

# Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen.

Von

**Dr. H. Ambrohn.**

Mit Tafel VIII.

---

Der Saft- und Gasaustausch aneinanderstossender Zellen, deren Wände nicht mit wirklichen Löchern versehen sind, geschieht stets durch Diosmose der betreffenden Inhaltsstoffe, mögen dies nun tropfbar-flüssige oder gasförmige Körper sein. Befinden sich die Zellwände noch im jugendlichen Zustande oder bleiben sie in der ganzen Zeit ihrer Functionsfähigkeit in der Form dünner Cellulose-Membranen erhalten, so kann die Diosmose mit Leichtigkeit auf der ganzen Ausdehnung der Zellwand vor sich gehen. Haben dagegen in älteren Stadien die Zellwände durch weiteres vorgeschrittenes Wachsthum mehr oder minder an Dicke zugenommen, so bieten sich dem schnellen Austausch, der wohl in den meisten Fällen nöthig ist, bedeutendere Schwierigkeiten dar.

Da das Dickenwachsthum der Zellwände bei manchen Gewebearten wegen der ihnen zuertheilten Function eine unumgängliche Nothwendigkeit ist, so muss die Wanderung der nöthigen Nährstoffe möglichst erleichtert werden. Dieses Ziel erreicht die Pflanze dadurch, dass die Wände solcher Zellen nicht gleichmässig in die Dicke wachsen, sondern an einzelnen bestimmt umschriebenen Stellen ihre frühere Wandstärke beibehalten, ohne dass hierdurch der Hauptfunction der betreffenden Gewebe Eintrag gethan würde. Auf diese Weise entstehen je nach der Function der

Zelle, nach der Anordnung der Micellarreihen, nach der Natur der diffundirenden Stoffe mannigfaltig ausgebildete Tüpfel. Hat die Pflanze dagegen Ursache, einzelne Zellen oder Zellcomplexe gegen andere abzuschliessen, damit keine Diffusion stattfindet, so wird die Tüpfelbildung unterbleiben, und es wird ausserdem noch durch eine chemische oder physikalische Umwandlung der Cellulose dafür gesorgt werden, dass die durch verdickte Wände schon möglichst verringerte Diosmose fast gänzlich verhindert werde.

Die Veranlassungen zu einem derartigen Abschliessen einzelner Zellen oder Zellkomplexe von anderen können sehr verschiedenartige sein. Es kann z. B. grossen Vortheil darbieten, wenn die Leitung von nothwendigen Nährstoffen auf weitere Entfernung vor sich gehen muss, ohne dass unterwegs eine Abgabe der zu leitenden Stoffe an andere benachbarte Gewebe stattfinden soll.

Ein derartiger Fall liegt beispielsweise vor bei den axilen Gefässbündelsträngen der Wurzeln, die denn auch immer von einer cuticularisirten Scheide umgeben sind. Ebenso ist von grösster Wichtigkeit für die Pflanze, ihre der Verdunstung am meisten ausgesetzten Theile, also die peripherisch liegenden, möglichst gegen Abgabe von Wasser zu schützen.

Allerdings muss die Pflanze transpiriren, aber dieser Process der Transpiration ist durch gewisse Einrichtungen, hauptsächlich durch die Spaltöffnungen geregelt. Die Epidermis der oberirdischen Pflanzentheile ist deshalb auch fast nur an den Stellen unterbrochen, wo jene Gebilde liegen. Ihre Aussenwand wird überdies von der mehr oder weniger mächtigen Cuticula gegen das anstossende Medium abgegrenzt.

Ausserdem aber sind in den meisten Fällen die Aussenwände der Epidermiszellen nicht mit Tüpfeln versehen, sie zeigen gleichmässige und oft sehr starke Verdickungen. Es ist dieser letztere Umstand auch sofort erklärlich, wenn man bedenkt, dass Tüpfelbildung im Innern der Pflanze, wo Zelle an Zelle stösst, wohl einen plausiblen Grund hat, dass aber da, wo jede Zelle mit einer Wand an die umgebende Luft angrenzt, eine Tüpfelbildung unterbleiben kann.

Damit stimmen jedoch die Thatsachen scheinbar nicht immer überein, es finden sich in manchen Fällen in den Aussenwänden der

Epidermiszellen Tüpfel vor. Obwohl dieses Vorkommen von Tüpfeln an dergleichen Orten immerhin zu den Seltenheiten gehört, so scheint mir doch die Nothwendigkeit vorhanden zu sein, solche Erscheinungen mit der sonstigen Function der Poren in Zusammenhang zu bringen oder durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nachzuweisen, dass dieselben als eine naturgemässe Folge anderer zweckdienlicher Einrichtungen, die mit den übrigen Tüpfeln ihrer Function nach nichts zu thun haben, aufzufassen seien. Die Nothwendigkeit, eine derartige Erklärung zu suchen, ist deshalb vorhanden, weil in eine als richtig geltende Theorie — und eine solche ist wohl die Annahme, dass die Poren im Innern der Gewebe eine Erleichterung der Diosmose bezwecken — alle Thatsachen passen müssen, die wir in der Structur der Pflanzen beobachten können.

Es sollte der Zweck der nachstehenden Untersuchungen sein, eine genügende Erklärung solcher Tüpfelbildung in den Aussenwänden der Epidermiszellen zu geben.

Von den ziemlich zahlreichen sehr zerstreuten Literaturangaben über diesen Punkt sind nur wenige von Wichtigkeit, die meisten bieten nichts Anderes als eine Constatirung von hierher gehörigen Vorkommnissen. Ich glaube, die letzteren hier unbeachtet lassen zu dürfen, da die bis jetzt bekannten Fälle schon öfters, z. B. in De Bary's vergleichender Anatomie<sup>1)</sup>, zusammengefasst worden sind.

Ueber die etwaige Beziehung solcher Tüpfel zur Function der Epidermis habe ich nirgends eine Angabe finden können. In den Lehrbüchern und Handbüchern, wo der anatomische Bau der Epidermiszellen behandelt wird, werden solche Poren immer nur als Ausnahmen von der Regel, dass die Aussenwände der Epidermiszellen tüpfellos seien, angeführt. Nur Hofmeister geht in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“<sup>2)</sup> bei Besprechung der verschiedenen Verdickungsarten der Zellhaut auf die Bedeutung der im Innern der Gewebe regelmässig correspondirenden Tüpfel ein. Nachdem er auseinander gesetzt hat, dass sich die nicht verdickten Stellen zweier aneinander stossender Zellwände decken, dass also die Tüpfel correspondiren, sagt er weiter: „Eine ursächliche Bedingung der Tüpfel-

---

1) S. 74.

2) S. 171.

bildung kann in diesen wechselseitigen Beziehungen darum nicht gesucht werden, weil Tüpfel auch auf den freien Aussenflächen von Oberhautzellen in der Luft vegetirender Pflanzentheile vorkommen, so in denen der Gräser, der *Cycas revoluta*, der Kiefern, in den Haaren der jungen Zweige von *Pinus balsamea*.“

Hofmeister schliesst demnach aus dem vereinzelt Vorkommen von Tüpfeln auf den Aussenwänden von Epidermiszellen, dass überhaupt das regelmässige Correspondiren der Tüpfel keine bestimmte Ursache habe und wohl auch keinen bestimmten Vortheil für die Pflanze darbiere, dass es vielmehr eine zufällige Erscheinung sei. Ob Hofmeister mit seiner eben citirten Bemerkung jede ursächliche Bedingung des gegenseitigen Correspondirens der Tüpfel leugnen will, oder ob er blos meint, dass, etwa aus rein mechanischen Ursachen, die im Vorgange des Dickenwachsthums begründet seien, eine solche ursächliche Bedingung nicht bestehe, ist aus seiner Aeusserung nicht klar ersichtlich. Will er die letztere Meinung damit aussprechen, so lässt sich dagegen sagen, dass wir über die Mechanik des Dickenwachsthums noch ziemlich im Unklaren sind, folglich über die Einwirkung, die etwa ein in der Entstehung begriffener Tüpfel einer Zellwand auf das Dickenwachsthum der angrenzenden Zellwand auszuüben vermag, ganz und gar nichts Genaues aussprechen können.

Aus diesem Grunde darf man aber noch nicht behaupten, dass eine solche Bedingung der Tüpfelbildung nicht vorhanden sei, sondern man muss zugeben, dass man darüber nichts weiss.

Noch viel weniger liesse sich jedoch die Bemerkung Hofmeister's rechtfertigen, wenn er damit, gestützt auf das vereinzelt Vorkommen von Tüpfeln an Orten, wo ihre Function, ihre Entwicklungsgeschichte noch nicht recht klar ist, jegliche ursächliche Bedingung der Tüpfelbildung ableugnen wollte. Dass die Tüpfel in den Zellen irgend eine Function haben, dass sie also nicht blos etwa ein Spiel der Natur, eine mehr zufällige Erscheinung seien, wird wohl Niemand ernstlich bestreiten. Ebensowenig kann aber auch ein Zweifel darüber herrschen, dass das regelmässige Correspondiren derselben für die Pflanze von irgend welchem Vortheile sei. Nimmt man an, dass die Tüpfel zur Erleichterung der Diosmose vorhanden seien — und wir wissen zur Zeit durchaus nichts Besseres darüber — so

kann man nicht auf Grund einiger weniger Ausnahmen die ganze Theorie über den Haufen werfen, sondern man muss die Ausnahmen genau untersuchen und zusehen, ob sie in der That einen Widerspruch gegen die Theorie enthalten. Selbst wenn man keine genügende Erklärung für jene Ausnahmen findet, so ist es immerhin besser, vorläufig anzunehmen, dass uns die Ursachen, welche die Ausnahmen herbeiführen, noch unbekannt sind, als von einzelnen Abnormitäten auf die Ungültigkeit der aus der weitaus grösseren Mehrzahl normaler Vorkommnisse gezogenen Regel zu schliessen.

In einer Abhandlung von Mettenius über die Hymenophyllaceen<sup>1)</sup>, in welcher der genannte Forscher neben entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen auch auf den anatomischen Bau näher eingeht, finden sich mehrere Angaben über Tüpfel in den an die Luft grenzenden Zellwänden der Blätter. Die Hymenophyllen nehmen durch den eigenthümlichen Bau ihrer Blattorgane, durch den fast gänzlichen Mangel an Spaltöffnungen eine Sonderstellung unter den Farnkräutern ein. Die Blätter sehr vieler Hymenophyllen sind wie diejenigen der Moose einschichtig, oder sie bestehen nur aus wenigen (2—4) Zellschichten. Die Zellen der einschichtigen Blätter sowohl wie diejenigen, welche an der Oberfläche der mehrschichtigen liegen, zeigen eine mannigfaltige Ausbildung ihrer Radial- und Aussenwände. Sie besitzen theils Wellungen und Faltungen, theils auch netzartige Verdickungen.

Mettenius unterscheidet unter den Zellen, in denen Wellungen oder Faltungen der Radialwände auftreten, zweierlei Arten, solche, bei denen die Wellungen bzw. Faltungen über die ganze Ausdehnung der Radialwände hinweggehen und solche, bei denen sie sich nur in den äusseren Partien finden. Die letzteren, die uns hier hauptsächlich interessiren, bezeichnet er als amphimorphe Zellen, weil ihre Umrisse bei verschiedener Einstellung des Mikroskops verschiedene Form haben. Je nachdem nun diese amphimorphen Zellen in ihrem äusseren Theile Wellungen oder Faltungen zeigen, spricht er von amphimorph gewellten oder amphimorph divaricaten Zellen.

Ferner beschreibt er noch bei mehreren Hymenophyllen solche

---

1) Ueber die Hymenophyllaceae. Abhandl. der math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. G. d. W., Band VII, No. II. 1864.

Zellen, in denen netzartige Verdickungen zugleich in Verbindung mit jenen amphimorph-divaricaten Radialwänden auftreten. Es scheint mir am besten zu sein, wenn ich die betreffenden Angaben Mettenius', in denen er das Vorkommen von Tüpfeln auf den Aussenwänden der in der angeführten Weise ausgebildeten Zellen beschreibt, wörtlich wiedergebe, zugleich unter Verweisung auf die Figuren der Originalabhandlung:

Seite 452. „Bei amphimorphen Zellen besitzt die äussere Wand längs ihrer Peripherie (Taf. II, 26, 29, 31, III. 9, 10) eine Reihe von Tüpfeln, indem die von den benachbarten Falten seitlich getrennten Feldchen der äusseren Wand mit einem Tüpfel versehen sind<sup>1)</sup>. Diese Tüpfel kommen an Ausdehnung der Area dieser Feldchen annähernd gleich und alterniren auf den aneinander liegenden Membranen benachbarter Zellen gerade wie die sie begrenzenden Falten“ . . . . .

„Diese Tüpfel nehmen z. B. bei *Trichomanes rigidum* mit Zunahme der Ausdehnung der Falten und der von denselben getrennten Felder an Weite zu, und lässt sich dann erkennen, dass sie auf der der Peripherie der Zelle zugekehrten Seite eine bedeutendere Tiefe als auf der entgegengesetzten, dem Centrum der Zelle zugekehrten, besitzen und demgemäss die Verdickungsschichten an der Grenze der seitlichen und äusseren Wand der Zelle eine bedeutendere Stärke besitzen und allmähig gegen die Mitte der äusseren Wand sich verdünnen.“

„Bei amphimorphen Zellen endlich, deren vorspringende Läppchen eine bedeutendere Grösse haben, z. B. bei *Trichomanes javanicum* (III, 34) erreichen diese Tüpfel die grösste Ausdehnung und erstrecken sich über die äussere Wand dieser Vorsprünge bis zu dem Anfang derselben zwischen den inneren Enden der Falten.“

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie hier von Mettenius für Hymenophyllaceen beschrieben werden, finden sich, wie ich weiter unten zeigen werde, bei den Blättern einiger Coniferen.

---

1) Mettenius verweist hier in einer Anmerkung ganz richtig auf ähnliches Verhalten amphimorpher Zellen bei anderen Pflanzen, z. B. *Lycopodium squarrosum*, mancher Arten von *Antrophyum*, der Gräser, so bei *Elymus arenarius*.

Ueber die netzartig verdickten Aussenwände sagt er:

„Sämmtliche hierher gehörige Zellen gehören zu den amphi-morphen-divaricaten und sind auf der äusseren Wand mit einer Reihe peripherischer Tüpfel versehen, zeigen ferner in der Anordnung ihrer Falten eine Uebereinstimmung darin, dass die stärkeren derselben an die den amphiomorphen Charakter dieser Zellen begründenden Falten unmittelbar sich anschliessen, als Verlängerungen oder Verzweigungen derselben (Taf. III, 28, 32, 33) auftreten, also in der Richtung von der Peripherie gegen das Centrum der Zelle hin ziehen, hier aber dann häufiger und unregelmässiger sich verzweigen und kleinere Maschen bilden.“ (Taf. III, 38, 39, 40, 43.)

Ferner:

„An diese Zellen mit netzförmiger äusserer Wand reihen sich alsdann ausserordentlich innig Zellen an, deren äussere Wand mit zahlreichen feinen tüpfelähnlichen Stellen versehen ist, diese stimmen mit den netzfaltigen stets insofern überein, als eine Reihe randständiger Tüpfel ihren amphiomorphen Charakter bekundet (Taf. III, 48, 49, 50) und weichen nur dadurch ab, dass die Grösse dieser randständigen Tüpfel eine geringere und dass innerhalb derselben auf der Fläche der äusseren Membran eine grosse Anzahl kleiner Tüpfel ausgebildet ist, Verschiedenheiten, in welchen indess nur gradweise Unterschiede von den Zellen mit netzfaltiger äusserer Membran erblickt werden können.“

Diese von Mettenius gemachten Mittheilungen konnte ich, soweit mir die von ihm untersuchten Arten aus dem Leipziger Universitäts-Herbarium zu Gebote standen, grösstentheils bestätigen. Bei Besprechung der Art und Weise des Dickenwachsthum's solcher gewellter, gefalteter oder netzartiger Membranen werde ich auf die gegebenen Citate Bezug nehmen.

---

Ich will nun in Folgendem versuchen, die Verhältnisse, wie ich sie bei den von mir in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen gefunden habe, entweder entwicklungsgeschichtlich oder in anderer Weise zu erklären. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass die

nachstehenden Mittheilungen nur der Versuch einer Erklärung, die sich allerdings stets an das anatomisch und entwicklungsgeschichtlich Feststehende halten wird, sein soll.

Zunächst sollen diejenigen Fälle besprochen werden, wo meiner Meinung nach die Tüpfel als eine nothwendige oder auch mehr zufällige Folge anderer für die Pflanze zweckdienlicher Einrichtungen anzusehen sind, sodann die wenigen anderen Fälle, wo, wie ich glaube, die Tüpfel in jugendlichen Stadien als echte der Diosmose dienende Einrichtungen, in älteren dagegen als functionslos aufgefasst werden müssen.

Die gegenseitige Verbindung der Epidermiszellen an ihren radialen Wänden ist bei vielen Pflanzen dadurch eine festere geworden, dass diese Wände nicht grade verlaufen, sondern mehr oder weniger gewellt sind. Es wird durch diesen Umstand eine grössere Zugfestigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung erzielt, da die berührenden Flächen vergrössert werden und in Folge dessen der Zusammenhang ein innigerer wird. Dass eine solche grössere Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung für die Pflanzen in mehrfacher Hinsicht von grosser Wichtigkeit ist, leuchtet sofort ein, zumal gerade die Epidermis sehr häufig bedeutend auf Zug sowohl in der Längs- wie in der Querrichtung in Anspruch genommen wird. Ich kann hier auf die einzelnen Ursachen, welche eine derartige Inanspruchnahme auf Zug herbeiführen, nicht näher eingehen, sondern verweise auf die von Hauberlandt in seiner Schrift „Die physiologischen Leistungen der Gewebe“ gemachten Bemerkungen über die Function der Epidermis.<sup>1)</sup>

Jene Wellungen, die wie Verzahnungen wirken, finden sich jedoch bei einer Reihe von Pflanzen nicht auf der ganzen Ausdehnung der radialen Wände, sondern sie sind auf den äusseren, also der Luft zugekehrten, Theil derselben beschränkt. Sie kommen in diesem Falle dadurch zu Stande, dass die äusseren Particen der Wände ein stärkeres Flächenwachsthum als die dem Innern der Pflanze zugekehrten besitzen. Solche Zellen entsprechen demnach

---

1) Encyclopädie der Naturwissenschaften, Botanik, herausg. von Schenk, Bd. II. S. 573 ff.

denjenigen, welche Mettenius als amphimorph gewellte bezeichnet. Die radialen Wände bekommen in Folge dessen eine eigenthümliche Gestalt, die innere Hälfte stellt eine Ebene, die äussere dagegen eine wellig hin und her gekrümmte Fläche dar. Betrachtet man die Form der letzteren rein theoretisch, so kann man sich die Entstehung derselben folgendermassen veranschaulichen:

Denkt man sich eine gerade Linie, die gleichmässig in der Weise fortbewegt wird, dass sie mit ihrem einen Endpunkt auf einer geraden Linie, mit dem anderen dagegen auf einer, etwa der Sinuscurve ähnlichen, Wellencurve hinläuft, so bekommt man den äusseren Theil der Radialwände in den amphimorph-gewellten Epidermiszellen.<sup>1)</sup>

In der Natur dieser Fläche liegt es, dass die Stärke der Wellungen von der ursprünglich vorhandenen Wellencurve an nach der geraden Linie zu immer mehr abnimmt, mit anderen Worten, dass die Differenz zwischen den Maxima und Minima der einzelnen Wellencurven, welche man erhält, wenn man sich die in Rede stehende Fläche durch successive Ebenen parallel mit der Ebene der bereits vorhandenen Wellencurve geschnitten denkt, immer geringer wird. Die Maxima sowohl wie die Minima dieser einzelnen Curven liegen in geraden Linien, welche in der Mitte der Radialwände ansetzen und schief in einer zur Aussenwand und dem ebenen Theil der Radialwand senkrechten Ebene nach aussen gehen.

Das Zustandekommen derartiger Wellungen ist nur dann möglich, wenn zwischen den äusseren und inneren Parteen der radialen Epidermiszellwände eine Differenz der Wachstumsenergie vorhanden ist. Das Flächenwachsthum des äusseren Theils in der Richtung parallel zur Aussenwand der Epidermiszellen ist ein stärkeres, wie in dem inneren. Aus der Regelmässigkeit der Wellungen lässt sich zugleich mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass das stärkere Flächenwachsthum von aussen nach innen allmählig und nicht sprungweise abnimmt, was ja auch aus anderen Gründen schon anzunehmen ist. Ist die Differenz zwischen der Stärke des Flächenwachsthums des

---

1) Anmerk. Die auf diese Weise erzeugte Fläche gehört zu der Kategorie der windschiefen Flächen, die dadurch charakterisirt sind, dass nie je zwei aufeinanderfolgende Lagen der erzeugenden Linie in eine Ebene fallen.

äusseren und inneren Theils einer Radialwand eine bedeutendere, so werden anfangs wohl ebenfalls Wellungen, später aber, wenn sich der äussere Theil noch mehr auszudehnen sucht, auch Faltungen, d. h. Duplicaturen, bei denen sich die Membranen dicht aneinander legen, entstehen. Jedenfalls werden aber solche Faltungen auftreten, wenn das stärkere Flächenwachsthum nicht gleichmässig vertheilt, sondern auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Es werden hierdurch Faltungen hervorgerufen, die ähnlich jenen sind, welche sich in den assimilirenden Zellen vieler Coniferenblätter finden. Nur erstrecken sich bei den letzteren die Faltungen über die ganzen Wände hinweg, während sie bei den hier in Betracht kommenden amphimorphen Epidermiszellen sich nur auf die äussere Hälfte der Radialwände beschränken.<sup>1)</sup> Da auch hierbei, wie bei den Wellungen, das stärkere Wachsthum allmählig von aussen nach innen zunimmt, so wird die Form der in das Zelllumen hineinragenden Faltungen die eines rechtwinkligen Dreiecks sein, das senkrecht zur Radial- und Aussenwand verläuft. Die eine Kathete desselben setzt an die Radialwand, die andere an die Aussenwand an und die Hypotenuse ist dem Innern der Zelle zugekehrt.

Faltungen und Wellungen kommen oft combinirt vor und zwar in der Weise, dass anfangs die Radialwände schwach gewellt werden, und dass dann später, unter Beibehaltung der einmal vorhandenen Wellungen, an den Stellen, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, noch Faltungen eintreten. Diese alterniren in Folge dessen regelmässig in den an einander stossenden Zellen.

Eine derartige Combination von Faltung und Wellung findet sich häufig bei den Hymenophylleen, wie aus den bereits citirten Angaben von Mettenius und den hierzu gehörigen Figuren der genannten Abhandlung ersichtlich sind.

Auch in der Epidermis mancher Coniferennadeln und der Equisetenhalme finden sich ähnliche Verhältnisse, auf die ich weiter unten noch eingehender zu sprechen kommen werde.

Die Faltungen sind nun nicht, wie die Wellungen, dazu geeignet, die Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung zu ver-

---

1) Es entsprechen also solche Zellen den amphimorph-divaricaten nach Mettenius.

stärken, denn durch die Einfaltungen werden wohl die Flächen der Radialwände selbst vergrößert, aber nicht die Berührungsflächen an einander stossender Epidermiszellen. Die Faltungen haben dagegen eine andere Function, die darin besteht, dass sie in ihrer Form als dreiseitige Träger eine wirksame Aussteifungseinrichtung der zarten Epidermiszellen bilden und so das Collabiren der Wände, vorzugsweise das Eindrücken der Aussenwand bei starker Verdunstung möglichst verhindern.

Dieselbe Wirkung würden selbstverständlich auch andere der Form nach ähnliche Träger ausüben, die ihren Ursprung nicht Faltungen verdanken, sondern die als Verdickungsleisten, welche den Radialwänden ansitzen, aufzufassen wären, wie dies für die Epidermiszellen mancher Blumenblätter wahrscheinlich ist.

Die Epidermiszellen mit gewellten Radialwänden haben offenbar, wie schon erwähnt, zunächst die Bedeutung, eine in tangentialer Richtung widerstandsfähigere Epidermis herzustellen, sie haben ausserdem noch mechanisch dieselbe Wirkung wie die Faltungen oder Verdickungsleisten; denn durch diese Ausbiegungen des oberen Theils der radialen Epidermiszellwände werden ebenfalls derartige, wenn auch nicht so wirksame Stützen, wie sie die Faltungen darbieten, geschaffen.

Wir sehen also, wie sowohl Faltungen als Wellungen für die Festigkeit der einzelnen Epidermiszellen bzw. der ganzen Epidermis von Wichtigkeit sein können.

Die eben mitgetheilten Beobachtungen und Betrachtungen beziehen sich zunächst nur auf die Ausbildung der Epidermis und ihrer Elemente im jugendlichen noch unverdicktem Zustande. Dass gerade in diesem Altersstadium, wo die Blätter oder Stengel noch nicht ihre volle Ausbildung erlangt haben und noch in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, einerseits die Inanspruchnahme der Epidermis auf Zug weit mehr hervortritt und andererseits die zarten nur von einer schwachen Cuticula überdeckten Zellen der Verdunstung mehr ausgesetzt sind, als später, wenn die betreffenden Organe ihr Wachsthum beendet haben, ist sofort einleuchtend.

Fragen wir nun, welches Bild bieten uns solche Epidermiszellen mit ihren gewellten oder gefalteten Radialwänden bei vorge-

schrittenem Dickenwachsthum dar. Zunächst möge der Fall betrachtet werden, wo jene in ihrem äusseren Theile gewellten Epidermiszellwände vorliegen.

Es ist eine mechanische Nothwendigkeit, dass die äusseren stärker wachsenden Parteen der Wände passiv in mehr oder minder regelmässiger Weise wellenförmig hin und her gebogen werden. Durch dieses passive Hin- und Herbiegen entstehen in der gewellten Membran naturgemäss manche Spannungsdifferenzen. An den Stellen, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, erfährt die Membran offenbar einen Druck senkrecht zu ihrer Fläche; an den Stellen jedoch, die zwischen den Maxima und Minima liegen, also an den sogenannten Beugungspunkten der Curve, ist ein derartiger Druck nicht vorhanden. In Fig. 1 geben die an den Punkten m vorhandenen Pfeile die Richtung des Druckes, welchen die Membran durch die Biegung erfährt, und b die Stellen, wo die Beugungspunkte liegen, an. Es ist ausserdem selbstverständlich, dass die Theile, welche an den Stellen der Maxima und Minima auf der convexen Seite liegen, auf Zug, diejenigen dagegen, die auf der concaven Seite liegen, auf Druck in Anspruch genommen werden.

Wir können nun zwar nicht mit Bestimmtheit behaupten, welche Einwirkungen ein passives Hin- und Herbiegen der Radialwände und die offenbar damit verbundenen Spannungsverhältnisse in bestimmten Parteen derselben auf die Art und Weise des Dickenwachsthums ausüben können; aber immerhin kann es als wahrscheinlich hingestellt werden, dass da, wo starker Druck vorherrscht, sich nicht so leicht neue Micelle einlagern werden, als an den Orten, wo solcher Druck nicht vorhanden ist. Es scheint mir eine derartige Annahme erlaubt zu sein, da sie gegen unsere Anschauungen von der Einlagerung neuer Micelle, z. B. beim Wachsthum der Stärkekörner, nicht verstösst. Demnach wären also diejenigen Parteen der gebogenen Membran, welche den Concavitäten an den Stellen, wo die Maxima und Minima liegen, zugekehrt sind, am wenigsten für das Einlagern neuer Micelle geeignet, denn hier ist nicht nur ein Druck senkrecht zur Fläche, sondern auch noch ein solcher in tangentialer Richtung vorhanden. Diejenigen Parteen, welche den Convexitäten zugekehrt sind, erfahren zwar ebenfalls

einen Druck senkrecht zur Fläche, zugleich aber auch einen Zug in tangentialer Richtung, so dass hier eine Einlagerung neuer Micelle schon eher möglich ist. Am besten eingerichtet für das Zustandekommen von Dickenwachsthum sind jedenfalls diejenigen Parteen, die an den Beugungspunkten liegen, wo weder Druck senkrecht zur Fläche der Membran noch auch in der Richtung der Tangente stattfindet.

Allerdings könnte hiernach die Wirkung jener passiven Biegung nur in den ersten Stadien des Dickenwachsthums bestimmend auf die Einlagerung neuer Micelle sein, aber es steht der weiteren Annahme, dass diese anfängliche Wirkung auch für das fernere Dickenwachsthum einen gewissen Einfluss beibehält, zunächst, ehe wir nicht besser darüber unterrichtet sind, Nichts entgegen. Es wäre ein solcher Einfluss als etwas Aehnliches aufzufassen, wie die Einwirkungen, welche die Ausbildung excentrischer Stärkekörner bedingen. Schon die geringste Abweichung vom kugelig concentrischen Bau durch stärkeres Flächenwachsthum einzelner peripherischer Parteen übt, wie Nägeli<sup>1)</sup> aus seinen Untersuchungen folgert, auf die weitere Ausbildung der Stärkekörner einen bestimmenden Einfluss aus.

Die Thatsachen, welche die genauen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und über den Schichtenverlauf im fertigen Zustande ergeben, stimmen mit den gemachten Annahmen vollkommen überein. Verfolgt man die Entwicklungsgeschichte solcher Epidermiszellen, so sieht man in ganz jugendlichen Stadien, dass die radialen Wände der Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung eben sind; erst später treten, allmählig immer stärker werdend, die Wellungen des äusseren Theiles derselben auf.

Beginnt das Dickenwachsthum, so werden stets zuerst die Stellen, wo die Beugungspunkte der Wellencurve liegen, verdickt, sodann theilt sich dasselbe auch denjenigen Parteen der Maxima und Minima mit, die den Convexitäten zugekehrt sind, während die Stellen der Maxima und Minima, die an den Concavitäten liegen, fast ganz unverdickt bleiben. Schreitet das Dickenwachsthum nun noch weiter fort, so entstehen schliesslich Hohlräume, die aus gewissen

---

1) Nägeli: Die Stärkekörner, S. 320 ff.

optischen Gründen wie schief von innen nach aussen gerichtete Tüpfel aussehen. In Folge ihrer Entwicklungsgeschichte liegen sie alternirend rechts und links von der Mittellamelle und grenzen fast direkt an dieselbe an.

Macht man im fertigen Zustande den Schichtenverlauf in dem äusseren Theile der Radialwände durch quellende Mittel, wie verdünnte Säuren, deutlich sichtbar, so entspricht er vollständig dem Bilde, welches man sich auf Grund der Entwicklungsgeschichte und auch rein theoretisch auf Grund der oben auseinander gesetzten Spannungsverhältnisse in den passiv gebogenen Membranen construiren kann (vergl. Fig. 2).

Am zahlreichsten sind die Verdickungsschichten an den Beugungspunkten und an den Stellen, wo die Convexitäten der Maxima und Minima liegen, während dort, wo die Concavitäten liegen, eine Verdickung fast gar nicht vorhanden ist, indem sich die Schichten, die an den Beugungspunkten liegen, nach den Concavitäten auskeilen und somit jene engen vielfach als Tüpfel beschriebenen Kanäle bilden.

Die Art und Weise des Dickenwachsthums, wie sie eben beschrieben wurde, giebt nur Aufschluss über die Entstehung von tüpfelähnlichen Gebilden, wenn man die Radialwände und ihre weitere Ausbildung auf Flächenschnitten untersucht. Es bleibt deshalb noch übrig, auch diese Verhältnisse, wie sie sich in der Profilansicht, also auf Querschnitten finden, zu besprechen.

Betrachtet man zunächst wiederum die jüngsten Stadien, so findet man, dass der Querschnitt der Epidermiszellen etwa die Form eines Rechtecks hat. In den darauf folgenden Alterszuständen, in denen zwar die Wellungen der Radialwände schon vorhanden, die letzteren aber noch unverdickt sind, zeigen die Querschnitte der Zellen, je nachdem sie durch die Wellung der einen oder beider Radialwände durchgegangen sind, etwa die Form eines Trapezes bezw. Rhomboides.

Vergegenwärtigt man sich, in welcher Weise die Aussenwände der Epidermiszellen während des Zustandekommens der Wellungen an den Radialwänden sich verhalten, so wird man sofort einsehen, dass dieselben in einzelnen Partieen auf Zug, in anderen Partieen auf Druck und zwar in tangentialer Richtung in Anspruch genommen

werden. Da, wo die Maxima und Minima der Wellencurve liegen, wird die Aussenwand derjenigen Zelle, welcher die Concavität der Wellung zugekehrt ist, gezogen, derjenigen dagegen, in welche die Convexität hineinragt, gedrückt werden. Da aber die Aussenwände solchen Zug- und Druckwirkungen jedenfalls Widerstand entgegensetzen, so wird die gewellte Fläche nicht genau mit der oben in rein theoretischer Weise definirten windschiefen Fläche zusammenfallen, sondern es werden sich in ihren äussersten Partien, wo sie an den Aussenwänden ansitzt, geringe Abweichungen davon bemerklich machen.

Die Abweichungen müssen sich darin kundgeben, dass die Radialwände in den Wellungen auf dem Querschnitte nicht als gerade Linien unter spitzem Winkel an die Aussenwände ansetzen, sondern dass sie in ihrem äussersten Theile leicht gebogen sind. Man kann dieses, zunächst durch theoretische Gründe geforderte Resultat des Widerstandes, den die Aussenwände der Wellung in den Radialwänden entgegensetzen, auf jedem Querschnitt durch derartige Epidermiszellen anatomisch bestätigt finden. Die Wirkung der Biegungen, deren Concavitäten und Convexitäten nach derselben Seite wie die der betreffenden Wellungen liegen, auf das Dickenwachsthum der Radial- und Aussenwände wird nach dem oben Mitgetheilten eine ganz ähnliche sein, wie diejenige, welche durch die passiven Biegungen in den Wellungen an den Radialwänden allein hervorgerufen wird; denn jene durch den Widerstand der Aussenwände bedingten Biegungen sind ja ebenfalls rein passiver Natur.

Betrachten wir nun, wie sich der Verlauf des Dickenwachsthums gestalten wird.

In Fig. 3 wird durch die Pfeile die Richtung angegeben, wo nach den eben besprochenen Einwirkungen der stärkste Druck senkrecht zur Fläche stattfindet, ausserdem ist einleuchtend, dass der am Scheitelpunkt der Concavität liegende Theil der Fläche am stärksten in tangentialer Richtung gedrückt wird. Hier also wird eine Einlagerung neuer Micelle am meisten auf Widerstand stossen. Dieser Widerstand wird mehr und mehr abnehmen, je weiter die Partien der Aussen- und Radialwand von dem Scheitelpunkt der Concavität entfernt sind. Für die Aussenwand ist dieses sofort ersichtlich, bei der Radialwand verhält sich die Sache deshalb so,

weil nach innen die Wellencurven immer flacher werden und schliesslich in der Mitte der Wand in eine gerade Linie übergehen. Je flacher aber die Wellenlinien werden, desto schwächer wird der Druck in den concaven Partien in tangentialer Richtung wirken. Aus allen diesen Gründen muss also der aus diesen mannigfaltigen Spannungsverhältnissen in den Radial- und Aussenwänden resultirende tüpfelähnliche Canal ungefähr die Form eines Kegels erhalten, der nach aussen abgestumpft ist.

Die Axe des Kegels wird etwa mit der Halbirungslinie des kleinsten Winkels, den die gewellte Radialwand mit der Aussenwand bildet, zusammenfallen.

Alle diese zunächst aus theoretischen Folgerungen gewonnenen Resultate finden bei genauer anatomischer Untersuchung der fertigen Zustände sowohl als auch durch die Entwicklungsgeschichte ihre volle Bestätigung. Nur auf Grund dieser Uebereinstimmung der theoretischen Annahmen und der wirklichen Verhältnisse schien es mir gerechtfertigt zu sein, eine derartige Erklärung für jene eigenthümlichen Tüpfelbildungen zu geben, nach welcher sie ihrer Entwicklungsgeschichte nach Nichts mit den echten der Diosmose dienenden Poren zu thun haben, sondern als eine naturgemässe Folge anderer zweckdienlicher Einrichtungen aufzufassen sind.

Die Mehrzahl der Tüpfel auf Aussenwänden von Epidermiszellen, die bisher bekannt geworden sind, ist zurückzuführen auf Wellungen der Radialwände. Allgemein verbreitet finden sich dieselben in der Familie der Gräser. Sowohl die Epidermis der Stengel wie die der Blätter und Blattscheiden ist mit solchen Poren in den Wellungen der Radialwände versehen. Dadurch, dass in älteren Stadien diese Wände verhältnissmässig stark verdickt werden, hat es bei oberflächlicher Betrachtung oft den Anschein, als ob gar keine Wellungen vorhanden wären. Man kann jedoch stets bei genauer Untersuchung den welligen Verlauf der Mittellamelle nachweisen.

Die Angabe Mohl's, dass bei *Elymus arenarius*<sup>1)</sup> nicht blos in den Wellungen sich Poren vorfinden, sondern dass solche auch auf der übrigen Aussenfläche zerstreut seien, kann ich nicht bestätigen.

---

1) Ueber die Cuticula der Gewächse. Verm. Schriften S. 262.  
Jahrb. f. wiss. Botanik. XIV.

Es ist diese Angabe Mohl's, die sehr oft citirt worden ist, ebenso auf einem Irrthume zurückzuführen, wie seine in derselben Abhandlung<sup>1)</sup> gemachte Bemerkung über *Hakea gibbosa*, die bekanntlich Nägeli bereits berichtigt hat.

Die Poren, welche Mohl bei *Elymus arenarius* auf der Aussenwand gesehen haben will, gehören derselben gar nicht an, sondern es sind diejenigen, welche sich auf den Innenwänden der Epidermiszellen vorfinden. Da der Zwischenraum zwischen Aussen- und Innenwand ein sehr geringer ist, so hat es auf Flächenschnitten, zumal bei schwächerer Vergrößerung, den Anschein, als ob die Poren sich in der Aussenwand befänden. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man den wahren Sachverhalt sofort; man sieht ausserdem noch, dass da, wo Bastbündel direct unter der Epidermis liegen, stets ein schief gestellter spaltenförmiger Tüpfel der Bastzellwand mit dem kreisrunden der Epidermiszellwand correspondirt. Ein solches Verhalten wäre natürlich nicht möglich, wenn sich die Tüpfel wirklich auf der Aussenwand befänden. Auch Quer- und Längsschnitte lassen nicht den geringsten Zweifel darüber bestehen, dass die Angabe Mohl's auf einem Irrthum beruht.

Ganz dasselbe gilt für alle anderen Gräser, welche ich untersuchte. Soweit mir bekannt geworden ist, macht nur *Bambusa*, worauf ich später noch zu sprechen kommen werde, darin eine Ausnahme.

Ebenso wie die Gräser verhalten sich sehr viele Juncaceen und Cyperaceen. Unter den Farnkräutern besitzen nach den Angaben von Mettenius manche Hymenophylleen derartige Poren. Auch bei den anderen Abtheilungen der Farnkräuter ist die Wellung sowohl der ganzen Radialwände als auch nur des äusseren Theiles derselben in den Epidermiszellen der Blätter eine häufige Erscheinung. In all den Fällen, wo nur Wellungen des äusseren Theiles der Radialwände auftreten, finden sich in älteren Zuständen je nach der geringeren oder stärkeren Verdickung der Wände engere oder weitere bei durchfallendem Lichte röthlich aussehende Stellen, die den bei Gräsern, Juncaceen u. s. w. vorhandenen Poren vollkommen analog sind. Weitere Beispiele solcher Poren bieten die Equiseten

---

1) a. a. O. S. 264.

und manche Coniferen, hauptsächlich die Arten der Gattung *Abies* dar.

Eine eigenthümliche Gestalt besitzen die Epidermiszellen der Blätter von *Amaryllis formosissima*.

Hier sind die Wellungen nur auf die schmalen Querwände beschränkt, die Längswände bleiben vollkommen gerade. An den Stellen, wo zwei Epidermiszellen in der Vertikalrichtung aneinander stossen, ist die trennende Querwand in ihrem äusseren Theile ein- oder zweimal wellig hin und her gebogen. Diese Wellungen greifen gewöhnlich auf die darüber oder darunter liegende, nicht selten jedoch auch auf die rechts und links angrenzenden Epidermiszellen über. Das weiter vorschreitende Dickenwachsthum führt dann ebenfalls zur Bildung porenähnlicher Canäle.

Auch da, wo Epidermiszellen mit den Querwänden an Spaltöffnungen anstossen, finden sich häufig derartige Tüpfel vor.

Unter den Dicotylen ist eine ziemliche Anzahl von Pflanzen bekannt, die ebenfalls solche Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen besitzen. De Bary giebt in seiner vergl. Anatomie<sup>1)</sup> eine Reihe solcher Pflanzen an, ebenso Kraus in seiner Abhandlung „Ueber den Bau der Cycadeenfiedern“.<sup>2)</sup>

In all den angeführten Fällen lässt sich das Vorkommen von Poren auf frühere vorhandene Wellungen zurückführen.

Wesentlich Neues bieten daher alle diese Pflanzen nicht dar, weder in der Entwicklungsgeschichte noch in der späteren Ausbildung der Poren. Von der Stärke der Wellung im Jugendzustande ist es natürlich abhängig, ob im fertigen Zustande die Poren als enge Canäle oder nur als schwache Andeutung davon vorhanden sind. Ich halte es für unthunlich, jeden einzelnen Fall näher zu beschreiben, da hierzu fortwährend Wiederholungen nöthig wären; auch schien es mir überflüssig zu sein, noch mehr Beispiele anzuführen, da es mir weniger darum zu thun war, neue Thatfachen, die nichts wesentlich Neues darboten, beizubringen, als vielmehr darum, für die bereits bekannten auf Grund der Entwicklungs-

---

1) S. 74.

2) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV, S. 318, 319.

geschichte sowohl als auch der Betrachtung der fertigen Zustände eine ungezwungene Erklärung zu geben.

Eine andere Art von Tüpfeln an der Aussenseite von Epidermiszellen ist, wie bereits oben erwähnt wurde, auf das Vorkommen von Faltungen zurückzuführen. Betrachten wir nun den Verlauf des Dickenwachstums, wie er sich hierbei gestalten wird.

Die Fälle von Faltungen, welche mir bei meinen Untersuchungen bekannt geworden sind, ebenso diejenigen, welche Mettenius bei den amphimorph-divaricaten Zellen der Hymenophyleen angiebt, sind alle zugleich von schwachen Wellungen der Radialwände begleitet. In sehr jugendlichen Stadien zeigen sich noch keine Faltungen, sondern es sind nur schwache Wellungen vorhanden. Diese Wellungen nehmen jedoch nicht weiter an Stärke zu, sondern es bildet sich an dem Scheitelpunkte jedes Wellenberges eine mehr oder weniger in das Lumen hervorragende Faltung.

Es sind also auch wieder ganz ebenso, wie bei den Wellungen allein, die Parteen der Wände, wo die Concavitäten der Wellungen liegen, am wenigsten geeignet für die Einlagerung neuer Micelle. Etwas anders gestaltet sich jedoch die Verengung der zwischen einzelnen Faltungen enthaltenen dreiseitig prismatischen Zwischenräumen, da hier von Beugungspunkten der Wellencurve in dem Sinne, wie oben, nicht die Rede sein kann. Die Verhältnisse sind deshalb hier etwas einfacher. Die durch Faltung hervorgerufenen dreiseitigen Stützen werden sich nach beiden Seiten hin gleichmässig verdicken, so dass der dazwischen liegende Raum immer enger wird. An den Stellen jedoch, wo die Concavität der ursprünglich vorhandenen Wellungen liegt, wird das Dickenwachsthum der Radialwand weniger lebhaft vor sich gehen. Das Resultat wird also auch hier ein ähnliches wie bei den Wellungen sein, indem schliesslich durch einen derartigen Verdickungsprozess ebenfalls enge Hohlräume geschaffen werden, die in die verdickten Radial- und Aussenwände hineinragen. Sie werden von der Fläche gesehen aus optischen Gründen einen röthlichen Schimmer zeigen und in Folge dessen wie echte Poren aussehen. Ungefähr dasselbe würde wohl auch erfolgen, wenn jene Stützen nicht auf Faltungen zurückzuführen, sondern als

Verdickungsleisten, die den radialen Wänden ansitzen, aufzufassen wären.

Wie aus den obigen Literaturangaben zu sehen ist, hat bereits Mettenius eine ganze Reihe solcher Tüpfelbildungen bei Hymenophyllen nachgewiesen.

Ich kann diesen Beispielen noch *Picea exelsa* und einige andere *Picea*-Arten, ferner *Equisetum hiemale* hinzufügen. Bei dieser *Equisetum*-Art kommen allerdings auch noch netzartige Verdickungen vor, die mit jenen Stützen in Zusammenhang stehen, worauf ich später noch zurückkommen werde. Ausserdem kann ich für *Equisetum hiemale* nicht als sicher hinstellen, dass die dreiseitigen Stützen als Faltungen zu betrachten sind, da es mir nicht gelang, durch Quellungsmittel dieselben in Wellungen überzuführen oder eine scharf abgegrenzte Mittellamelle zu unterscheiden. Da es aber wie ich bereits zeigte, für den Verdickungsmodus ziemlich gleichgültig ist, ob Faltungen oder leistenartige Verdickungen vorliegen, so sind diese Fälle immerhin hierher zu rechnen, zumal auch hier immer erst schwache Wellungen auftreten. Auf jedem Wellenberg bildet sich dann ganz wie bei *Picea* eine solche Stütze, wodurch ein regelmässiges Alterniren der Tüpfel im fertigen Zustande hervorgerufen wird.

An den oberirdischen Stengeln von *Equisetum hiemale* kommen übrigens auch Tüpfel vor, welche Wellungen allein ihren Ursprung verdanken; jene dreieckige Stützen sind hier nicht vorhanden.

Je älter die Blätter von *Picea* werden, desto weniger deutlich werden die Tüpfel, da sich die Verschiedenheit des Dickenwachstums allmählig auszugleichen scheint, so dass schliesslich nur noch schwache zackenartige Ansätze an den Radialwänden zurückbleiben. Ganz dasselbe Verhalten, wie bei *Picea*, habe ich auch bei einer nicht näher bestimmten Art von *Cunninghamia* gefunden, nur bin ich auch hier nicht sicher, ob die dreiseitigen Stützen Faltungen oder Verdickungsleisten sind.

Es gibt nun noch, wie bereits erwähnt wurde, einen dritten Fall von Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen, bei dem dieselben ebenfalls die Folge einer anderen nützlichen Einrichtung im Baue der Epidermiszellen sind. Nicht blos solche Stützen, wie sie im Vorhergehenden beschrieben wurden, dienen dazu, die Epi-

dermis gegen die schädlichen Wirkungen starker Verdunstung zu schützen, sondern auch noch andere Aussteifungseinrichtungen haben diesen Zweck. So können netzartige Verdickungen oder Faltungen der Aussenwände im jugendlichen Stadium einen ebenso wirksamen Widerstand gegen Collabiren oder Eindrücken der Wände leisten.

Solche netzartige Verdickungen oder netzartige Faltungen scheinen seltener vorzukommen wie die Wellungen und Faltungen der Radialwände; sie finden sich vorzugsweise in den Blättern mancher Cycadeen, Coniferen und an manchen Partien der Equisetenhalme, ausserdem nach Mettenius bei vielen Hymenophyllen.

Die Art und Weise, wie in Folge der netzartigen Verdickungen schliesslich enge Porenkanäle entstehen, ist aus dem Verlauf des Dickenwachstums leicht zu erkennen. In ganz jugendlichen Stadien sind die Maschen zwischen den netzartigen Verdickungsleisten noch ziemlich weit, bei fortschreitendem Dickenwachstum werden dieselben immer enger und schliesslich entstehen im fertigen Zustande jene engen Tüpfel.

Das beste Beispiel für diese Art von Poren bieten die Blätter der *Cycas*-Arten. Sowohl in den Epidermiszellen der Blätter als auch in denen der Blattstiele finden sich zahlreiche meist längs der Radialwände verlaufende Poren in den Aussenwänden. Auf Quer- und Längsschnitten sieht man deutlich, dass Porenkanäle, ungefähr von der Form abgestumpfter Kegel, in die ziemlich starken Verdickungen der Aussenwände hineinragen. Dieselben reichen aber niemals bis direkt an die Cuticula, sondern gehen kaum bis über die Hälfte der Verdickung hinaus. Macht man durch Quellungsmittel auf Querschnitten den Schichtenverlauf sichtbar, so zeigt sich, dass nicht, wie bei echten Poren, die Verdickungsschichten an den Wandungen der Porenkanäle plötzlich abbrechen, sondern dass sie sich ganz allmählig auskeilen; dass die Verdickungsschichten verlaufen, wie es in Fig. 8 dargestellt ist.

Diese Art der Verdickung stimmt mit der Entwicklungsgeschichte vollkommen überein. Schon in ziemlich jungen Stadien zeigen sich in den Epidermiszellen und zwar nicht blos in den Aussenwänden, sondern auch an den radialen und Innenwänden netzartige Verdickungen mit weiten Maschen, so dass also die Epidermiszelle eine ähnliche Structur besitzt, wie sie sich in den netzfaserartig verdickten

Tracheiden findet. Die Netzfaseru der Aussenwand werden nun mit zunehmendem Dickenwachsthum stärker und verbreitern sich ausserdem, so dass die zwischen ihnen befindlichen Maschen allmählig immer enger werden und schliesslich im fertigen Zustande als enge Porenkanäle erscheinen. Die Art ihrer Entstehung erklärt auch, weshalb sie vorzugsweise längs der Radialwände auftreten, denn die gegenseitigen Vereinigungen der von den Radialwänden immer einzeln ausgehenden Netzfaseru liegen regelmässig in der Mitte der Aussenwand und es treten hier zwischen den einzelnen Faseru nur selten Maschen auf.

Derartige netzartige Verdickungen sind unter den Cycadeen, soweit mir bekannt geworden ist, nur bei Arten der Gattung *Cycas* vorhanden; die übrigen Gattungen besitzen dieselben nicht. Bei *Stangeria paradoxa* finden sich zwar Poren in den Aussenwänden, aber dieselben sind nicht auf netzartige Verdickungen, sondern auf Wellungen der Radialwände zurückzuführen, wie auch schon aus der von Kraus gegebenen Abbildung ersichtlich ist. Es finden sich in Folge der Wellungen Poren, die längs der Radialwände verlaufen und ganz mit den bereits beschriebenen bei Gräseru u. s. w. übereinstimmen.

Auch bei manchen Coniferen sind derartige netzartige Verdickungen vorhanden. Sie finden sich in den Blättern mehrerer *Pinus*-Arten, *P. silvestris*, *P. Cembra*, *P. Pumilio*, ferner bei *Cedrus Deodora*; jedoch sind nicht alle Oberhautzellen mit derartigen Verdickungen der Aussenwände versehen, sondern nur diejenigen, welche in der Nähe der Spaltöffnungen liegen. In den anderen Epidermiszellen sind allerdings ebenfalls Poren auf den Aussenwänden vorhanden, aber dieselben entstehen durch Wellung der Radialwände und stehen deshalb längs der letzteren. Auf den übrigen Parteeu der Aussenwände finden sich keine Poren, obwohl es auf Flächenschnitten oft den Anschein hat, als ob Tüpfel vorhanden wären. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich stets, dass es, ähnlich wie *Elymus arenarius*, die Poren der Innenwand sind, welche die Täuschung veranlassen.

Die in der Nähe von Spaltöffnungen liegenden Zellen haben im jugendlichen Zustand sehr weite Maschen zwischen den Netzfaseru und die letzteren sind ganz schmal; dabei sind die Netzfaseru gewöhnlich sehr unregelmässig angeordnet, so dass die Maschen bald

breit spaltenförmig, bald auch mehr kreisförmig erscheinen. In Fig. 5 sind die betreffenden Zellen von *Pinus silvestris* dargestellt. Später werden die Maschen ganz wie bei *Cycas* allmählig enger und schliesslich bleiben nur noch schmale Spalten oder enge Löcher übrig.

In einigen Fällen war es mir sehr wahrscheinlich, dass das weiter vorgeschrittene Dickenwachsthum sogar zum Verschliessen der Poren führe, da beim Einlegen der Schnitte in Schwefelkohlenstoff oft in einige Poren der Zelle diese Flüssigkeit sofort eindrang, in andere dagegen nicht. Erst nachdem die Schnitte längere Zeit, etwa einen Tag, in Schwefelkohlenstoff gelegen hatten, waren alle Poren damit gefüllt.

Noch deutlicher zeigte sich dieses Verhalten bei den Knospen-schuppen einiger *Pinus*-Arten, an deren Epidermis ebenfalls solche durch anfänglich netzartige Verdickungen hervorgerufene Poren vorhanden sind. Sofort nach dem Einlegen war etwa nur die Hälfte der Poren mit Schwefelkohlenstoff erfüllt, die übrigen hatten das frühere röthliche Aussehen beibehalten und erst, nachdem die Schnitte etwa einen Tag lang oder noch länger in der Flüssigkeit gelegen hatten, zeigte sich die charakteristische schwach bläuliche Farbe, wie sie durch das Eindringen von Schwefelkohlenstoff in Porenkanäle hervorgerufen wird. Die Schnitte wurden stets erst längere Zeit mit Aether behandelt und dann erst in Schwefelkohlenstoff gelegt.

Der Umstand, dass der Schwefelkohlenstoff unter solchen Verhältnissen in manchen Poren erst nach längerer Zeit, in andere dagegen, die derselben Zelle angehören, sofort eintritt, spricht dafür, dass die ersteren durch das Dickenwachsthum zum Theil verschlossen wurden. Man muss annehmen, dass der Schwefelkohlenstoff nach längerer Zeit durch die Zellmembran hindurch zu dringen und so die vorhandene Höhlung auszufüllen vermag, was ja sehr leicht möglich ist. Obwohl hiernach ein Verschluss der Poren als wahrscheinlich anzusehen ist, so kann es doch nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit anatomisch bestätigt werden; es ist mir nicht gelungen, auf Quer- oder Längsschnitten diese Frage sicher zu entscheiden.

Auch bei einigen *Equiseten* finden sich Tüpfel in den Aussenwänden der Epidermiszellen; wie schon oben erwähnt wurde, sind die Radialwände in ihrem äusseren Theile stark gewellt und es

treten in Folge dessen im fertigen Zustande in allen Epidermiszellen Poren auf, die denen bei den Gräsern ganz analog sind. Ausserdem aber besitzen manche Equiseten, z. B. *E. hiemale*, *E. variegatum*, *E. limosum* auch noch an bestimmten Stellen des Stengels netzartige Verdickungsleisten an der Aussenwand der Oberhautzellen.

Am schönsten sind diese ausgebildet am Rhizom von *E. hiemale*. Wellungen der Radialwände sind auch hier anfänglich vorhanden, später gehen aber, ähnlich wie bei den Coniferen, von jedem Wellenberg aus Verdickungsleisten quer über die Aussenwände hinweg nach den Wellungen der anderen radialen Längswand der Zelle.

Diese Verdickungsleisten werden bald ziemlich stark, so dass die Zelle aussieht, als wenn sie in lauter niedrige Querrächer getheilt wäre. Die Leisten bilden jedoch nicht immer nur eine solche leiterartige Verdickung der Aussenwand, sondern sie verbinden sich auch öfters und gewähren dann mehr das Aussehen eines Netzes mit kleineren und grösseren Maschen. Im fertigen Zustande finden sich die Maschen oder Spalten zwischen den Verdickungsleisten stark verengt, so dass sie ein ähnliches Bild geben, wie die spaltenförmigen Poren der den Spaltöffnungen benachbarten Zellen der Pinus-Arten. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei *E. variegatum* und *E. limosum* an denjenigen Particen der Stengel, die in der Nähe der Scheiden liegen oder von denselben bedeckt sind, also direct über den Stellen, wo das intercalare Wachsthum stattgefunden hat.

Eine eigenthümliche Art der Verdickung ist noch zu erwähnen, die sich an den Aussenwänden der Blattepidermiszellen einiger Epacrideen, Arten der Gattungen *Epacris* und *Leucopogon*, vorfinden. Am deutlichsten zeigt dies *Epacris paludosa*. Zunächst sind hier ebenfalls Wellungen des äusseren Theils der Radialwände vorhanden und deshalb in älteren Stadien Poren, die mit denen der Gräser übereinstimmen. Ausserdem aber finden sich zahlreiche sehr verschiedenartig gestaltete porenähnliche Spalten auf der übrigen Aussenwand. Sie besitzen fast nie einen kreisförmigen Umriss, sondern in den meisten Fällen die Form von unregelmässigen nach allen Richtungen hin verlaufenden Spalten. Von der Fläche gesehen bietet

die Epidermis der Blätter etwa das Bild dar, wie es in Fig. 6 dargestellt ist.

Nicht selten laufen diese Spalten von den in den Wellungen sich befindenden Poren aus. Auf Querschnitten sieht man, dass die Spalten nicht bis an die hier sehr mächtige Cuticula, sondern nur etwa bis zur Hälfte der Verdickungsschichten gehen. (Vgl. Fig. 7.)

Macht man durch Quellungsmittel den Schichtenverlauf sichtbar, so zeigt sich sehr deutlich, dass die einzelnen Schichten in mehr oder weniger stark gebogenen Wellenlinien an den Stellen, wo jene Spalten sich vorfinden, verlaufen und sich nicht plötzlich sondern ganz allmähig an der Wandung der Spalten auskeilen. Auch ist die Weite der Spalten, da, wo sie an das Lumen der Zelle angrenzen, gewöhnlich doppelt so gross, als an ihren nach aussen liegenden Enden. In jungen Stadien sind diese Spalten auch etwa doppelt so weit wie später, so dass die Verdickung der Aussenwand auch hier als eine netzartige, aber sehr unregelmässige anzusprechen ist. Aehnliche finden sich bei *Epacris grandiflora* und *E. splendens*, doch sind hier, hauptsächlich bei der letzteren Art, die Spalten enger wie bei *E. paludosa*. Bei der anderen bereits genannten Gattung *Leucopogon* ist die Verdickung der Aussenwand noch eigenthümlicher wie bei *Epacris*. Man findet hier verschiedene Fälle; entweder ist die Aussenwand in ihrer ganzen Ausdehnung gegenüber den Seitenwänden verhältnissmässig schwach verdickt oder es laufen ein oder zwei, selten mehrere breite Verdickungsleisten auf derselben hin, die sich meist an einigen Stellen vereinigen.

In dem letzteren Falle entstehen Spalten, die gewöhnlich sich über die ganze Länge der Aussenwand erstrecken. Ausserdem ist die ganze Epidermis mit einer sehr starken Cuticula bedeckt, die an ihrer Innenseite zahlreiche Risse und Spalten besitzt, in welche die Cellulosemembran der Aussenwand hineinragt. Hierdurch gewinnt es auf Flächenschnitten den Anschein, als ob zahlreiche mannigfaltig gestaltete kleine Poren in den Aussenwänden vorhanden wären, da durch das Eindringen der schwächer lichtbrechenden Cellulose in die Cuticula die Risse und Spalten der letzteren ein röthliches Aussehen bekommen, ähnlich wie dies bei *Hakea gibbosa* der Fall ist.

Untersucht man die Epidermiszellen von *Leucopogon Cunninghamii*

auf Querschnitten, so sieht man sofort, dass die Cuticula sehr zerrissene Contouren zeigt und die Cellulose stets diese Unebenheiten ausfüllt.

Aehnlich wie *Leucopogon Cunninghamii* verhält sich auch *L. Richii*. Auch diese Art der Verdickung, wie wir sie bei *Leucopogon* und *Epacris* finden, ist nicht als eine solche aufzufassen, die etwa den Verkehr der Epidermiszellen mit der angrenzenden Luft erleichtern soll.

Eine derartige Erleichterung würde gänzlich verhindert werden durch die starke Cuticula, und dies ist auch erklärlich, wenn man bedenkt, dass gerade die genannten Epacrideen in den trockensten Gegenden einheimisch sind.

Alle im Vorhergehenden besprochenen Fälle von Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen lassen sich also in ganz ungezwungener Weise erklären, ohne dass man etwa anzunehmen brauchte, diese Tüpfel hätten dieselbe Function wie die im Innern der Gewebe vorkommenden und ohne dass man daraus denselben Schluss, wie Hofmeister (l. c. p. 171), ziehen müsste.

Immerhin bleiben aber noch zwei Fälle übrig, bei denen man eine derartige Erklärung nicht zu geben vermag. Es sind dies zunächst die bereits erwähnten Poren in den Epidermiszellen des Stengels und der Blattscheiden von *Bambusa* und sodann diejenigen, welche in der Epidermis der Luftknollen mancher Orchideen sich finden. Bei *Bambusa* sind sowohl an den Blattspreiten wie auch an den Stengeln und Blattscheiden die Radialwände der Epidermiszellen in ihrem äusseren Theile gewellt und aus diesen Wellungen resultiren im fertigen Zustande dieselben porenähnlichen Gebilde wie bei den übrigen Gräsern. Ausserdem aber finden sich noch Tüpfel auf den übrigen Partien der Aussenwände mit Ausnahme derjenigen die der Blattspreite angehören. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergibt, dass die Entstehung und auch die weitere Ausbildung derselben vollkommen übereinstimmt mit derjenigen der echten Poren.

Es werden in sehr jungen Stadien schon kleine kreisrunde Stellen sichtbar, an denen die Wand sich nicht weiter verdickt; im fertigen Zustande sind die Poren oft verzweigt und durchsetzen die Verdickungsschichten, die sich an den Porenwandungen plötzlich aus-

keilen, ziemlich senkrecht. Auf dem Querschnitt erscheinen die Poren, da die Wände convex nach aussen gewölbt und die Verdickungsschichten demgemäss in Bogen verlaufen, als enge Kanäle, die wie orthogonale Trajectorien zu den Curven der Verdickungsschichten ähnlich wie die Risse in einem Stärkekorn verlaufen. Da die ganzen Wände sehr stark verkieselt sind, so ist wohl auch hier nicht anzunehmen, dass die Poren in den älteren Stadien dieselbe Function wie echte Tüpfel haben; ausserdem aber wären, wenn durch dieselben etwa eine Verbindung mit der äusseren Luft erzielt werden sollte, Stengel und Blattscheiden viel weniger zu einem derartigen Verkehr geeignet wie Epidermis der Blattspreite; an der letzteren sind aber solche Poren nirgends zu finden.

Im jugendlichen Zustande, wo eine Verkieselung der Epidermiszellwände noch nicht eingetreten ist, dieselben auch noch weniger verdickt sind, liegen Scheiden und Stengel ganz eng aneinander, die Cuticula ist noch sehr zart und zwischen den aufeinanderliegenden Scheiden und auch zwischen dem Stengel und der umschliessenden Scheide kann in Stadien, in denen diese Organe noch im lebhaften Wachsthum begriffen sind, recht wohl eine Diosmose des Zellsafts in den Epidermiszellen der direkt aneinanderstossenden Stengel und Scheiden stattfinden.

Später, wenn dieselben ausgebildet und ihre Wände stark verkieselt sind, ist natürlich ein solcher Verkehr nicht mehr möglich und die noch vorhandenen Poren sind höchst wahrscheinlich als funktionslos zu betrachten.

Ebenso wie bei *Bambusa* verhält sich die Sache bei den Luftknollen einiger Orchideen aus den Gattungen *Oncidium*, *Stanhopea*, *Lycaste*, *Gongora*. Die Radialwände der Epidermiszellen sind hier ebenfalls gewellt, aber nicht blos in ihrem äusseren Theile, sondern auf der ganzen Fläche. Poren, durch Wellungen hervorgerufen, können also hier nicht vorkommen, obwohl es im fertigen Zustande an manchen Stellen so scheint. In jungen Stadien sind die Wände sehr dünn und die Cuticula sehr zart; bei eintretendem Dickenwachsthum bleiben kleine kreisrunde Stellen der Aussenwände so dünn wie früher; wird die Wand noch weiter verdickt, so entstehen schliesslich die engen Porenkanäle, wie sie sich im fertigen Zustande vorfinden. Da diese Poren oft sehr nahe an den Radialwänden und

zwar hauptsächlich an den concaven Stellen der Wellungen auftreten, so kommen sie später in die Verdickungsschichten derselben zu liegen und gehen so, da sie zugleich mit dem Lumen in Verbindung bleiben, schief von innen nach aussen. Sie sehen also ganz ähnlich aus, wie die durch Wellungen des äusseren Theils der Radialwände entstandenen.

Die Luftknollen dieser Orchideen sind nun stets in ihrer Jugend von dicht anliegenden Blättern eingehüllt, dabei sind die Aussenwände der Epidermiszellen noch äusserst zart. Es ist also auch hier ein diosmotischer Verkehr zwischen den Knollen und den umgebenden Blattorganen leicht möglich, für das Vorhandensein eines solchen spricht auch der Umstand, dass sich stets in den Jugendstadien zwischen den Knollen und den umgebenden Blättern eine schleimige Flüssigkeitsschicht vorfindet.

Sind die Knollen ausgewachsen, so fallen die sie umgebenden Blätter ab und die Epidermiszellen sind nunmehr mit einer ausserordentlich starken Cuticula überdeckt. Die ursprünglich nützlichen Poren in den Cellulosewänden sind in diesem Zustand noch als enge Canäle vorhanden, aber jedenfalls functionslos. Die Epidermiszellen der Blätter besitzen bei keiner der vorgenannten Orchideen solche Poren.

---

### Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Schematische Darstellung einer gewellten Radialwand von aussen gesehen. Die Richtung der Pfeile giebt an, wo in Folge der Biegung der stärkste Druck senkrecht zur Fläche der Membran vorhanden ist. *b* Beugungspunkte der Curve; *m* Maxima und Minima derselben.

Fig. 2. Schematische Darstellung vom Verlaufe des Dickenwachstums in einer gewellten Radialwand von aussen gesehen. Die einzelnen Linien geben die aufeinanderfolgenden Stadien des Dickenwachstums an. Die breiteste Linie stellt die Mittellamelle und den früheren Verlauf der noch unverdickten Membran dar.

Fig. 3. Schematische Darstellung einer mit gewellten Radialwänden versehenen Epidermiszelle im Querschnitt. Die Richtung der Pfeile deutet an, wo der stärkste Druck senkrecht zur Fläche der Membran herrscht.

Fig. 4. Schematische Darstellung des Dickenwachsthum's bei einer Membran, wie sie in Fig. 3 dargestellt ist. Die schraffierte Schicht giebt die Cuticula an.

Fig. 5. Epidermiszellen der Nadeln von *Pinus silvestris*, die in der Nähe der Spaltöffnungen liegen. S Vorhöfe der Spaltöffnungen.

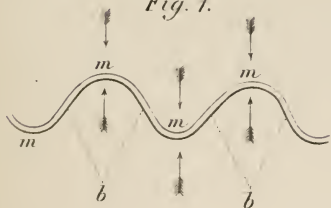
Fig. 6. Epidermiszellen des Blattes von *Epacris paludosa* (Oberseite).

Fig. 7. Querschnitt durch die Epidermis des Blattes von *Epacris paludosa* (Oberseite).

Fig. 8. Querschnitt durch eine Blattepidermiszelle von *Cycas revoluta*, der den Verlauf der Verdickungsschichten zeigt. Die Cuticula ist schraffirt.

---

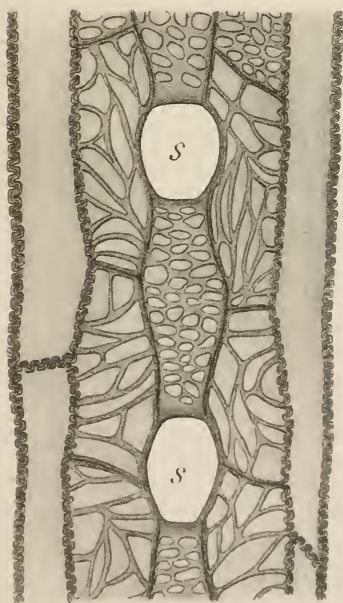
*Fig. 1.*



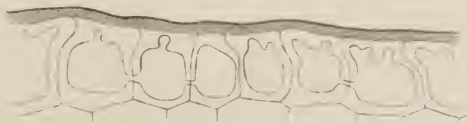
*Fig. 2.*



*Fig. 5.*



*Fig. 7.*



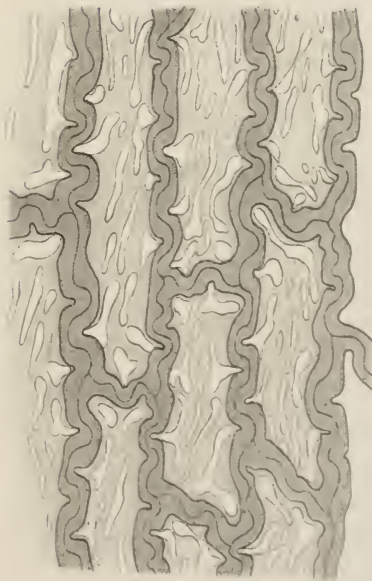
*Fig. 3.*



*Fig. 4.*



*Fig. 6.*



*Fig. 8.*



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Ambronn Hermann

Artikel/Article: [Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen, 82-110](#)