztere stehen jedoch an Größe denen der Stärkescheide nicht nach.

Was die Wurzelhaube als Statolithenorgan betrifft, so möchte ich nur kurz bemerken, daß die Empfindlichkeit der Wurzelspitze nicht auf die Haube beschränkt ist, wie die Untersuchungen Czapeks und Newcombes ergeben haben; nach letzterem ist die reizempfindliche Zone bei Wurzeln von *Vicia Faba* und *Cucurbita pepo* über 4 mm lang, während doch die Haube bei *Vicia Faba* z. B. nur 0,5—0,7 mm Länge umfaßt.

<sup>1)</sup> Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900. p. 264 u. 270.

Zur endgültigen Entscheidung über den Wert der Statolithen-Theorie ist es notwendig, wie dies schon in der Diskussion hervorgehoben worden ist, eine Methode zu ersinnen, mittels deren es gelingt, die Stärkescheide zur Abgabe ihres Inhaltes zu zwingen, ohne dabei die Pflanze gar zu empfindlich zu schädigen durch Resektion oder Aushungern. Diese Möglichkeit, die lange Zeit ausgeschlossen schien, hat uns jetzt M. Fluri<sup>1)</sup> gegeben. Fluri hat nämlich gefunden, daß gewisse Aluminiumsalze (Al-sulfat, -nitrat, -bichromat, -chlorid), sowie Yttriumnitrat und Lanthannitrat

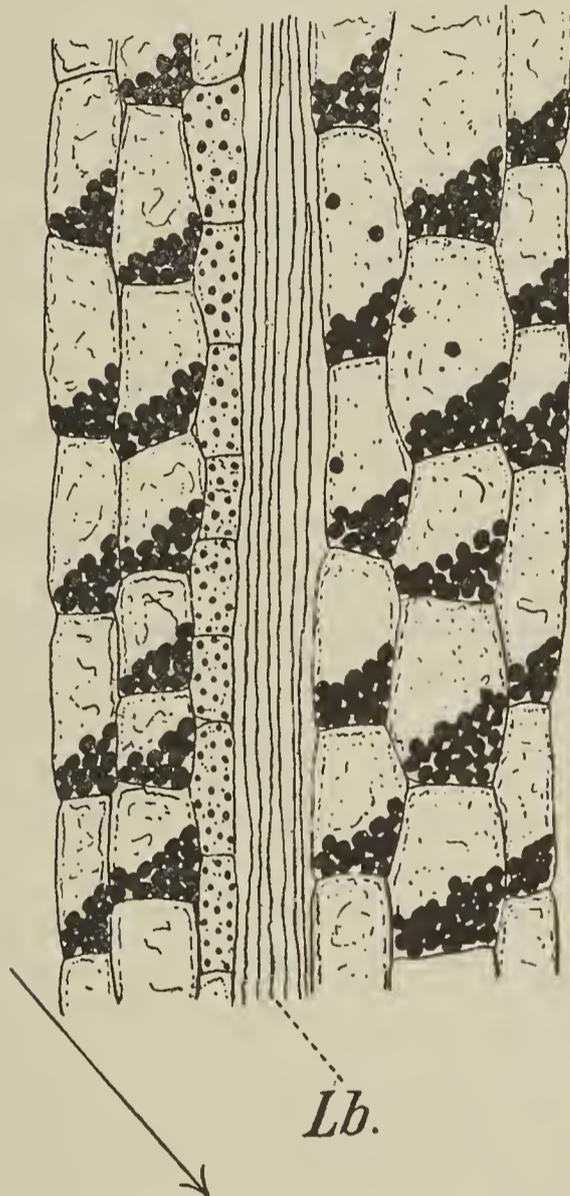


Fig. 1. *Tradescantia virginica*, medianer Längsschnitt aus dem Mark.  
Pfeil = Schwerkraftrichtung. Lb. = markständiges Leitbündel.

in geringen Konzentrationen niedere Pflanzen zur Entleerung ihres Stärkegehaltes veranlassen. Er experimentierte mit *Spirogyra*, *Elodea canadensis* und *Lemna trisulca*; wenn er Spirogyrafäden im Winter bei diffusem Licht in 0,01% ige Aluminiumsulfatlösung brachte, trat binnen kurzer Zeit (3 Tagen) ein vollständiges Verschwinden oder doch eine sehr deutliche Abnahme der Stärke ein. Im Sommer bei höherer Temperatur genügten noch geringere Konzentrationen, nämlich 0,005%. Bei den Entstärkungsversuchen mit *Lemna* wurden dieselben Konzentrationen wie bei *Spirogyra* ver-

<sup>1)</sup> Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. 1908. Bd. 99. p. 81 ff.)

wendet, für *Elodea* hingegen waren stärkere Lösungen notwendig. Als Ursachen der Entstärkung kommen nach Fluris Ansicht folgende beiden Faktoren in Betracht: 1) Erhöhung der Wirksamkeit der Diastase — eine solche kann nach Efrants Untersuchungen durch Aluminiumsalze hervorgerufen werden — und 2) die durch das Aluminium verursachte Permeabilität des Protoplasmas.

Fluri ist geneigt, den zweiten Faktor als die hauptsächlichste und wahrscheinlichste Ursache anzusehen; er nimmt an, daß der bei der Assimilation — diese wird unter dem Einfluß der Aluminiumsalze wohl etwas beschränkt, aber nicht sistiert — gebildete Zucker infolge der entstandenen Permeabilität aus den Zellen ausgewaschen und durch das umgebende Wasser weggespült wird, so daß es gar nicht mehr zur Ablagerung von Stärke kommt; die bereits gebildete Stärke aber soll infolge der raschen Ableitung des Zuckers schneller und vollständiger gelöst werden.

Ein dritter Faktor, der bei der Entstärkung eine Rolle spielen könnte, ist nach Kniep<sup>1)</sup> in einer möglichen Steigerung der Atmungsintensität zu erblicken, da, wie schon lange bekannt, viele Metallsalze, z. B. Al-sulfat, in schwachen Konzentrationen anreizend auf die Atmung wirken.

Ist somit die Entstärkung in ihren Ursachen durchaus noch nicht erklärt, so steht doch die Tatsache der Entstärkung als solche fest und es liegt nahe, die Flurische Methode auch bei höheren Pflanzen anzuwenden, um durch sie eventuell die Stärkescheide zu veranlassen, ihren sonst so zäh festgehaltenen Inhalt freizugeben. Allerdings liegen hier die Verhältnisse ganz anders als bei den Objekten, mit denen Fluri experimentierte, denn der Zucker kann nicht durch Wasser aufgenommen werden, er kann im Gegenteil, wenn er die nötige Konzentration erreicht, die Wirksamkeit der Aluminiumsalze annullieren, da er antagonistisch gegen sie wirkt.<sup>2)</sup> Der Zucker muß also irgendwie entfernt werden; um seine Ableitung zu ermöglichen, kann man folgendermaßen verfahren: Man kultiviert die Versuchsobjekte dunkel oder in CO<sub>2</sub>-freier Atmosphäre, bis das ganze Reservematerial aus Mark- und Rindenparenchym verschwunden ist — gut tut man, den verwendeten Keimlingen das Nährgewebe wegzuschneiden —, also bis die Nahrung sehr knapp wird; gewöhnlich ist dann nur noch in den Zellen der Stärkescheide Stärke vorhanden; nun stellt man die abgeschnittenen Keimlinge mit frischer Schnittfläche in die Aluminiumsalzlösung, beläßt sie natürlich im Dunkeln. Der jetzt aus den Stärkezellen austretende Zucker wird von den Zellen des Nachbargewebes sofort aufgenommen, da dieselben vollkommen von Nährstoffen entblößt sind.

Einige solche Versuche habe ich angestellt mit Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba maior*; diese Versuche zeigten mir tatsächlich, daß in den Aluminiumlösungen die Ent-

<sup>1)</sup> Referat über die Flurische Arbeit. (Zeitschrift f. Botanik. 1909. Jahrg. 1. Heft 3.)

<sup>2)</sup> Fluri, p. 96 ff.

leerung der Stärkescheide schneller fortschreitet als in Leitungswasser, wie man aus folgenden Tabellen ersieht:

Tabelle I.

	ausgesät am	stkfr. <sup>1)</sup> außer Stärkescheide	in 0,02%iges $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ gest. am	fast vollk. stärkefrei
<i>Vicia Faba</i>	23. XI. 08	7. XII. 08	7. XII. 08	15. XII. 08
<i>Phas. mult.</i>	23. XI. 08	9. XII. 08	9. XII. 08	18. XII. 08

Tabelle II.

	ausgesät am	stkfr. außer Stärkescheide	in Leitungswasser gest.	fast vollk. stärkefrei
<i>Vicia Faba</i>	23. 11. 08	7. XII. 08	7. XII. 08	22. XII. 08
<i>Phas. multifl.</i>	23. 11. 08	9. XII. 08	9. XII. 08	28. XII. 08

In einer anderen Versuchsreihe wurden die Keimlinge nicht abgeschnitten, sondern in Knopscher<sup>2)</sup> Nährlösung bei Lichtabschluß kultiviert, der ein gewisser Prozentsatz Aluminiumsalz zugesetzt war. Zu diesen Versuchen verwendete ich *Ricinus communis* und *Vicia Faba*; auf 225 ccm Nährlösung setzte ich 100 ccm 0,25%iges Aluminiumnitrat zu. Wieder beobachtete ich eine schnellere Entleerung der Stärkescheide — auch bei diesen Versuchen ist das Nährgewebe entfernt worden — als in den Parallelkulturen ohne Aluminiumzusatz; außerdem zeigten die mit Aluminium behandelten Keimlinge ein gesteigertes Wachstum. Die Wachstumssteigerung ist natürlich nur zu Beginn des Versuches zu beobachten, nach und nach kommen die Exemplare, die in reiner Nährlösung stehen, denen an Größe gleich, die einen Zusatz von Aluminium erhalten haben, da ja beiden dieselbe Menge Reservematerial zur Verfügung steht.

Auf diese Weise wird es vielleicht gelingen, Keimlinge zu züchten, die vollständig frei von Stärke, aber trotzdem nicht dem Hungertode nahe sind. An solchen Objekten läßt sich dann die Statolithentheorie erproben, vorausgesetzt, daß durch das Aluminium nicht auch die reizempfindlichen Strukturen des Protoplasmas zerstört werden.

### Formen, Anatomie und Verbreitung der Stärkescheide.

Ich gebe in diesem Kapitel eine ausführliche Zusammenstellung der von mir untersuchten Pflanzen, trotzdem in der Literatur schon

<sup>1)</sup> Stkfr. = stärkefrei.

<sup>2)</sup> Auf 1 Liter aqua dest. 1 g  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ; 0,25 g  $\text{MgSO}_4$ ; 0,25 g  $\text{KCl}$ ; 0,25 g  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  + einige Tropfen  $\text{FeCl}_3$ .

diesbezügliche Angaben zu finden sind. Eine Zusammenstellung meines Materials schien mir deshalb nicht überflüssig, weil die allgemeine Verbreitung der Stärkescheide doch noch oft bestritten wird; bestritten aber wird die allgemeine Verbreitung deshalb, weil die fragliche Zellschicht häufig anatomisch nicht streng charakterisiert ist, sie erscheint nämlich zuweilen einschichtig, zuweilen aber auch mehrschichtig. Für meine Auffassung von der Bedeutung der Stärkescheide ist es, wie ich hier im voraus bemerke, gleichgültig, ob sie in anatomischer Hinsicht vom Nachbargewebe so scharf unterschieden ist oder nicht.

Im ausgewachsenen Stengel und Blattstiel tritt uns die Stärkescheide in zwei Hauptformen entgegen, nämlich als geschlossene und unterbrochene Scheide. Der Typus der geschlossenen Stärkescheide zerfällt seinerseits wieder in die geschlossene Gesamtscheide und die geschlossene Einzelscheide.

Die geschlossene Gesamtscheide findet sich in den Stengelorganen der überwiegenden Mehrzahl von Pflanzen, die überhaupt eine Stärkescheide ausbilden; ich führe folgende Beispiele an:

Monokotylen: *Alisma natans*; *Funkia Sieboldiana* und *ovata*, *Polygonatum multiflorum*, *Hyacinthus candicans*; *Gymnadenia conopea*.

Dikotylen: *Rheum undulatum*, *Rumex scutatus*, *Polygonum Fagopyrum*; *Amarantus blitum*, *Chenopodium bonus Henricus*, *Spinacia oleracea*; *Allionia nyctagynae*; *Ranunculus lanuginosus*; *Thlaspi arvense*, *Lunaria rediviva*; *Saxifraga peltata*, *Tellima grandiflora*, *Tiarella cordifolia*; *Tropaeolum majus*; *Linum flavum* u. *usitatissimum*; *Ricinus communis* (auch Blattstiel); *Impatiens glanduligera*, *amphorata* und *Sultani*; *Kitaibelia vitifolia*, *Sida dioica*; *Gaura biennis*; *Aralia hispida*; *Anchusa italica*, *Borago officinalis*; *Lophanthus chinensis*, *Mentha silvestris*, *Phlomis tuberosa*; *Datura Tatula*, *Physalis peruviana*; *Scrophularia nodosa*; *Rubia tinctorum*; *Cucurbita pepo*; *Alfredia cernua*, *Calendula officinalis*, *Carduus crispus*, *Centaureidium Drummondii*, *Helianthus salicifolius*, *Sylphium perfoliatum*.

Die geschlossene Einzelscheide findet sich meist in den Blattstielen, z. B. *Brassica oleracea*, *Cochlearia armoracia*, *Crambe cordifolia*; *Inula Helenium*, *Telekia speciosissima*.

Es gibt aber auch Pflanzen, in denen die geschlossene Gesamtscheide mit der geschlossenen Einzelscheide kombiniert auftritt, z. B. *Cirsium oleraceum* (Blütenschaft); *Vicia Faba* (Blütenschaft), *Pisum sativum*, *Lens esculenta*; *Dipteracanthus strictus* (Blattstiel) und solche, bei denen sich innere und äußere Gesamtscheide vereinigt haben, z. B. in den Knoten von *Geranium pratense* (Scheide mehrschichtig) und bei gewissen Equiseten mit doppelter geschlossener Schutzscheide, denn die Zellen der letzteren enthalten nach Pfitzer<sup>1)</sup> sehr häufig Stärke.

Die unterbrochene Stärkescheide kommt vor als sogenannte Stärkesichel oder besser Stärkekappe und als Stärkeleiste. Die

<sup>1)</sup> Pringsh. Jahrb. Bd. VI.

Stärkekappe legt sich gewöhnlich an den Bastteil der Gefäßbündel, so z. B. bei *Rumex Patientia*; *Corydalis nobilis* (Blütenschaft); *Begonia Rajah* und *imperialis* (Blütenschaft); *Anthriscus silvestris*, *Dorema ammoniacum*, *Heracleum villosum*, *Xanthogalum purpurascens*; *Menyanthes trifoliata* (Blütenschaft); die Stärkekappe kann aber auch auf der Innenseite der Gefäßbündel lokalisiert sein, z. B. in den Knoten von *Sorghum halepense*, *Melica altissima* und überhaupt bei den meisten Gräsern; endlich finden sich auch beiderseitige Stärkekappen, z. B. bei *Centaurea pulchella*.<sup>1)</sup>

Die Stärkeleisten verlaufen als schmale, einschichtige, radialgestellte Bänder beiderseits an den Flanken der Gefäßbündel, z. B. bei *Canna iridiflora*; *Ranunculus acer*; *Fumaria officinalis*.

Schließlich trifft man noch den Fall, daß der zentrale Leitbündelkomplex von einer Stärkekappe auf der Bastseite begleitet ist und die rindenständigen Gefäßbündel eine geschlossene Einzel-scheide besitzen, z. B. *Verbascum Thapsus* (Blattstiel).

Die geschlossene Gesamtscheide findet sich meist bei Pflanzen, die relativ schmale Markstrahlen haben; es gibt aber eine ganze Menge Ausnahmen, nämlich Gewächse, die bei sehr breiten Markstrahlen dennoch eine geschlossene Gesamtscheide aufweisen, z. B. *Impatiens glanduligera* und *Sultani*; *Borago officinalis*; *Cucurbita pepo*; *Spinacia oleracea* u. a. m.

In typischer Ausbildung treffen wir die Stärkescheide als einschichtige Zelllage, jedoch finden wir auch zwei- und mehrschichtige, wie dies schon erwähnt wurde; vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, sind, wie wir sehen werden, ein- und mehrschichtige Stärkescheiden aber vollkommen gleichwertig, dies sei H. Müller gegenüber hervorgehoben.

In Bezug auf die anatomischen Merkmale der Zellen der Stärkescheide muß ich auf die Arbeiten von Sachs, De Vries und Heine verweisen; Sachs<sup>2)</sup> sagt: „Immer sind sie (die Zellen der Stärkescheide) kleiner als die des angrenzenden Rindenparenchyms;“ das ist nur bis zu einem gewissen Grade richtig; denn man findet ziemlich häufig Pflanzen, bei denen auf dem Querschnitt die Zellen der Stärkescheide durchaus nicht kleiner sind als die des angrenzenden Rindenparenchyms, z. B. bei *Gaura biennis*, *Polygonum Fagopyrum*, *Lactuca scariola*, *Euphorbia Lathyris*, *Cucurbita pepo* u. a. m. Man kann am nicht mit Jod behandelten Präparat bei diesen Pflanzen die Stärkescheide nicht ohne weiteres erkennen, da sich ihre Zellen durch nichts von denen des Rindenparenchyms unterscheiden, es sei denn durch den intercellularlosen Anschluß an das Gewebe des Zentralzylinders. Aber auch letzteres Charakteristikum ist nicht durchgreifend; es machen z. B. *Dipteracanthus strictus* und *Helianthus salicifolius* Ausnahmen, denn bei beiden finden sich kleine Interzellularen zwischen den Zellen der

<sup>1)</sup> Wo keine Anmerkung in Klammern beigelegt, ist in diesem Abschnitt immer der Blattstiel gemeint.

<sup>2)</sup> Über die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhäute liefern. (Pringsh. Jahrb. Bd. III. p. 196.)

Stärkescheide und denen des Zentralzylinders. Strasburger<sup>1)</sup> gibt dasselbe für *Aristolochia Siphon* an. Bei dieser sollen in ganz jugendlichen Stadien die Zellen der Stärkescheide sogar untereinander Interzellularen bilden.

Endlich gibt es auch Pflanzen, bei denen auf dem Querschnitt die Zellen der Stärkescheide größer sind als die des Rindenparenchyms, z. B. *Allionia nyctagynae*, *Tellima grandiflora* u. a. m.

Häufig hebt sich die Stärkescheide vom Rindenparenchym außer durch ihren regelmäßigen Bau sehr deutlich durch ihre Armut an Chlorophyllkörnern ab, welche letztere in den Zellen des Rindenparenchyms sehr reichlich vorhanden sind. *Mentha silvestris*, *Tropaeolum majus* und besonders *Thymus serpyllum* und *Lactuca scariola* lassen dieses Kennzeichen deutlich hervortreten.

Sachs<sup>2)</sup> identifizierte bekanntlich die Stärkescheide mit der Endodermis; trotz der gegenteiligen Angaben De Barys<sup>3)</sup> (dieser spricht allerdings auch von einer „Annäherung zwischen Stärkescheide und Endodermis“) und Heines hielt er an seiner Auffassung fest, denn in seinen „Gesammelten Abhandlungen“ gibt er 1892 dem Kapitel „Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen“ folgenden Zusatz: „Es ist kaum nötig zu sagen, daß die von mir vor 30 Jahren als stärkeführende Schicht bezeichnete Zelllage der jetzigen Endodermis entspricht.“ In derselben Abhandlung redet er von einer Varietät der Zellhäute der Stärkescheide gegenüber den Zellhäuten des Rindenparenchyms. Die Zellhäute der Stärkescheide sollen der Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure noch lange widerstehen, wenn die Zellhäute der Rindenzellen bereits gelöst sind; dieses letztere Verhalten habe ich nicht konstatieren können, denn in weitaus den meisten Fällen bestehen die Zellwände der Stärkescheide aus Zellulose, werden also von konzentrierter H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> gelöst. De Bary und Heine vermissen bei den Stärkescheidezellen die Zellwandverdickungen, wie sie für die Wurzel-Endodermis so charakteristisch sind; H. Müller<sup>4)</sup>, der ebenfalls auf die Frage nach der Verwandtschaft von Stärkescheide und Endodermis zu sprechen kommt, konnte nicht zu einem endgültigen Resultat gelangen.

Wenn man unter dem Begriff „Endodermis“ nur die innerste Zelllage der Rinde versteht ohne irgend welche charakteristische Wandstruktur, dann hat die Sachssche Auffassung für Pflanzen mit einer typischen, geschlossenen, einschichtigen Stärkescheide — an diese hat Sachs wohl auch nur gedacht — Berechtigung. Hält man jedoch an der ursprünglichen Definition der Endodermis fest, dann sind beide Zellschichten für die größte Mehrzahl der Pflanzen nicht zu identifizieren, infolge des Mangels an Wandverdickungen bei den Stärkescheidezellen; beim Übergang der Wurzel

1) Die Leitungsbahnen der Pflanzen. 1891. p. 264.

2) Physiologische Untersuchungen üb. d. Keimung d. Schminkbohne. 1859.

3) Vgl. Anat. p. 431.

4) Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Bot. Ztg. 1906. Heft II. p. 74 ff.)

in den Stengel — der stets innerhalb des hypokotylen Gliedes sich vollzieht — verliert die echte Endodermis ihre charakteristischen Merkmale.

Es gibt in den oberirdischen Stengelorganen nur sehr wenig Stärkescheiden, die gleichzeitig als echte Endodermis ausgebildet sind; mir sind im Laufe meiner Untersuchungen nur zwei solche Fälle begegnet, nämlich *Helianthus salicifolius* und eine *Chrysanthemum species*. Ein Blütenschaft der erstgenannten Pflanze, der zur Demonstration des Verhaltens des Inhaltes der Stärkescheide während der Sklerenchymentwicklung im Juli gesammelt und in Alkohol konserviert worden war, zeigte bei der Untersuchung auf dem Querschnitt einen braunen, über die Zellen der Stärkescheide hinwegziehenden Streifen. Bei dem Versuch, die Natur dieses Streifens aufzuklären, stellte sich heraus, daß die radialen Längswände der Stärkescheidezellen partiell verdickt sind; diese Verdickung erscheint als ein dunkler Punkt auf den radialen Wänden. Zwischen den Verdickungsstellen ist, parallel den Tangentialwänden, ein Protoplasmaschlauch ausgespannt; bei der eingetretenen Plasmolyse ist nämlich das Plasma an den genannten dunklen Punkten haften geblieben, wodurch der auffällige braune Streifen zustande gekommen ist. Bei Behandlung des Schnittes mit Phloroglucin-Salzsäure tritt Rötung des Punktes ein, mit Methylgrün färbt er sich grün; läßt man konzentrierte Schwefelsäure auf das Präparat einwirken, bleiben die Punkte erhalten, während das angrenzende Gewebe schnell aufgelöst wird. Aus diesen Reaktionen geht hervor, daß wir wahrscheinlich eine Partialverkorkung der radialen Längswände vor uns haben. Das Präparat gewährt also dasselbe Bild, wie es Pfitzer<sup>1)</sup> für die Schutzscheide der Equiseten gibt.

Nach L. Peters<sup>2)</sup> zeigt *Helianthus annuus* dieselben Verhältnisse; auch bei *Lactuca scariola* und *Alfredia cernua* habe ich eine Auszeichnung der Zellwände der Stärkescheide konstatieren können; bei ihnen tritt nämlich eine Verholzung ein, ein Prozeß, den die Zellen des Rindenparenchyms derselben Stengelregion nicht erleiden.

Wenn die typische, geschlossene, einschichtige Gesamtstärkescheide zuweilen als Gesamtendodermis ausgebildet sein kann, so findet man auch die einschichtige Einzelstärkescheide manchmal als Einzelendodermis charakterisiert, aber sehr selten. Ich habe nur einen Fall kennen gelernt, nämlich *Menyanthes trifoliata*. Im Blütenschaft dieser Wasserpflanze sind die Gefäßbündel im Kreis angeordnet, zwischen sich ziemlich breiten Markstrahlen Raum gewährend; jedes Bündel besitzt eine äußere Stärkekappe, deren Zellen auf dem Querschnitt die bekannten Casparyschen Punkte zeigen, da ihre Längswände partiell verkorkt sind. Die so charakterisierte Zelllage umschließt aber nicht das ganze Gefäßbündel,

<sup>1)</sup> Pringsh. Jahrb. Bd. VI.

<sup>2)</sup> Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Hel. annuus* u. *Polygonum cuspidatum*. Diss. Rostock 1897.

wie De Bary<sup>1)</sup> angibt, sondern reicht nur soweit wie die Stärkekappe. (S. Fig. 2.)

Was die Verbreitung der Stärkescheide anbetrifft, so gibt es nur relativ wenig höhere Pflanzen, die keine solche mehr oder minder scharf charakterisierte Zellschicht aufweisen; nach A. Nestler<sup>2)</sup> fehlt sie den Blattstielen fast aller Formen der Gattung *Helleborus*; nur *Helleborus niger* (var. *altifolius* und *minor*) und die subsp. *Helleborus macranthus* besitzen eine Stärkekappe. Bereits J. C. Schoute<sup>3)</sup> und Haberlandt<sup>4)</sup> treten den Angaben H. Fischers<sup>5)</sup> entgegen, der unter 100 untersuchten Pflanzen nur 12 mit einer

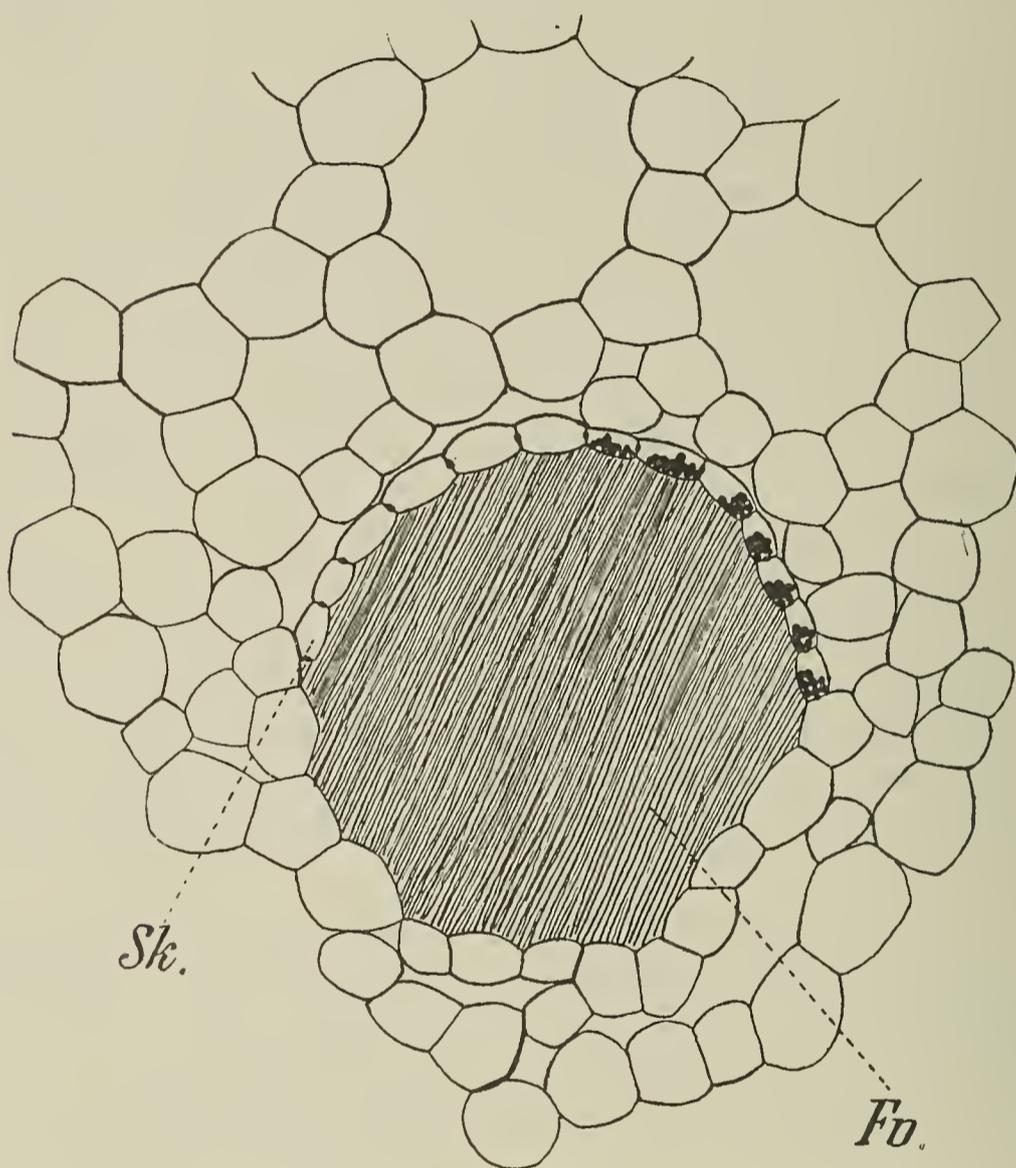


Fig. 2. *Menyanthes trifoliata*. Stengelquerschnitt; Stärkekappe Casparysche Punkte zeigend.

Sk. = Stärkekappe. Fv. = Fibrovascularstrang.

gut ausgebildeten einschichtigen Stärkescheide ausgestattet findet, während die übrigen 88 keine solche Schicht haben sollen. Haberlandt führt 17 Pflanzen an, die bei Fischer als keine Stärkescheide enthaltend bezeichnet sind, aber nach seinen Befunden doch eine besitzen; Haberlandt nimmt an, daß Fischer zu alte

<sup>1)</sup> Vergl. Anat. p. 129.

<sup>2)</sup> Der anatomische Bau der Laubblätter der Helleboreen. (Nova Acta d. Kaiserl. Leop.-Carol. deutsch. Acad. d. Naturf. Bd. 61.)

<sup>3)</sup> Stelär-Theorie. 1903.

<sup>4)</sup> Zur Statolithen-Theorie d. Geotropismus. (Pringsh. Jahrb. Bd. 38.)

<sup>5)</sup> Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Pringsh. Jahrb. Bd. 35.)

Stengelteile untersucht hat, die ihre Stärkescheide schon entleert haben; diese Erklärung reicht aber nicht vollkommen hin, denn einige Pflanzen, die ich einer Nachprüfung unterzogen habe, entleeren ihre Stärkescheide relativ spät, so z. B. *Lactuca scariola* und *Helianthus tuberosus*; bei letzterer umfaßt die Stärkescheide eine Region von 30 cm Länge und darüber, vom Hauptvegetationspunkte nach abwärts gerechnet. Ich führe neben den beiden schon genannten noch folgende Pflanzen an, die nach meinen Untersuchungen eine Stärkescheide aufweisen, von Fischer aber als stärkescheidenfrei hingestellt sind: *Brunella grandiflora*, *Thymus serpyllum*; *Centaurea nigra* und *cyaneus*, *Solidago virga aurea*, *Cichorium intybus*; *Anagallis arvensis*, *Scabiosa columbaria*; *Astrantia maior*; *Phlox Drummondii*; *Ligustrum vulgare*. Das ganze Material nachzuprüfen, war mir leider nicht möglich, ich glaube aber sicher, daß von den 88 Gewächsen, die nach Fischer keine Stärkescheide haben sollen, nicht sehr viele übrig bleiben, die wirklich einer solchen entbehren.

### Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Formen der Stärkescheide.

Wollen wir die Bedeutung der Stärkescheide für das Leben der Pflanze richtig verstehen und würdigen, dann dürfen wir nicht allein das fertige Gebilde studieren, sondern wir müssen auch seine Entwicklungsgeschichte berücksichtigen. Das Resultat der vergleichenden Untersuchungen der ausgebildeten und der sich entwickelnden Formen antizipierend, kann ich folgenden Satz aussprechen: „Die Formen des zweiten Typus (unterbrochene Stärkescheide) sind von den Formen des ersten Typus (geschlossene Stärkescheide) abzuleiten.“ Die Richtigkeit dieses Satzes wollen wir durch eine ganze Reihe von Beispielen beweisen.

Bei den Gräsern wird die später mehrschichtige Stärkekappe als ein geschlossener, einschichtiger Ring um die peripherischen Gefäßbündel herum (jedes einzelne Bündel besitzt einen solchen Ring) angelegt. Sehr frühzeitig tritt eine umfangreiche Sklerenchymentwicklung auf der Außenseite der Leitbündel ein, durch welchen Prozeß der Grasknoten jene erstaunliche Festigkeit und Widerstandsfähigkeit erlangt, die ihn auszeichnet und welche die Leitungsbahnen fast vollkommen sicher vor jeder mechanischen Verwundung bewahrt; infolge dieser Entwicklung bleibt nur eine Stärkekappe auf der Innenseite der Gefäßbündel erhalten. Diese Tatsache habe ich konstatieren können bei *Sorghum halepense*, *Zea Mais*, *Panicum miliaceum* und *Melica altissima*.

Bei *Canna iridiflora*, die im ausgewachsenen Stengel auf jeder Seite der Gefäßbündel einen Stärkeleisten besitzt, ist die Entwicklung die gleiche; denn machen wir durch einen jugendlichen Knoten dieser Pflanze einen Querschnitt, so tritt uns um jedes Gefäßbündel herum ein geschlossener Stärkering entgegen, dessen Inhalt ebenfalls bei der frühzeitigen Entwicklung des Festigungsgewebes fast ganz entleert wird, es bleiben nur die genannten

Leisten an den Flanken der Gefäßbündel aus zwei bis drei Zellen bestehend übrig; ähnlich bei *Ranunculus acer*. Nach Haberlandt<sup>1)</sup> sieht man auf dem Querschnitt 2—3 Stärkezellen, häufig auch nur eine auf beiden Seiten des Gefäßbündels; ein Blick auf einen Querschnitt durch einen jugendlichen Blattstiel zeigt uns wiederum eine geschlossene Einzelscheide. *Fumaria officinalis* enthält in jugendlichen Stadien Stärkekappen, die das Gefäßbündel bis zu Dreiviertel umfassen, im Alter finden wir Stärkeleisten an den Flanken der Gefäßbündel.

Bei *Allium cepa* findet man in 2—3 cm langen Blättern auf der Phloemseite der Gefäßbündel eine Stärkekappe; bei der Keimung jedoch bildet Sachs<sup>2)</sup> alle Zellen um das Gefäßbündel herum als stärkeenthaltend ab.

Die Zuckerrübe hat in der Jugend nach De Vries<sup>3)</sup> eine Gesamtstärkekappe, die dem Bastteil der Gefäßbündel anliegt und auch die breiten Markstrahlen überbrückt; später weisen die einzelnen Gefäßbündel meist eine eigene gesonderte Stärkekappe auf.

Endlich will ich noch *Papaver orientale* erwähnen; nach Haberlandt<sup>4)</sup> hat diese Pflanze keine Stärkescheide, sondern nur in den Zellen des Grundparenchyms zwischen den Gefäßbündeln große leichtbewegliche Stärkekörner; nach Schröder<sup>5)</sup> weist *Papaver orientale* in der Jugend doch auch eine Stärkescheide auf, wir lesen bei ihm: „Denn es scheint mir wenigstens in den jüngeren Teilen des Blütenstieles die Anordnung der Stärkezellen um die Bündel außer Zweifel zu stehen.“

Aus allen diesen Beispielen dürfen wir wohl mit vollem Recht den an die Spitze dieses Kapitels gestellten Satz herleiten. Es tritt uns also die Tatsache entgegen, daß überall da, wo überhaupt eine Stärkescheide ausgebildet wird, diese als ein geschlossener Ring angelegt wird, der entweder das ganze Leitbündelsystem oder jedes einzelne Gefäßbündel umgibt. Es muß sich uns mithin die Annahme aufdrängen, daß beide Gewebe in einer Beziehung zueinander stehen; welcher Art diese Beziehung ist, soll in einem der nächsten Kapitel behandelt werden.

Als Abweichung von der eben aufgestellten Regel (jede Stärkescheide wird als Einzel- oder Gesamtring angelegt) möchte ich den oben angeführten Beispielen die Entwicklungsgeschichte der Stärkescheide von *Helianthus annuus* anreihen, die ich L. Peters<sup>6)</sup> entnehme. Letzterer schreibt p. 38: „Vor den großen Bündeln ist die Stärkescheide sehr deutlich, vor den mittelgroßen sind die Körner kleiner und in geringer Menge vorhanden, vor vielen kleinen Bündeln und vor den späteren Rindenstrahlen fehlt sie noch ganz“ (1,5 mm unter der Stammspitze); p. 40: „Die Stärkescheide ist

<sup>1)</sup> Pringsh. Jahrb. 1903. p. 454.

<sup>2)</sup> Bot. Ztg. 1863.

<sup>3)</sup> Landw. Jahrb. 1879. p. 423.

<sup>4)</sup> Pringsh. Jahrb. Bd. 38. p. 456.

<sup>5)</sup> Zur Statolithen-Theorie des Geotropismus. (Beih. Bot. Centrbl. Bd. 16. p. 272.)

<sup>6)</sup> Diss. Rostock 1897.

auch hier nicht gut ausgebildet, vor den kleinsten Bündeln und den Markstrahlen kann sie noch fehlen“ (3,0 mm unter der Stammspitze) und p. 42: „Die Stärkescheide ist überall gut entwickelt“ (8,0 mm unterhalb der Stammspitze). Wir hätten hier also den Fall, daß die geschlossene Gesamtscheide hervorgeht aus der unterbrochenen; wiederum aber zeigt sich uns die Tatsache, daß ihre einzelnen zusammensetzenden Teile zuerst da erscheinen, wo Gefäßbündel in der Entwicklung begriffen sind.

Da die Sachssche Auffassung von der Funktion der Stärkescheide durch Heine endgültig widerlegt worden ist, und da wir nicht in der Lage sind, bei der Nemeč-Haberlandtschen Hypothese stehen zu bleiben, der Stärkescheide aber unbedingt infolge ihrer allgemeinen Verbreitung eine hervorragende physiologische Bedeutung zugeschrieben werden muß, so stehen wir mithin vor einer noch der Lösung harrenden Frage; ihre Beantwortung soll im zweiten Hauptteil dieser Abhandlung versucht werden.

## II. Teil.

### Nachweis, dass der Inhalt der Stärkescheide ein Reservematerial darstellt.

Von Heine ist behauptet worden, daß der Inhalt der Stärkescheide ein Reservematerial ist; diese Auffassung wird von manchen Forschern nicht geteilt; die Vertreter der Statolithen-Theorie des Geotropismus weisen sie selbstverständlich ab. Haberlandt<sup>1)</sup> richtet sich gegen Heine mit folgenden Worten: „Wäre die Stärkescheide ein Speichergewebe für sich entwickelnde Bastmassen, so müßte man ferner erwarten, daß die quantitative Ausbildung und der Stärkegehalt dieses Speichergewebes annähernd gleichen Schritt hielte mit der quantitativen Ausbildung des Bastes, davon ist aber keine Rede . . .“ und weiter: „Es ist ganz unmöglich, daß diese relativ so geringen Stärkemengen einer einzelnen Zelllage auch nur einen nennenswerten Bruchteil jener Baustoffe ausmachen, die zur Zellwandverdickung eines mächtigen Bastringes oder einer starken Bastsichel erforderlich sind.“ Hiergegen muß ich erwidern, daß es vollkommen unerlaubt ist, aus dem Umstande, daß die Stärkescheide nicht das ganze Material liefert für sich entwickelnde Bastmassen (was zugegeben werden muß), den Schluß zu ziehen, daß ihr Inhalt überhaupt kein Reservematerial darstellt. Reservematerial kann doch von der Pflanze auch noch zu anderen Zwecken aufgespeichert werden als zur Sklerenchymentwicklung. B. Nemeč<sup>2)</sup> wendet sich ebenfalls gegen Heine's Ansicht folgendermaßen: „Daß dem wirklich so ist (Scheidenstärke = Reservematerial), wird jedoch nicht dadurch bewiesen, daß einige sehr lockere, zeitliche Be-

<sup>1)</sup> Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. p. 263.

<sup>2)</sup> Die Stärkescheide der Cucurbitaceen. (Bul. intern. de l'Acad. des Sc. de Boh. 1904. p. 9.)

ziehungen zwischen dem Vorkommen der Stärke in den Scheidenzellen und der Ausbildung des Festigungsringes bestehen. Diese Beziehungen müssen ja nicht ursächlich und direkt sein. Es könnte ja die Statolithenstärke auch veratmet werden oder überhaupt zu anderen Zwecken benutzt werden als zur Verdickung der Zellwände.“ Zunächst muß ich betonen, daß die Beziehungen zwischen Stärkescheide und Festigungsgewebe (und Gefäßbündel, denn das Festigungsgewebe tritt meist in nächster Umgebung der Bündel auf) nicht sehr lockere, sondern im Gegenteil fast ausschließlich sehr enge sind, was sich leicht mit vielen Beispielen belegen läßt. Daß die Stärke der Scheide nicht veratmet oder überhaupt zu anderen Zwecken benutzt wird, soll in einem der nächsten Kapitel gezeigt werden. Nemeč<sup>1)</sup> schreibt in derselben Arbeit weiter: „Es scheint mir, daß es überhaupt recht unzweckmäßig wäre, wenn die Pflanze in der Stärkescheide ein Baumaterial aufspeichern würde, das sie zunächst aus ihren älteren Teilen, die mit assimilierenden, entwickelten Blättern versehen sind, in die jüngeren Teile leiten würde, wo es auf eine Zeit lang als unlösliche Substanz abgelagert wäre, um dieselbe in späteren Stadien, wo diese Teile mit Assimilaten direkt reichlich versehen sind, wieder aufzulösen. Da wäre es doch zweckmäßiger, wenn die Pflanze das Baumaterial zur Zeit des Verbrauchs direkt auch an den Ort des Verbrauches leiten würde, ohne es auf längere Zeit als feste Reservesubstanz abzulagern.“ Dieser Einwurf ist berechtigt, wenn man die Heinesche Auffassung einseitig vertritt, fällt jedoch in sich zusammen, wenn man annimmt, daß die Stärke der Scheide ein Reservematerial ist, frühzeitig abgelagert, um gegebenenfalls z. B. bei einer Verwundung Verwendung zu finden, eine Annahme, deren Berechtigung ich im nächsten Kapitel ausführlich begründen werde.

Erst vor kurzer Zeit hat S. Rywosch<sup>2)</sup> die Heinesche Auffassung verworfen, er schreibt: „Frank und Heine halten die Stärke in der Stärkescheide für eine Reservestoffansammlung zwecks Entwicklung des Sklerenchyms. Mir scheint es wenig plausibel, die Sache so ganz einfach aufzufassen. Wenn wir z. B. auf einem Querschnitt Zellen, welche reich an Stärke sind, demjenigen Teil anliegen sehen, wo die Sklerenchymbündel entstehen sollen, so müßte die Stärke, um diesen letzteren zugute zu kommen, doch erst aufgelöst und neue Stärke aus dem eingewanderten Zucker wieder in Stärke verwandelt werden, um wieder aufgelöst zu werden u. s. w. Diese vorübergehende Umbildung des Zuckers in Stärke sollte schon deshalb nicht als Reservestoff gedeutet werden, weil als solcher mit gutem Recht nur ein Stoff betrachtet werden kann, der eine bestimmte Ruheperiode vor dem Verbrauch durchmachen muß. Dieses ist aber hier durchaus nicht der Fall, denn die Stärke sammelt sich in der Scheide der im besten Wachstum begriffenen Organe. Und es handelt sich natürlich um eine mög-

<sup>1)</sup> a. a. O. p. 8.

<sup>2)</sup> Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Botan. Zeitung 1908. Heft VII. p. 128.)

lichst baldige Aufzehrung der Baustoffe.“ Rywosch übersieht, daß Heine nachgewiesen hat, daß die Körner der Stärkescheide bis zu einer bestimmten Größe heranwachsen, in diesem Zustand anscheinend ganz unverändert eine geraume Zeit verharren, um dann, in den meisten Fällen mit Eintritt der Sklerenchymentwicklung, relativ sehr schnell zu verschwinden und nicht wieder regeneriert zu werden. Es handelt sich also gar nicht um ein fortwährendes Aufgelöstwerden und um ein fortwährendes Rückgebildetwerden der Stärkekörner aus eingewandertem Zucker.

Nachdem wir im Vorstehenden kurz die Haupteinwürfe gegen die Heinesche Auffassung kritisch beleuchtet haben, wollen wir jetzt die letztere noch fester begründen. Wir brauchen zu diesem Zwecke nur das Verhalten der Scheidenstärke bei verhinderter Assimilation, also während Hungerperioden zu studieren. Ich habe Verdunkelungsversuche angestellt mit Keimlingen von *Ricinus communis*, *Vicia Faba* und *Lupinus luteus*, mit Stecklingen von *Impatiens Sultani* und *Zebrina pendula*, sowie mit den Freilandpflanzen *Lunaria rediviva* und *Anthriscus silvestris*. Sämtliche Versuche ergaben dasselbe Resultat; es trat nämlich eine Entleerung der Stärkescheide ein, jedoch erst dann, wenn die Stärke des Grundparenchyms vollständig verschwunden war; letztere wird relativ schnell aufgebraucht, z. B. bei *Ricinus communis*, *Zebrina pendula* und *Lunaria rediviva*, die alle im Grundparenchym ziemlich reichliche Mengen von Stärke aufspeichern. Nur schwer gelingt es dagegen, die Stärke aus der Scheide in der Region stärksten Wachstums vollständig zum Verschwinden zu bringen. Man könnte sagen, nach der Statolithen-Theorie muß sich die Stärke in dieser Gegend am längsten halten, weil hier die geotropische Perception und Krümmung erfolgt; so lange die Pflanze überhaupt noch reaktionsfähig ist, den geotropischen Reiz also noch perzipiert, muß mithin auch noch Stärke vorhanden sein. Kniep<sup>1)</sup> gibt für das resistente Verhalten der Scheidenstärke folgende Erklärung: „Das Wurzelsystem dieser etiolierten Pflanzen ist nur schwach entwickelt und zeigt in der Regel auch zuerst Absterbeerscheinungen; dadurch wird die Zufuhr von Nitraten, Sulfaten und Phosphaten eine ungenügende, was eine Verhinderung der Eiweißbildung zur Folge hat, und die abgelagerten Kohlehydrate können somit nicht zu dieser Synthese verwendet werden.“ Ich möchte dieser Ansicht unter einer kleinen Ergänzung beitreten; in der Gegend der Streckung wird viel Material zum Wachstum der Zellhäute gebraucht, es wird deshalb alles noch an Reservestoffen vorhandene in einem konstanten Strom nach diesem Verbrauchsort transportiert und hier sofort verwendet, während die Stärke der Scheide in dieser Region noch unangetastet bleibt, da sie gerade hier aus unten zu besprechenden Gründen am nötigsten gebraucht wird; die Möglichkeit, die Scheidenstärke unangegriffen zu lassen, ist der Pflanze dadurch gegeben, daß die Zellen der Stärkescheide befähigt sind, ihren In-

<sup>1)</sup> Über die Bedeutung des Milchsafte der Pflanzen. Diss. Jena 1904. p. 27.

halt gegen lösende Kräfte mit großer Energie festzuhalten. Die basalen Teile der Keimlinge sind also bald vollkommen entblößt von Nährstoffen und sterben infolgedessen nun sehr schnell ab.

Aber auch in der Streckungszone geht die Resorption der Stärke der Scheide nicht gleichmäßig vor sich, wie folgende Beispiele beweisen. Sechs Wochen lang verdunkelte Topfpflanzen von *Impatiens Sultani* enthielten in der Stärkescheide der Streckungsregion noch Stärke; es zeigte sich aber, daß über den Gefäßbündeln der Inhalt der Stärkescheide noch reichlicher war als über den Markstrahlen. Ebenso fand ich bei Keimlingen von *Vicia Faba*, die 18 Tage dunkel kultiviert worden waren — das Nährgewebe ist vorsichtig entfernt worden —, noch Stärke über den Gefäßbündeln in der Stärkescheide der Streckungszone, über den Markstrahlen war hingegen keine mehr vorhanden; die rindenständigen Gefäßbündel, die unter normalen Verhältnissen eine geschlossene Einzelscheide besitzen, behalten den Inhalt der Stärkescheide am längsten auf der der Epidermis zugewendeten Seite. Wir sehen also, daß die Pflanze, sobald sie gezwungen wird, ihr Reserve-material in der Stärkescheide anzugreifen, dies zuerst über den Markstrahlen tut; daraus folgt, daß die Pflanze gerade über den Gefäßbündeln der Stärke am notwendigsten bedarf.

Ich habe auch mit einigen milchsaftführenden Pflanzen Verdunkelungsversuche angestellt, und zwar habe ich das Verhalten des Inhalts der Stärkescheide studiert bei Exemplaren, die durch mehrmaliges Anzapfen ihres Milchsafts beraubt waren. Es wurden folgende Pflanzen verwendet: *Lactuca scariola*, *Euphorbia Lathyris* und *Myrsinites*. Immer zeigte sich, daß der Milchsaft relativ schnell regeneriert wurde; da die Assimilation unterdrückt war, wurde das Material zur Regeneration der im Milchsaft enthaltenen Kohlehydrate aus dem Grundparenchym und aus der Stärkescheide genommen. Zuerst wurde wieder die Stärke des Grundparenchyms angegriffen und dann diejenige des Stärkeringes, aber auch sein Vorrat wurde ziemlich schnell aufgezehrt; so war der Inhalt der Stärkescheide von *Euphorbia Lathyris* schon nach zehntägiger Verdunkelung vollständig entleert. Zur Kontrolle waren Dunkelkulturen mit nicht angezapften Exemplaren angestellt worden; bei diesen war die Stärkescheide nach zehntägiger Verdunkelung noch nicht entleert.

Es scheint dies nicht zu stimmen mit der vorigen Versuchsreihe, durch die festgestellt wurde, daß die Stärke der Scheide ein sehr resistentes Verhalten hat; es erklärt sich dies daraus, daß die milchsaftführenden Pflanzen eben durch ihren Milchsaft, der nach den Beobachtungen von Kniep auf die verschiedensten Tiere (besonders Schnecken) von abschreckendem Einfluß ist, vor den Angriffen dieser Tiere geschützt sind. Daß die Pflanze dieses Schutzmittel möglichst schnell wiederherzustellen sucht, läßt sich leicht vorstellen.

Dieselben Resultate erhält man bei der Kultur der Keimlinge in CO<sub>2</sub>-freier Atmosphäre. Samen von *Ricinus communis*, *Vicia Faba* und *Lupinus luteus* wurden in ausgeglühtem Sand in gewöhnlicher mineralischer Nährlösung (Knop) zur Keimung gebracht

und dann bei Tageslicht über konzentrierter Kalilauge kultiviert. So lange die Keimpflanzen aus ihren Reservestoffbehältern Nahrung beziehen konnten, wuchsen sie sehr schnell und hatten ein sehr gesundes Aussehen; nach dem Versiegen dieser Quelle traten binnen kurzer Zeit Absterbeerscheinungen ein. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß meist in der Streckungszone noch einige Stärkekörner in der Scheide vorhanden waren, ebenso in den Schließzellen der Spaltöffnungen. Hier kommen wir mit der Kniepschen Erklärung nicht ganz aus, denn das Wurzelsystem der Pflanzen war sehr stark entwickelt und auch reichlich Nährlösung stand den Keimlingen zur Verfügung; deshalb die oben gegebene Ergänzung.

Aus diesen Versuchen dürfen wir wohl mit Sicherheit auf die Richtigkeit der Heineschen Behauptung, daß die Scheidenstärke ein Reservematerial ist, schließen. Schröder<sup>1)</sup>, der ja Anhänger der Statolithen-Hypothese ist, vermag infolgedessen doch nicht ganz die Heinesche Auffassung über Bord zu werfen, was aus folgender Stelle seiner Arbeit hervorgeht: „So bestechlich auch dieser Gedankengang im ersten Moment erscheint, so ist doch nicht zu vergessen, daß eben die krümmungsfähigen auch die wachstumsfähigen und — in allen Fällen bei Eintritt der Reaktion — auch tatsächlich wachsenden Regionen sind; und daß somit die Annahme, es handle sich hier um Reservematerial für das normale oder infolge des Reizes eintretende Wachstum, nicht völlig von der Hand zu weisen ist.“

Hatten die eben angeführten Versuche den Zweck, das Verhalten der Stärkescheide während Hungerperioden zu demonstrieren, so sollen die folgenden, die ich hier anschließend besprechen möchte, einiges Licht werfen auf die Regeneration der Scheidenstärke. Ich vermutete nämlich, daß die Stärke hier auch zuerst regeneriert wird, wenn man vollständig ausgehungerten Pflanzen plötzlich Nahrung zuführt, sie z. B. in Zuckerlösungen stellt. Ich ließ Samen von *Phaseolus multiflorus*, *Ricinus communis*, *Vicia Faba*, *Pisum sativum* und *Lens esculenta* keimen und stellte sie unter einen Blechrezipienten; um das Stadium völliger Reservestofffreiheit möglichst schnell eintreten zu lassen, wurde vorsichtig das Nährgewebe entfernt. Nachdem die Pflänzchen vollkommen entstärkt waren, brachte ich sie mit Rohrzuckerlösungen zusammen; es wurden Konzentrationen von 2, 4, 6 und 8% verwendet. Die Keimlinge wurden abgeschnitten und mit der frischen Schnittfläche in die Lösungen gestellt, natürlich unter dem Rezipienten belassen. Das Resultat der Versuche hat mir aber keine volle Klarheit über diese Frage verschafft, denn in den basalen Teilen der Pflänzchen, die also zuerst mit den Zuckerlösungen in Berührung gekommen sind, war das ganze Parenchym schon nach 24 Stunden mit kleinen Stärkekörnern erfüllt und zwar gleichmäßig, eine Auszeichnung der Stärkescheide war nicht zu erkennen. Aber diese Teile kommen ja zur Entscheidung der gestellten Frage gar nicht in Betracht, es handelt sich einzig und allein um das Verhalten der Stärkescheidezellen

<sup>1)</sup> a. a. O. p. 275.

in den Stengelregionen, in denen sie normalerweise noch ihren Inhalt besitzen, denn nur diese werden eine stärkere osmotische Anziehungskraft als die Zellen des Nachbargewebes besitzen, eine Eigenschaft, die den älteren Stärkescheidezellen jedenfalls abgeht. Da es nun, wie schon erwähnt, sehr schwierig ist, die Stärkescheide besonders in der Streckungszone vollständig stärkefrei zu bekommen, so erklärt sich die Unsicherheit dieser Experimente. Einige andere Versuche wurden folgendermaßen angestellt: Den entstärkten Versuchsobjekten — Stengelteilen von *Ricinus communis*, *Vicia Faba* — wurde an mehreren Stellen die Epidermis abgezogen und diese Stellen mit Zuckerlösungen in Berührung gebracht — die Konzentrationen der Lösungen waren dieselben wie oben; aber auch diese Versuche konnten die Frage nicht entscheiden.

An dieser Stelle möchte ich eine kritische Bemerkung zu einer Angabe B. Franks einschalten; Frank schreibt:<sup>1)</sup> „Umhüllt man an einer im Dunkeln gewachsenen Keimpflanze von *Phaseolus* ein Stück des Stengels mit Stanniol und läßt die Pflanze dann am Licht ergrünen und weiterwachsen, so unterbleibt in dem verdunkelten Stück die Erfüllung der Stärkescheide mit Stärke“ . . . Da die Bildung von Stärke in der Stärkescheide meist nicht in Chloroplasten geschieht, sondern in Leucoplasten, also vom Licht unabhängig ist, so dürfte hier wohl ein Irrtum vorliegen.

### Verhalten der Stärkescheide bei Verwundungen.

Nachdem wir im vorigen Kapitel zu der Überzeugung gelangt sind, daß die Stärke der Scheide ein Reservematerial ist, bleibt uns nun noch übrig, aufzuklären, unter welchen Umständen sie Verwendung findet.

Heine nimmt bekanntlich an, daß die Scheidenstärke Reservematerial ist zur Ausbildung des mechanischen Gewebes; wie schon Haberlandt hervorgehoben hat, kann dies nicht ihre primäre Bestimmung sein, denn dazu ist ihre Masse zu gering.

Bei meiner Betrachtung, die ich zur Aufhellung der vorliegenden Frage anstellte, ging ich aus von der Annahme, daß die Stärke in der Scheide von der Pflanze aufgespeichert worden ist mit der Bestimmung, jugendliche höchst empfindliche Organe zu schützen, dadurch, daß sie im Falle einer schweren Verletzung wichtiger Gewebekomplexe sofort das Material liefert zur Heilung der Wunde, sei es zur Wundkorkbildung oder zur Regeneration der verletzten, aber noch lebensfähigen Zellen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es auch sehr wohl verständlich, daß die Stärkescheide die Gefäßbündel fast regelmäßig begleitet. Vor der Differenzierung der Gefäßbündelelemente, also schon bevor man zwischen Gefäßteil und Siebteil unterscheiden kann, wird bei sehr vielen Pflanzen eine Stärkescheide ausgebildet, die als geschlossener Ring die in Entwicklung begriffenen Leitbündel umgibt, z. B. bei *Vicia Faba*, *Lens esculenta*, *Pisum sativum* u. a. m.; auch beim aus-

<sup>1)</sup> Lehrbuch der Botanik. 1892. p. 603.

gewachsenen Stengel finden wir häufig um die rindenständigen Gefäßbündel noch eine geschlossene Einzelscheide z. B. bei *Helianthus salicifolius* (Blütenschaft), *Dipteracanthus strictus* (Blattstiel) u. a. m. Die Gefäßbündel als Leitungsbahnen sind eben von hoher Wichtigkeit für die Pflanze, tritt an ihnen eine Wunde auf, so muß sie besonders schnell geheilt werden, um das unterbrochene Leitsystem wiederherzustellen. Diese Lagebeziehung zwischen Leitsystem und Stärkescheide, die ja auch Sachs zu seiner Theorie der Leitung stickstofffreien Materials in ihr veranlaßte, läßt sich nur in relativ seltenen Fällen nicht konstatieren.

Es handelt sich nun darum, die eben charakterisierte Annahme experimentell zu rechtfertigen; zu diesem Zweck habe ich an vielen Pflanzen Wunden untersucht. Solche Verletzungen können entstehen durch anorganische Eingriffe in das Leben der Pflanze, oder sie können durch Organismen verursacht werden. Verletzungen der ersten Art habe ich teils künstlich an den Versuchsobjekten angebracht, nämlich durch Stich, Schnitt oder Knicken, teils habe ich Wunden untersucht, die auf natürlichem Wege durch atmosphärische Niederschläge, Hagel oder Sturm entstanden waren. Wunden der zweiten Art können entweder durch Tiere, z. B. durch Käfer und deren Larven, Blattläuse, Schmetterlingslarven und auch Schnecken, oder durch pflanzliche Organismen hervorgebracht werden, z. B. durch Rostpilze. An diese Einteilung der Materie mich haltend, will ich im folgenden zunächst meine Beobachtungen an künstlich verletzten Pflanzen wiedergeben.

Als Versuchsobjekte verwendete ich vorwiegend solche Pflanzen, die eine sehr gut ausgebildete Stärkescheide haben, im Rindenparenchym meist jedoch keine Stärke führen.

*Dipteracanthus strictus*: Dem Blattstiel dieser beliebten Zierpflanze wurden mittels einer feinen Insektennadel eine Reihe von Stichwunden beigebracht; zur Verhütung des zu starken Austrocknens der Wundstellen — die Versuche wurden zum Teil an sehr heißen Tagen mit Freilandpflanzen im botanischen Garten angestellt — wurden die Rippen mit Fett eingerieben. Nach fünf Tagen bot sich bei der mikroskopischen Untersuchung folgendes Bild: Die Gefäßbündel sind zu einem Zentralzylinder zusammengeschlossen, der von einer einschichtigen Stärkescheide umgeben ist; längs der Ansatzstelle der Blattspreite ziehen auf jeder Seite der Rippe noch einige von einer geschlossenen Einzelscheide umgebene Leitbündel, endlich tritt zuweilen im Rindenparenchym noch ein Bündel auf, das auch von einem geschlossenen Stärkering umscheidet ist. An der Stichwunde ist die Stärke vollkommen verschwunden, sie hat das Material geliefert zur Bildung von Zellwänden für ein Wundgewebe; zunächst sind die Zellen, die direkt an der Wunde liegen, aber doch nicht verletzt sind, in Teilung getreten und dann haben auch die von der Verletzungsstelle entfernteren Zellen der Stärkescheide neue Querwände gebildet.

*Spinacia oleracea*: Der Blütenschaft dieser Pflanze wurde ebenfalls durch feine Insektennadelstiche verwundet und nach fünf Tagen untersucht. Die Stärkescheide umgibt die im Kreise an-

geordneten Gefäßbündel als geschlossene Zelllage; über den Gefäßbündeln sind die Scheidenzellen aber reichlicher mit Körnern gefüllt als über den Markstrahlen. An der Wundstelle zeigt sich auf dem mikroskopischen Querschnitt dasselbe Bild wie bei dem vorigen Versuchsobjekt, die Stärke ist auch hier vollkommen zur Zellwandbildung aufgebraucht worden, es haben sich sowohl Tangential- als auch Radialwände gebildet (s. Fig. 3).

*Telekia speciosissima*: Dem fleischigen Blattstiel dieser Komposite wurden durch Schnitte senkrecht zur Längsachse Wunden beigebracht, die bis auf die Gefäßbündel reichen; nach vier Tagen

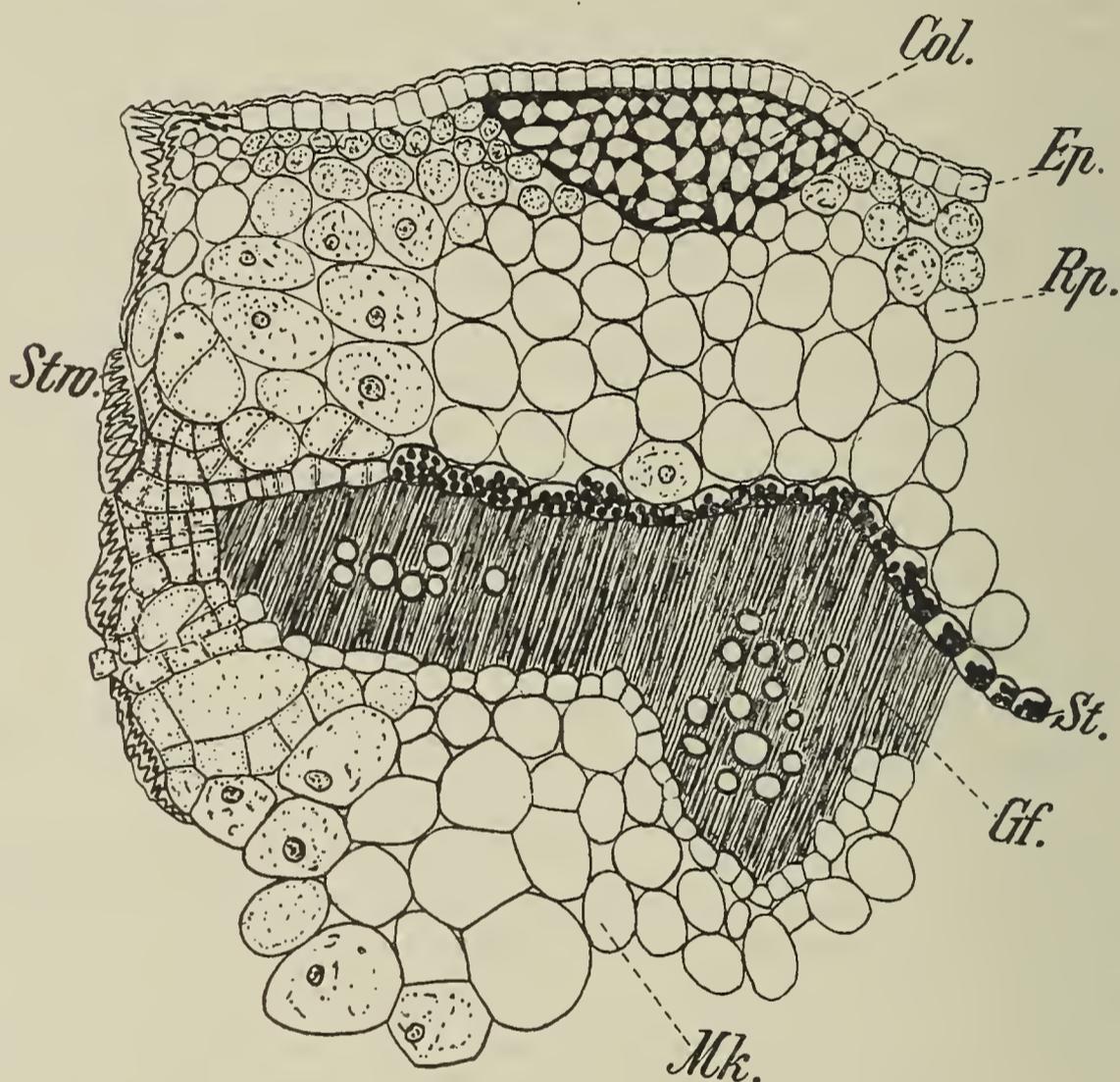


Fig. 3. *Spinacia oleracea*, Querschnitt, links Stichwunde.

Ep. = Epidermis. Col. = Collenchymleisten. Rp. = Rindenparenchym.  
St. = Stärkescheide. Gf. = Gefäßbündelsystem. Mk. = Mark.  
Stw. = Stichwunde.

wurden die Wunden untersucht. Auf dem Querschnitt sieht man die Gefäßbündel in einem nach oben offenen Hufeisen angeordnet; zwischen den großen Hauptbündeln befinden sich noch kleinere, die weniger Gefäße und Siebröhren enthalten; jedes Bündel besitzt eine geschlossene Einzelscheide, deren Zellen auf der Leptomseite größere Körner enthalten, als über der Hadromseite. In der Umgebung der Wunde haben die Stärkezellen ihren Inhalt entleert; letzterer hat Verwendung gefunden zur Ausbildung des entstandenen Wundgewebes.

*Impatiens glanduligera*: Der 2,5 m Höhe erreichende hohle Blütenschaft wurde an mehreren Stellen durchgeknickt und an

einem Stab festgebunden, damit er nicht schlaff zu Boden hing und die Möglichkeit zur Heilung der Wunde gegeben war; nach Verlauf von sieben Tagen wurde die mikroskopische Untersuchung vorgenommen, die folgendes Resultat ergab: An der Knickstelle ist auf der Konkavseite eine Zerquetschung vieler Zellen eingetreten, viele Zellwände sind zerrissen und es ist eine Menge Saft aus den verletzten Zellen herausgepreßt worden. Die Epidermiszellen in nächster Umgebung der Wunde sind abgestorben, etwas weiter von ihr entfernt sind sie in Teilung getreten; selbst die Collenchymzellen, die gewöhnlich in zweifacher Lage auf die Epidermis nach innen zu folgen, sind durch tangential Längswände geteilt und radial gestreckt worden. Die langgestreckten Zellen des sehr zart-

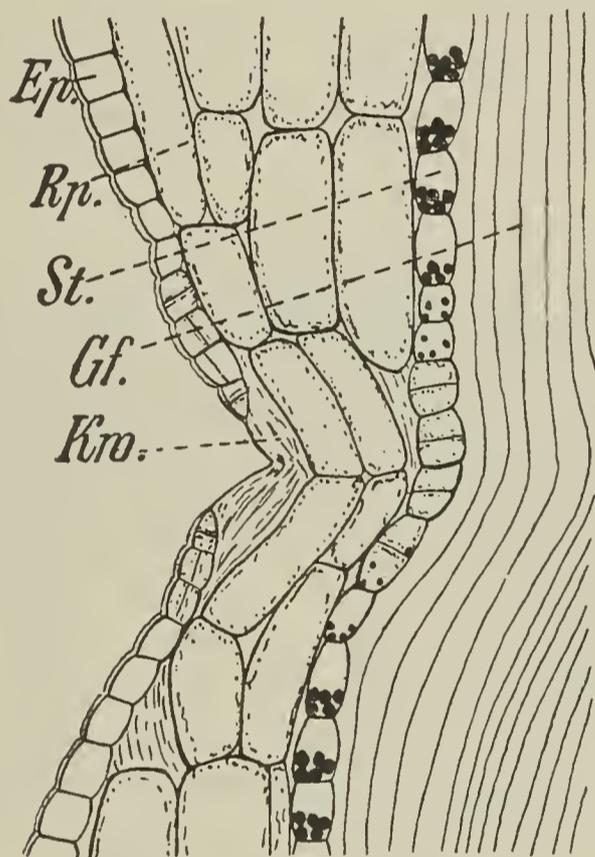


Fig. 4. *Impatiens glanduligera*, geknickt, Längsschnitt.

Ep. = Epidermis. Rp. = Rindenparenchym. St. Stärkescheide. Gf. = Gefäßbündel.  
Kw. = Knickwunde.

wandigen Rindenparenchyms sind ebenfalls in Teilung getreten sie haben aber nur eine geringe Zahl von neuen Zellhäuten gebildet. Auf dieses Grundparenchym nach innen folgt die einschichtige Stärkescheide, deren Zellen lückenlos aneinander stoßen; an der Knickstelle sind sowohl neue Quer- als Längswände gebildet worden. In der näheren Umgebung der Wunde ist der Inhalt der Stärkescheide stark reduziert, wenn auch noch nicht vollkommen verschwunden; hätte die Untersuchung einige Tage später stattgefunden, dann wäre sicherlich keine Spur von Stärke mehr nachzuweisen gewesen. Die Stärke ist wieder zur Regeneration des verletzten Gewebes verwendet worden, sowohl der nach außen zu gelegenen Partie, als auch der nach innen zu gelegenen. Auf der diametral gegenüberliegenden Seite ist natürlich ein Bauch entstanden, die Zellen aller Gewebe sind stark gedehnt worden und

die Zellwände sind schließlich nach Überschreitung der Dehnbarkeitsgrenze zerrissen; damit im Zusammenhang ist auch hier die Stärkescheide fast vollkommen entleert (s. Fig. 4).

Sehr schön treten diese Verhältnisse auch bei *Centauridium Drummondii* hervor. Der Blütenschaft ist ebenfalls geknickt worden und an einen Stab festgebunden. Das mechanische Gewebe besteht an der Wundstelle aus einzelnen Bastzellgruppen; in der Nähe dieser Gruppen ist das Gewebe zerrissen, während über den Markstrahlen infolge der noch großen Elastizität kein Zersprengen der Zellwände eingetreten ist; wir sehen deshalb auch über den Markstrahlen die Scheidenstärke noch erhalten, wohingegen über den Bastzellgruppen die Stärke vollständig aufgebraucht worden ist.

Dasselbe Resultat habe ich erhalten bei sämtlichen in dieser Richtung angestellten Versuchen; ich will die übrigen Versuchsobjekte in der folgenden Tabelle zusammenstellen.

Tabelle III.

	Verwundet		untersucht am	Stärkescheide an d. Wunde
	am	durch		
<i>Phlomis tuberosa</i>	25. V. 08	Stich	30. V. 08	entleert
<i>Alliona nyctagynaea</i>	27. V. 08	„	30. V. 08	„
<i>Zebrina pendula</i>	24. V. 08	„	28. V. 08	„
<i>Inula Helenium</i>	21. V. 08	Schnitt	26. V. 08	„
<i>Boehmeria nivea</i>	16. VI. 08	„	20. VI. 08	„
<i>Sida dioica</i>	16. VI. 08	„	21. VI. 08	„
<i>Cirsium oleraceum</i>	25. VII. 08	Knicken	1. VIII. 08	„
<i>Impatiens amphorata</i>	27. VII. 08	„	2. VIII. 08	„

Hieran anschließend möchte ich noch einige andere Verwundungsversuche erwähnen; von den Versuchspflanzen wurden die Epidermis und die nächstfolgenden Zelllagen vorsichtig entfernt und nun das Verhalten der Stärkescheide beobachtet; es zeigte sich, daß bei solchen Wunden, die nirgends bis auf die Stärkescheide reichen, der Inhalt der Stärkescheide nicht angegriffen wird; die Stärke in der Scheide ist also nur für den äußersten Notfall abgelagert.

Um nicht den Einwurf, daß meine Versuche als den natürlichen Verhältnissen zu wenig entsprechend, nicht stichhaltig seien, berechtigt erscheinen zu lassen, bemühte ich mich, an Freilandpflanzen ähnliche Verletzungen zu entdecken, was sehr leicht gelang; Hagel und Sturm stellen den meinigen ähnliche Experimente oft genug an zum Schaden der Landwirte und Gärtner. Nach einem Hagelwetter, das am 22. V. 08. Jena und seine nähere Umgebung heimsuchte, fand ich überreichlich Studienmaterial. Ich lasse hier zur Stütze meiner oben angeführten Auffassung von der

physiologischen Funktion der Stärkescheide einige sehr charakteristische Fälle in genauer Beschreibung und Abbildung folgen.

*Heracleum villosum*: Das Material habe ich am 15. VI. 08, also 24 Tage nach der Verwundung, im botanischen Garten gesammelt. Die Blattspreiten waren vollständig von den Hagelkörnern zerschlitzt und die Blattstiele über und über von Schloßwunden bedeckt; der mikroskopische Querschnitt durch einen solchen Blattstiel bietet folgendes Bild: Die Gefäßbündel sind in mehreren Kreisen in dem hohlen Stiel angeordnet, letzterem dienen subepidermale Collenchymleisten als Festigungselemente; unter dem

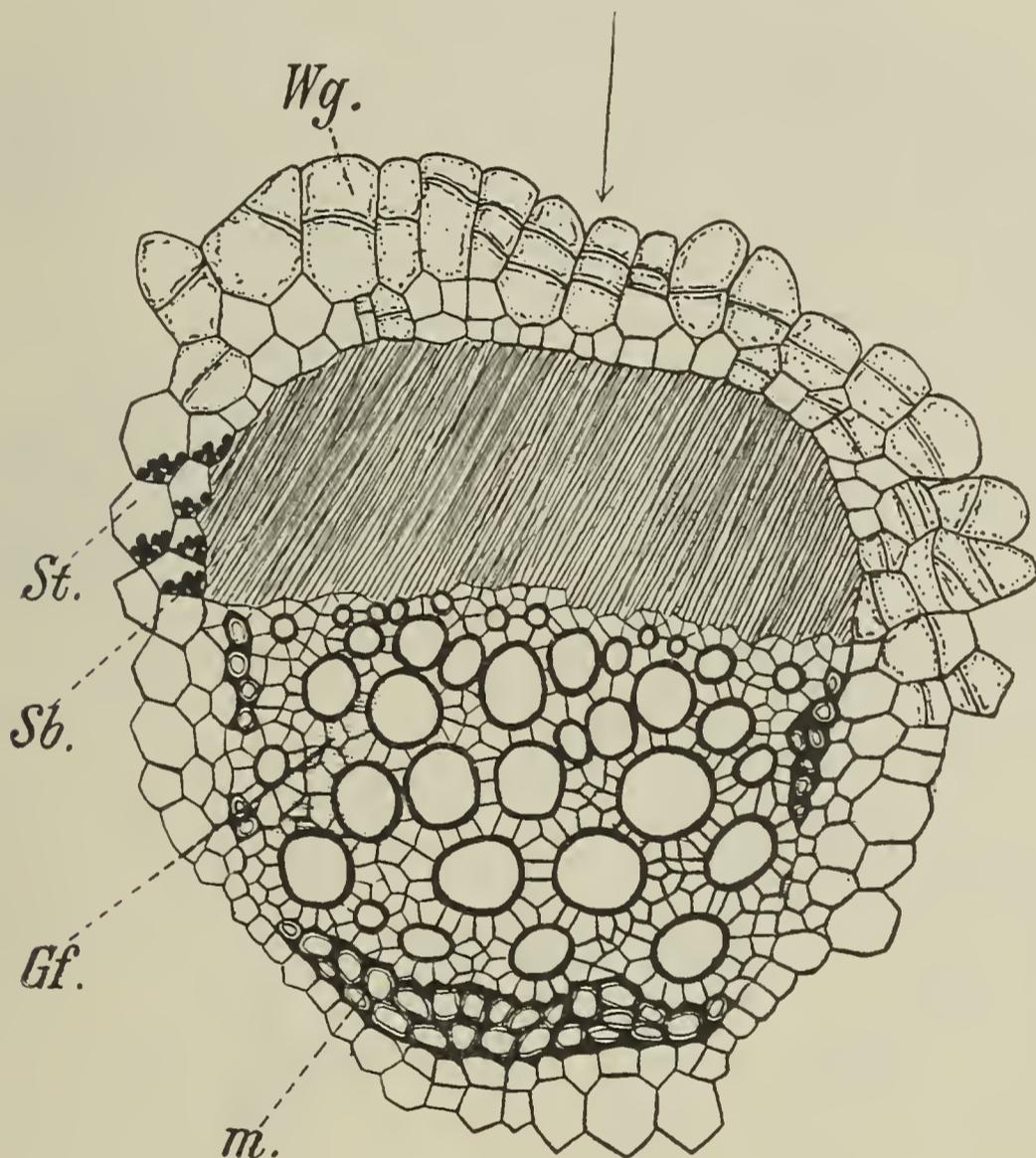


Fig. 5. *Heracleum villosum*. Querschnitt, durch Hagel verwundet.

Pfeil = Richtung des Hagelschlages.

Wg. = Wundgewebe. St. = Stärkescheide. Sb. = Siebteil. Gf. = Gefäßteil.

m. = mechanisches Gewebe.

Schutz dieser Leisten befinden sich die äußeren Balsamgänge und der äußerste Gefäßbündelkreis. Jedes Leitbündel besitzt eine Stärkekappe, die, dem Siebteil angeschmiegt, zwei Zelllagen umfaßt; die innere Zellschicht besteht aus kleineren Zellen als die äußere. Ist der Schlag des Hagelkornes nicht sehr stark gewesen, dann sind bloß die Zellen der Markstrahlen verletzt, während die Gefäßbündel unversehrt sind, da das Collenchym die Wucht des Schlages aufgehalten hat; es tritt in den Markstrahlen eine schwache

Zellteilung unter Bildung sehr zartwandigen Parenchyms ein. Ist jedoch auch der Collenchymleisten zerschlagen und geht die Wunde bis auf die Gefäßbündel, dann findet von den Zellen der Stärkekappe aus eine rege Zellwandneubildung statt, während welchen Prozesses der Vorrat in der Stärkescheide vollkommen aufgebraucht wird. Reicht die Wunde nicht bis direkt auf die Stärkescheide, dann treten die Zellen der letzteren nicht in Teilung, sondern das Parenchym zwischen Stärkekappe und Collenchymleisten, das im

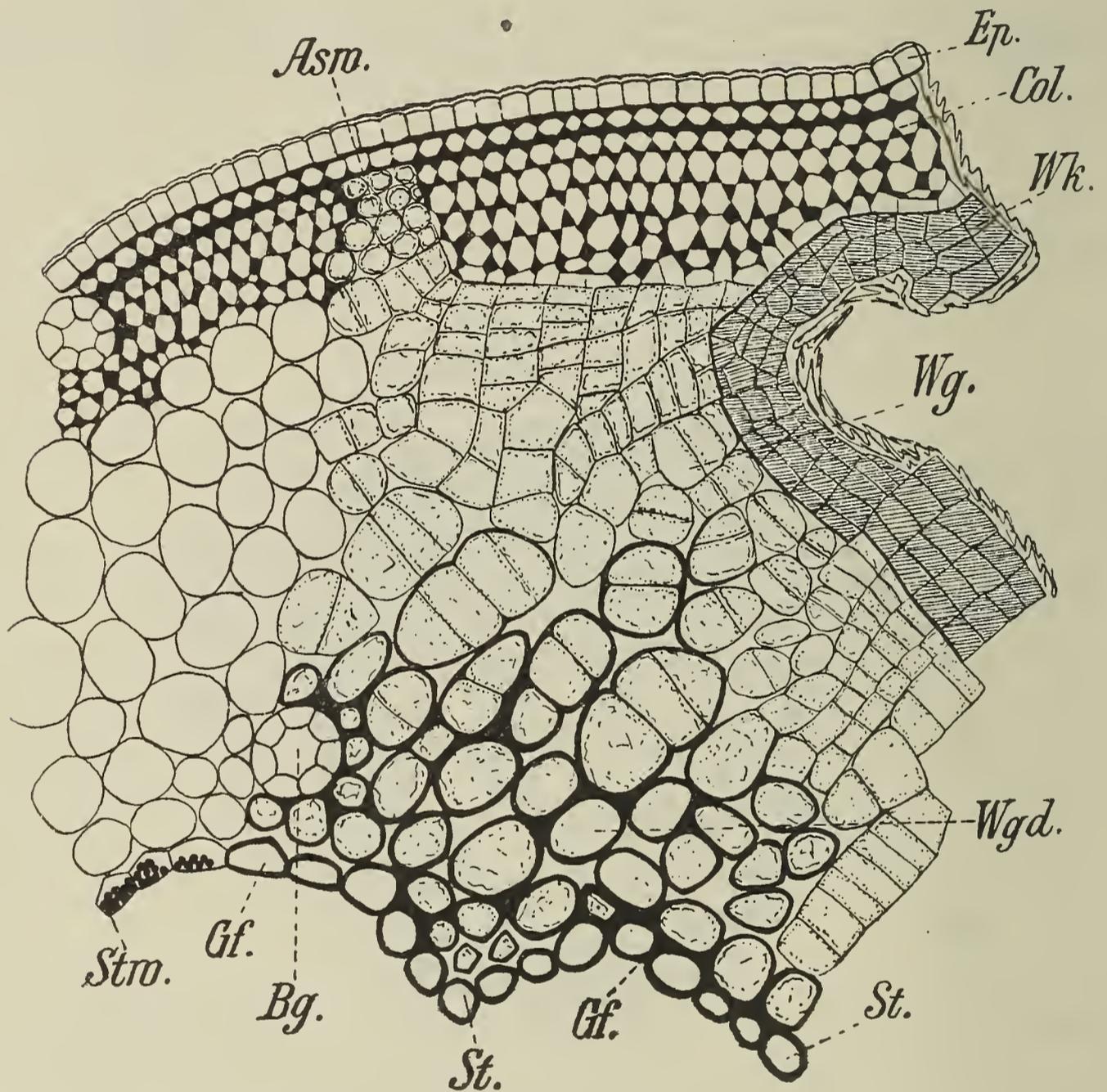


Fig. 6. *Arabia hispida*, Querschnitt.

Ep. = Epidermis. Col. = Collenchym. Asw. = Assimilationsgewebe. Wk. = Wandkork.  
Wg. = Zartwandiges Wundgewebe. Wgd. = Dickwandiges Wundgewebe.  
St. = Stärkescheide. Gef. = Gefäßbündel. Bg. = Balsamgang.

unverletzten Zustande sehr zartwandig ist, erfährt eine Zellwandverdickung, wozu die Stärkescheide ebenfalls das Material liefert, denn auch in diesen Gegenden ist die Scheide vollkommen entleert. Die Figur zeigt eine Verletzung bis auf die Stärkescheide reichend von der einen Seite her; einzelne Zellen haben ihren normalen Stärkegehalt noch, da sie nicht in der Region der Zellteilung liegen. (Siehe Fig. 5.)

*Arabia hispida*: Der Blattstiel ist entweder durch Hagelschlag verletzt oder durch einen anderen mechanischen Eingriff stark be-

schädigt worden. An der Wunde ist der Stiel gewöhnlich angeschwollen und längsseits aufgerissen; dicht unter der Epidermis sehen wir auf dem mikroskopischen Querschnitt einen mehrschichtigen Collenchymring hinziehen, der nur an wenigen Stellen dem zartwandigen Rindenparenchym Zutritt zur Epidermis gestattet und einzelne Balsamgänge in sich schließt. Die im Kreise angeordneten Gefäßbündel sind von einer geschlossenen Gesamtstärkescheide umgeben; im Mark liegen noch einzelne Gefäßbündel, die aber keine Stärkescheide besitzen, da sie infolge ihrer zentralen Lage nicht so sehr irgend welchen Angriffen ausgesetzt sind. An der Wunde ist das ganze Gewebe verändert; zunächst sind die bei intakten Pflanzen äußerst zartwandigen Zellen des Rindenparenchyms in nächster Umgebung der Stärkescheide stark verdickt, die mehr der Epidermis genäherten Zellen sind nicht in dem Maße verdickt, dafür sind sie aber in Teilung getreten; an der Oberfläche hat sich eine mehrschichtige Lage von Wundkork gebildet, der sich schon durch seine Braunfärbung dem bloßen Auge zu erkennen gibt. Während bei den bisherigen Beispielen die Zellen an der Wunde sich entweder verdickten oder in Teilung traten, geschieht hier beides. Selbst die Zellwände der Stärkescheide erleiden eine starke Verdickung. Die Figur gibt ein Stück eines Querschnittes wieder; links sieht man die Zellen der Stärkescheide noch mit Körnern gefüllt, rechts sind sie entleert und ihre Wände stark verdickt (s. Fig. 6).

Diese Beispiele ließen sich noch beliebig weit vermehren; ich will nur, um nicht zu ermüden, in folgender Tabelle noch einige durch Hagelschlag verletzte Pflanzen zusammenstellen, die ich einer Untersuchung unterworfen habe und die mir dieselben Resultate lieferten.

Tabelle IV.

	verwundet am	gesammelt am	Stärkescheide an der Wunde
<i>Rheum undulatum</i>	22. V. 08.	2. VI. 08	entleert
<i>Rumex scutatus</i>	„	3. VI. 08	„
<i>Urtica cannabina</i>	„	4. VI. 08	„
<i>Dipteracanthus strictus</i>	„	5. VI. 08	„
<i>Verbascum Thapsus</i>	„	4. VI. 08	„
<i>Hyoscyamus niger</i>	„	5. VI. 08	fast entleert
<i>Solanum tuberosum</i>	„	17. VI. 08	„
<i>Dorema ammoniacum</i>	„	15. VI. 08	„
<i>Caccinia strigosa</i>	„	10. VI. 08	entleert
<i>Centaurea pulchella</i>	„	10. VI. 08	„
<i>Sylphium perfoliatum</i>	„	20. VI. 08	„
<i>Juglans regia</i>	„	5. VII. 08	„

Wie der Hagel, kann auch heftiger Wind den Pflanzen Wunden beibringen, sei es durch Knicken oder durch Abreißen von Ästen

und Seitentrieben und so die Stärkescheide veranlassen, ihren Reservevorrat zur Wundheilung abzugeben.

Ich komme jetzt zur Untersuchung der zweiten Art der oben erwähnten Wunden, nämlich zu solchen, die der Pflanze durch Organismen beigebracht werden. Aus der ungeheuren Mannigfaltigkeit, die sich uns hier bietet, greife ich einige Beispiele heraus.

Auf *Crambe cordifolia*, einer Crucifere, findet man im Juni, Juli und August häufig die sogenannten Erdflöhe; diese kleinen Tierchen aus der Familie der Blattkäfer (Chrysomelidae) durchlöchern die Blattspreiten, benagen aber auch gern die Blattstiele und besonders die Blütenschäfte in der Region der Streckung, weil

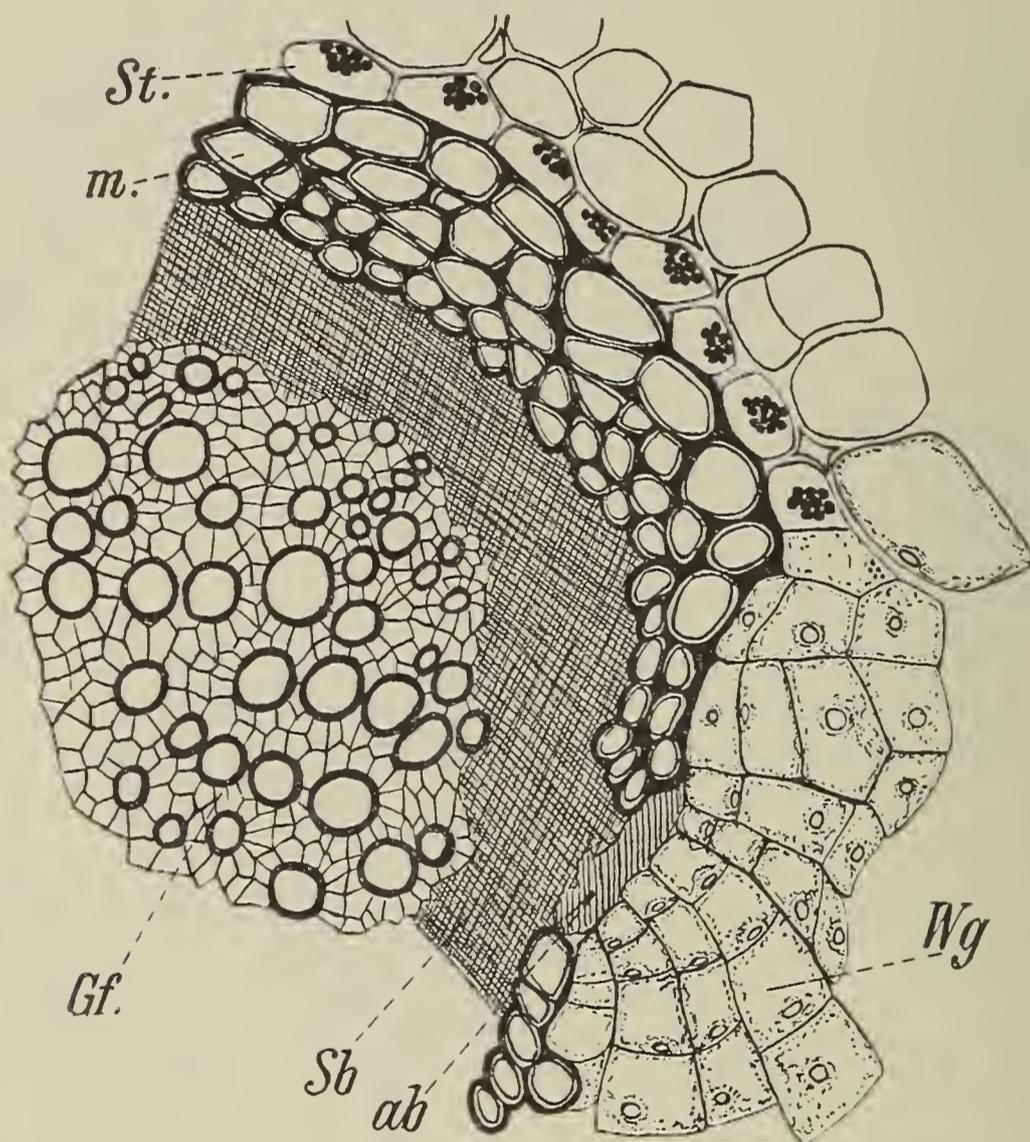


Fig. 7. *Crambe cordifolia*, Querschnitt, Erdflöhfraß.

*St.* = Stärkescheide. *m.* = Mechanisches Gewebe. *Sb.* = Siebteil. *Gf.* = Gefäßteil.  
*ab.* = Abgestorbenes Gewebe. *Wg.* = Wundgewebe.

dort die Gewebe sehr weich sind, da noch keine starke Sklerenchymentwicklung eingetreten ist. Die Larven dieses Blattkäfers fressen sich in das Mark der Blattstiele und verursachen nun der Pflanze empfindliche Wunden. Makroskopisch sieht man an den befallenen Blattstielen Anschwellungen und endlich ein Aufplatzen der Stiele in der Längsrichtung; der mikroskopische Querschnitt bietet sich dem Auge folgendermaßen dar. Wir finden die Gefäßbündel im Kreis ziemlich dicht unter der Epidermis lokalisiert. Gewöhnlich sind die alten Bündel 3—6teilig, während die jüngeren als ein Ganzes erscheinen; jedes dieser Bündel besitzt eine wohl-

ausgebildete geschlossene Einzelscheide, die, da sie den einzelnen Gefäßbündellappen eng angeschmiegt folgt, gelappt erscheint; bei jugendlichen Stadien sieht man das Gesamtbündel, der Anzahl der Teile entsprechend, von Stärkezellenzügen durchsetzt, ein Zeichen davon, daß mehrere für sich angelegt und mit einer eigenen Stärkescheide versehen gewesene Gefäßbündel zu einem großen Ganzen verschmolzen worden sind. An der Verletzungsstelle tritt nun überall von den Zellen der Stärkescheiden aus eine ausgiebige Zellenneubildung ein; die Stärkescheide wird also sozusagen zu einem Meristem. Die Zellen des Grundparenchyms beginnen zwar auch, sich zu teilen, aber das entstehende Gewebe ist sehr zartwandig, also wenig resistenzfähig. Jede neugebildete Zelle enthält einen deutlichen Kern, der, von Protoplasma eingeschlossen, der neugebildeten Querwand gewöhnlich anliegt, später aber nach dem Inneren der Zelle wandert. Hat man ein Stadium, in dem gerade die Zellteilung von der Stärkescheide aus begonnen hat, so findet man in den jungen Zellen viele kleine Stärkekörnchen, die bei weiteren Teilungen aber noch verwendet werden; jedenfalls wird auf diese Weise die Stärke der Scheide restlos aufgebraucht (s. Fig. 7).

*Scrophularia nodosa*: In den heißen Sommermonaten wird dieses Gewächs eifrig von gewissen Rüsselkäfern (Cuculioniden) besucht. Das Weibchen bohrt ein kreisrundes Loch in die Epidermis und durch den Gefäßbündelkreis, frißt dann trichterförmig weiter und legt endlich in den so geschaffenen Hohlraum etwa 8—10 gelbe  $\frac{1}{2}$  mm lange Eier. Während das Weibchen diesen Raum verfertigt, sitzt ihm das Männchen auf dem Rücken, um bei dem schwierigen Geschäft der Eiablage behülflich zu sein; ist letztere erfolgt, dann wird das Loch vom Weibchen mittels einer gallertigen Masse wieder verschlossen. Das sind die Stellen, die sich dem unbewaffneten Auge als kleine schwarze Punkte und später als Anschwellungen darstellen und die den ganzen Blüten-schaft dicht bedecken. Ein Querschnitt durch einen auf diese Weise verwundeten Stengel läßt an der Verletzungsstelle eine rege Zellteilung erkennen, die wieder von den Zellen der Stärkescheide, die als ein geschlossener Ring hier auftritt, ausgegangen ist. Die Stärke wird vollkommen aufgebraucht, indem sie das Material zur Zellwandbildung liefert.

Wunden, die durch kleine Schmetterlingslarven verursacht werden, habe ich untersucht bei folgenden Pflanzen: *Cochlearia armoracia* (Blattstiel), *Rumex Patientia* (Blattstiel) und *Verbascum Thapsus*; bei der letztgenannten fressen die Raupen das zartwandige Rindenparenchym, sobald sie aber an den Sklerenchymring gelangen, hören sie auf, und nun beginnt von der Stärkescheide aus, die dem mechanischen Gewebe nach außen anliegt, die Bildung des Wundgewebes, wobei der Inhalt der Scheide vollkommen resorbiert wird.

Ferner muß ich hier noch Schneckenwunden behandeln; sowohl kleine Gehäuseschnecken als auch Nacktschnecken (bes. *Limax agrestis*) verursachen solche; diese Wunden sind an vielen

Pflanzen zu finden, hauptsächlich an solchen, die einen fleischigen Stengel haben z. B. *Mesembryanthemum species*, *Portulaca oleracea* u. a. m. Der Effekt ist derselbe wie bei sämtlichen bisher behandelten Verletzungen, nämlich eine vollständige Entleerung der Stärkescheide in der Umgebung der Wunde.

Zu erwähnen sind auch die Wunden, die durch Blattläuse (Aphiden) hervorgebracht werden. Bekanntlich stechen diese Pflanzenschädlinge die Stengelorgane, auf denen sie massenhaft leben, gewöhnlich zwischen zwei Epidermiszellen an und treiben einen Kanal intracellular oder intercellular durch das Rindenparenchym nach dem Weichbast der Gefäßbündel, um von hier ihre Nahrung zu entnehmen oder sie lassen den Kanal durch das Rindenparenchym verlaufen, ohne den Weichbast zu bevorzugen. Ist letzterer wie z. B. bei noch jugendlichen Organen nicht durch Sklerenchymmassen geschützt, dann verläuft der Kanal vollkommen gradlinig (beobachtet bei *Calendula officinalis* in der Wachstumszone); stößt die Blattlaus mit ihrem Stachel jedoch auf starkes Sclerenchym, dann weicht sie nach der Seite aus, um eine Stelle zu suchen, die den Durchgang gestattet; man sieht deshalb den Kanal manchmal rechtwinklig gebogen. Im ersten Falle (der Kanal führt nach dem Weichbast) hat der Blattlausstich wohl kaum einen Einfluß auf die Stärkescheide, denn es gilt für die Pflanze doch nur relativ schwache Wunden zu heilen — nur um den Kanal wird eine dünne Celluloseschicht gebildet<sup>1)</sup> — im zweiten Fall (der Kanal verläuft im Rindenparenchym) jedoch wird der Inhalt der Stärkescheide zur Regeneration der geschädigten Rindenparenchymzellen verwendet. Die Aphiden entziehen dem Zellsaft höchstwahrscheinlich Zucker — es wäre auch möglich, daß sie ein stärkelösendes Ferment absondern<sup>2)</sup>. — Als diesbezügliches Beispiel will ich *Vicia Faba minor* herausgreifen und näher beschreiben. Auf einem durch einen von Blattläusen dicht bevölkerten Blütenschaft dieser Pflanze geführten Querschnitt sieht man die Rindenparenchymzellen vollkommen von normalen Typus abweichen; jedenfalls infolge des Giftes, das die Blattlaus ihrer Wirtspflanze eingespritzt hat, ist eine starke Hypertrophie der Zellen eingetreten — unter Hypertrophie verstehe ich mit Küster<sup>3)</sup> eine abnorme Volumzunahme der Zellen ohne Teilung. In der Nähe dieser Stellen ist der Inhalt der Stärkescheide entleert, er hat zur Regeneration des Zellsaftes und auch zum Wachstum der Zellhäute Verwendung gefunden. Daß auf diese Weise der ganze Stärkevorrat der Scheide auf lange Strecken hin aufgebraucht werden kann, läßt sich leicht einsehen, wenn man sich das massenhafte Auftreten der Aphiden vergegenwärtigt.

Zuletzt habe ich noch gallenartige Wucherungen zu besprechen; im Juli und August findet man an sehr vielen Pflanzen kleine Anschwellungen entweder an den Blattstielen oder an der

<sup>1)</sup> Vergl. Büsgen, Der Honigtau. (Jen. Ztschr. f. Naturw. 1891.)

<sup>2)</sup> Büsgen, p. 396.

<sup>3)</sup> Pathol. Pflanzen-Anatomie. 1903. p. 65.

Hauptachse der Pflanzen. Ich habe solche Pustelchen gesammelt von *Brassica oleracea*, *Anchusa officinalis* und *Dipsacus laciniata*. Die mikroskopische Untersuchung einer solchen Wucherung ergibt, daß eine ziemlich allgemeine Zellteilung Platz gegriffen hat; hauptsächlich geht diese Zellneubildung von der Schicht direkt an die Gefäßbündel, also von der Stärkescheide aus (ich greife *Brassica oleracea* heraus). (Fig. 8.) Nach Behandlung des Schnittes mit Jodlösung zeigt sich, daß die Stärkescheide an den Wucherungen vollständig ihres Inhalts beraubt ist; die Stärke hat Verwendung zur Bildung der neu entstandenen Zellwände gefunden.

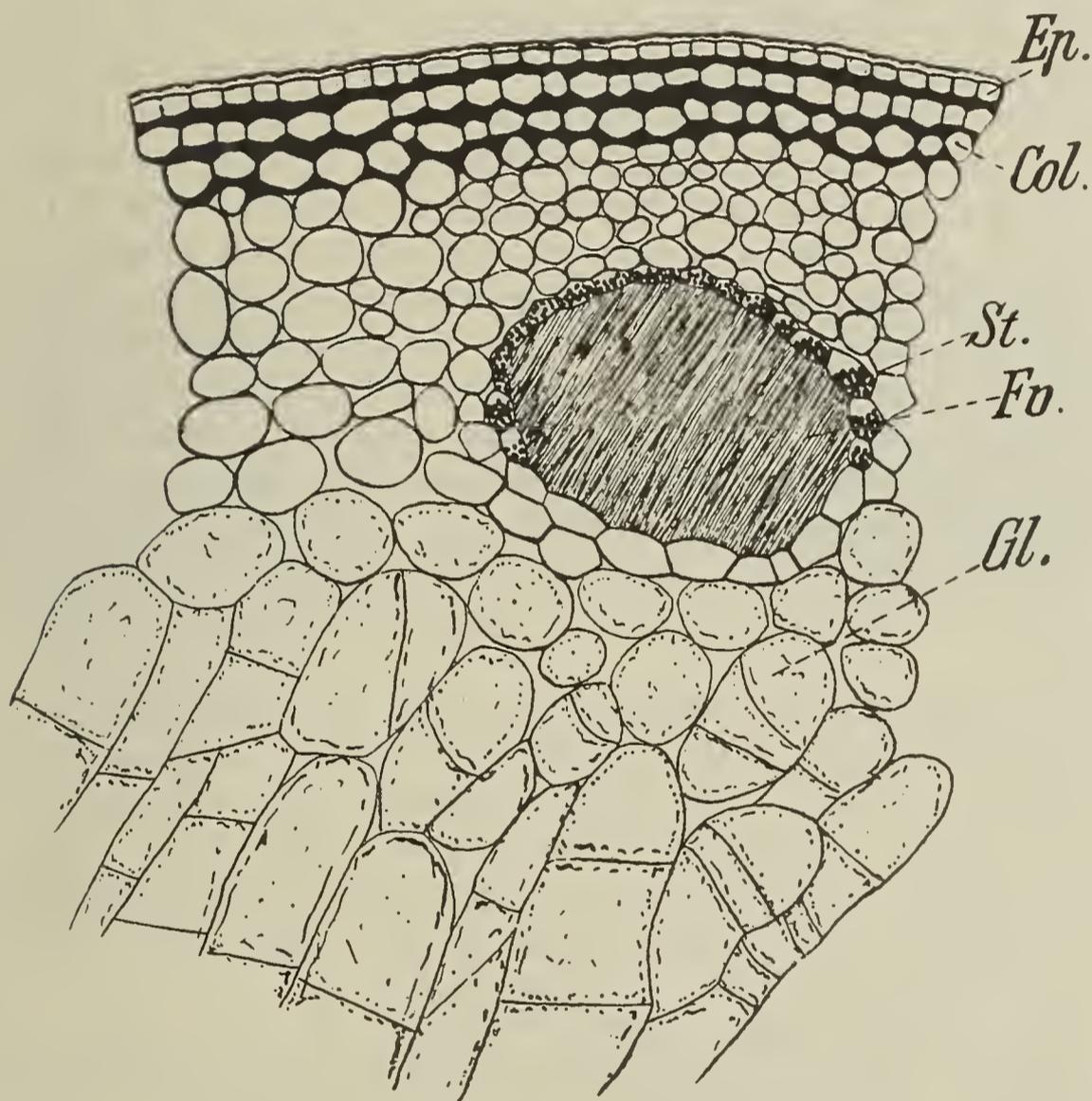


Fig. 8. *Brassica oleracea*, Querschnitt, gallenartiges Gewebe.

Ep. = Epidermis. St. = Stärkescheide. Fo. = Fibrovascularstrang.  
Gl. = Gallenartiges Gewebe. Col. = Collenchym.

### Verhalten der Stärkescheide im ausgewachsenen Stengel.

Hat der Pflanzenstengel ein gewisses Alter erreicht, dann verschwindet in der Regel der Inhalt der Stärkescheide sehr schnell, besonders da, wo mechanisches Gewebe gebildet wird. Diese Tatsache muß hier nochmals besonders hervorgehoben werden, weil sie Haberlandt nicht genügend würdigt; wir lesen bei ihm<sup>1)</sup>:

<sup>1)</sup> Über die Perception des geotropischen Reizes. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900. p. 269.)

„Die Stärkescheide grenzt durchaus nicht immer an mechanisches Gewebe. Bei zahlreichen Dikotylen ist bekanntlich in der Rinde nur ein Kranz isolierter Bastbündel vorhanden und doch bildet die Stärkescheide eine kontinuierliche Lage. Der Stärkegehalt ist über den in Anlage begriffenen Bastbündeln nicht größer als dort, wo sie die primären Markstrahlen durchsetzt, beziehungsweise über dem Cambiumring und Leptom ist. Auch nimmt mit zunehmender Verdickung der Bastzellen der Stärkegehalt über den Bastbündeln nicht rascher ab, als zwischen denselben.“ Zunächst kennen wir Fälle, in denen der Stärkegehalt der Scheide an den Stellen größer ist, an denen das stärkste mechanische Gewebe entwickelt wird z. B. *Dorema ammoniacum*; bei dieser Pflanze enthalten im Blattstiel nur die peripherischen Gefäßbündel Stärkekapfen, nicht aber die markständigen; dementsprechend entwickelt sich auch nur um die äußeren Bündel starkes Sklerenchym; ebenso bei *Lophanthus chinensis*, bei ihr ist über den Gefäßbündeln die Stärkescheide reichlicher gefüllt als über den Markstrahlen; dasselbe gilt für *Telekia speciosissima* und *Spinacia oleracea*, wie schon oben erwähnt wurde.

Pflanzen, die eine geschlossene Gesamtscheide besitzen, trotzdem sie nur einzelne Bastbündel im Rindenparenchym ausbilden, gibt es; bei ihnen wird jedoch über den Bastzellgruppen die Stärkescheide auch jedesmal zuerst entleert. Man sieht dann häufig, daß die Scheide über den Markstrahlen noch ihren normalen Inhalt besitzt, während sie vollkommen frei von Stärke ist über den Bastzellgruppen; ich führe als sehr instruktive Beispiele an: „*Helianthus salicifolius*, *Carduus crispus*, *Alfredia cernua*“ u. a. m. (s. Fig. 9).

Ich komme hier nochmals auf die Ausführungen Nemecs (vergl. oben) zurück; er hatte die Vermutung ausgesprochen, daß die Stärke der Scheide ja auch veratmet oder zu irgend einem anderen Zwecke benutzt werden könnte. Man muß dann doch fragen, weshalb wird stets die Stärke über den Bastzellgruppen zuerst veratmet; es könnte doch auch die Stärke über den Markstrahlen einmal zuerst der Atmung dienen.

Haberlandt führt einige Pflanzen an, bei denen in der Stärkescheide keine nennenswerte Abnahme des Stärkegehaltes zu konstatieren ist, trotz schon weit vorgeschrittener Membranverdickung der Bastzellen; er nennt *Muscari comosum* (Blüenschaft), *Astragalus asper* und *Eschscholtzia californica*; dasselbe gibt Strasburger<sup>1)</sup> für *Aristolochia Siphon* an; ich füge diesen Beispielen noch hinzu *Impatiens glanduligera* und *Mesembryanthemum*. Hier wird die Stärke nicht zur Ausbildung des mechanischen Gewebes verwendet, sondern sie bleibt noch lange erhalten; man könnte das damit erklären, daß die Nahrungszufuhr von den Gefäßbündeln zum Rindenparenchym durch die Sclerenchymmassen hindurch zu sehr erschwert ist, um bei Eintritt einer Verwundung genügend schnell das Material an die Wundstelle zum Verschluß derselben zu schaffen. Vertritt man diese Ansicht, dann müßte

<sup>1)</sup> Ltb. 1891. p. 263.

man annehmen, daß bei den oben angeführten Pflanzen das mechanische Gewebe überall gleichmäßig entwickelt ist, während bei denjenigen, die ihre Stärkescheide entleeren, Stellen vorhanden sein müßten, die eine geringere Verdickung erfahren haben, mithin der Nahrung auch den Durchtritt noch gestatten. Das Verhalten der Stärkescheide bei diesen Pflanzen gibt also ebenfalls keinen Anlaß, an dem Reservestoffcharakter ihres Inhalts zu zweifeln.

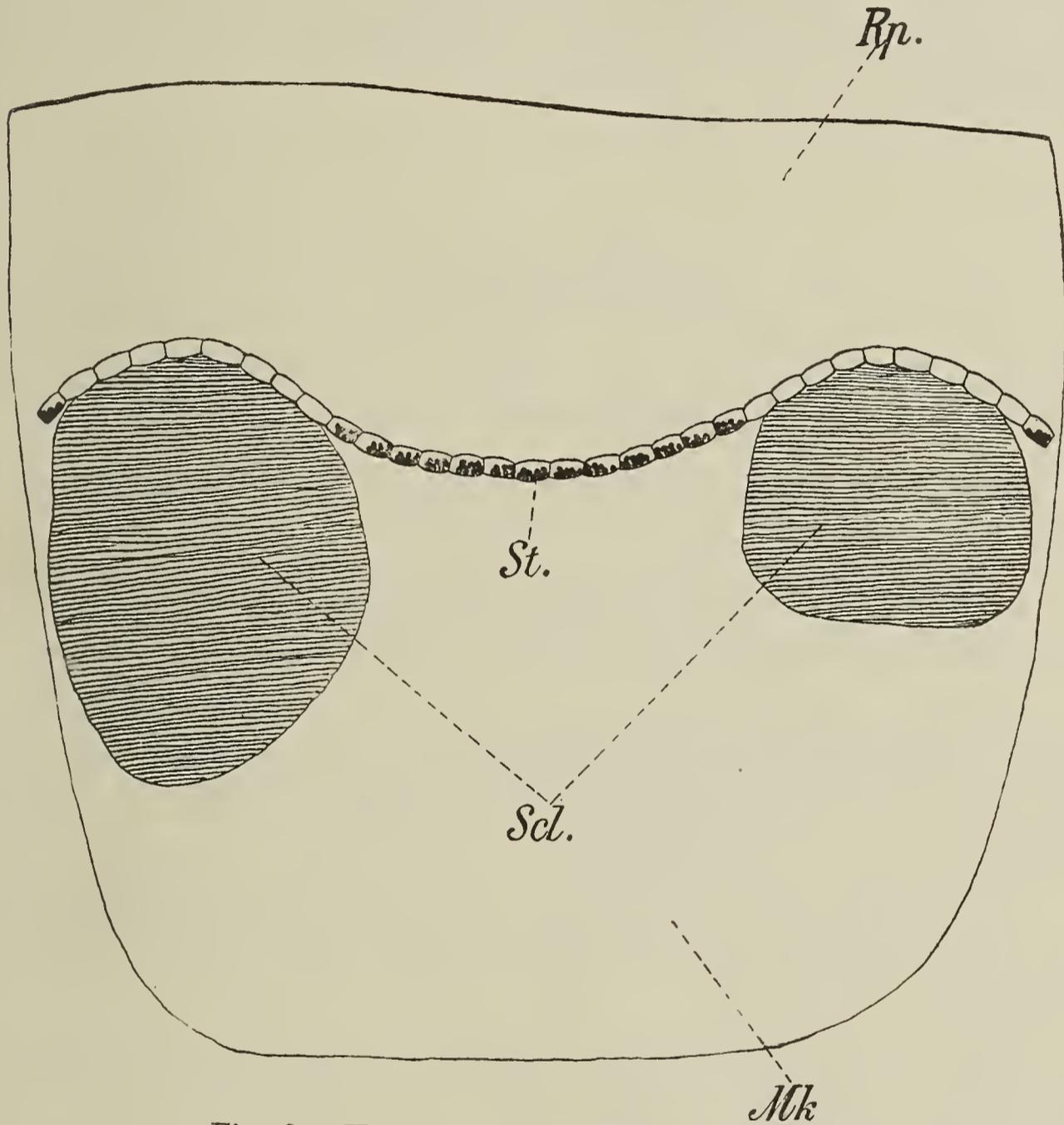


Fig. 9. *Helianthus salicifolius*, Querschnitt.

*Scl.* = Sclerenchymbündel. *Mk.* = Mark. *St.* = Stärkescheide.  
*Rp.* = Rindenparenchym.

Man kann hier noch Pflanzen anführen, die fast kein Sclerenchym entwickeln, wie z. B. *Portulaca oleracea*, aber trotzdem eine gut ausgebildete Stärkescheide besitzen; *Portulaca oleracea* entleert ihre Stärkescheide sehr spät, erst kurz vor dem Einziehen wird ihr Inhalt aufgebraucht; sie bedarf dieses Materials eben solange, weil kein mechanisches Gewebe ausgebildet wird, ihre Gefäßbündel infolgedessen leicht verletzbar sind.

Am Schluß dieses Kapitels will ich noch auf die Pflanzen mit Gelenkknoten eingehen; bekanntlich tritt in diesen Knoten die Entleerung der Stärkescheide erst sehr spät ein und in ihnen findet

auch die geotropische Aufrichtung statt. Wir haben für diese Tatsache die Erklärung darin zu suchen, daß die bezeichneten Stengelteile das Reservematerial lange nötig haben, da sie erst spät mechanisches Gewebe entwickeln; letzteres darf nicht frühzeitig ausgebildet werden, weil sonst eine geotropische Reaktion ausgeschlossen wäre.

Man sieht also, daß bei den verschiedenen Pflanzen die Stärkescheide in verschiedenen Perioden der Entwicklung entleert wird; es hängt dies ganz von der Organisation der betreffenden Gewächse ab.

### Zusammenfassung.

Die Stärkescheide ist, wie schon Heine sicher nachgewiesen keine Leitungsbahn für Kohlehydrate.

Sie ist in irgend einer der charakterisierten Formen im höheren Pflanzenreich sehr weit verbreitet.

In physiologischer Hinsicht ist die scharf charakterisierte mit der weniger distinkten Stärkescheide vollkommen gleichwertig.

Wie aus der Entwicklungsgeschichte hervorgeht und wie besonders die Lokalisation der Stärkekapfen und Stärkeleisten klar zeigt, steht die Stärkescheide in den meisten Fällen in engster Beziehung zu den Leitungsbahnen der Pflanzen.

Der Inhalt der Stärkescheide ist ein Reservematerial; es kann aber nicht behauptet werden, daß sie das ganze Material zur Ausbildung des mechanischen Gewebes liefert.

Die in der Stärkescheide aufgespeicherte Stärke findet in dringendster Gefahr Verwendung, nämlich bei drohender Zerstörung der Gefäßbündel; erst in zweiter Linie kommt sie als Reservematerial zur Ausbildung des mechanischen Gewebes in Betracht.

Das fast ausnahmslose Auftreten der Stärkescheide in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel erinnert an die Verteilung gewisser Schutzstoffe.

## Literaturverzeichnis.

- Bäseke, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. [Diss.] Marburg 1908.
- Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation.
- Büsgen, Der Honigtau. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1891.)
- De Bary, Vergleichende Anatomie. 1877.
- Dehnecke, Über nichtassimilierende Chlorophyllkörper. [Diss.] Bonn 1880.
- De Vries, Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. (Landw. Jahrb. 1879.)
- Eberhard, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Commelinaceen. [Diss.] Göttingen 1900.
- Errera, Maistriau, Clautriau, Premières Recherches sur la Localisation et la Signification des Alcaloides. 1887.
- Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Pringsh. Jahrb. 1900.)
- Fluri, Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. 1908.)
- Frank, Lehrbuch der Botanik. 1892.
- Haberlandt, Über die Perzeption des geotropischen Reizes. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.)
- Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1902.)
- Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Pringsh. Jahrb. 1903.)
- Physiologische Pflanzen-Anatomie. 1904.
- Heine, Über die physiologische Funktion der Stärkescheide. (Landw. Versuchst. 1888.)
- Jost, Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. (Biol. Ctbl. 1902.)
- Kniep, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. [Diss.] Jena 1904.
- Küster, Pathologische Pflanzen-Anatomie. 1903.
- Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. (Bot. Ztg. 1906.)
- Nägeli, Die Stärkekörner. 1858.
- Nemec, Die Stärkescheide der Cucurbitaceen. (Bull. intern. de l'acad. des Sc. de Boh. 1904.)
- Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1900.)
- Nestler, Der anatomische Bau der Laubblätter der Gattung *Helleborus*. (Nova Acta d. Kaiserl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf. Bd. 61.)
- Newcombe, Gravitation sensitiveness not confined to apex of root. (Beih. z. Bot. Ctrbl. Bd. XXIV. Heft 1. 1908.)
- Peters, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum*. [Diss.] Rostock 1897.
- Pfeffer, Pflanzenphysiologie. (I. 1897; II. 1904.)
- Pfitzer, Über die Schutzscheiden der deutschen Equiseten. (Pringsh. Jahrb. Bd. 6.)
- Rywošch, Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. (Bot. Ztg. 1908.)
- Sachs, Über das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. 1859.
- Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne. 1859.
- Mikrochemische Untersuchungen. 1862.
- Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. 1863.

376 Ublepp, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide etc.

Sachs, Über die Keimung des Samens von *Allium Cepa*. 1863.

— Über die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhäute liefern. 1863.

— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.

Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. (Bot. Ztg. 1885.)

Schoute, Die Stelär-Theorie. 1903.

Schröder, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Beih. Bot. Ctbl. 1904.)

Stahl, Pflanzen und Schnecken. 1888.

Strasburger, Die Leitungsbahnen der Pflanzen. 1891. (Bonner Lehrbuch. 1908.)

Tondera, Beiträge zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. (Bull. intern. de l'acad. de Cracovie. Math. Naturw. Cl. 1903.)

Voigt, Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der *Allium*-Arten. 1889.

Die die Statolithentheorie betreffende Literatur ist hier nur zum Teil angegeben.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [BH\\_26\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Usslepp Karl

Artikel/Article: [Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in den oberirdischen Pflanzenteilen. 341-376](#)