

Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen.

Von

C. Correns.

Mit Tafel XIV u. XV und 2 Holzschnitten.

Einleitende Bemerkungen.

Die Untersuchungen, welche nachfolgenden Mittheilungen zu Grunde liegen, wurden im Winter 1888 in München auf Anregung Professor v. Nägeli's hin begonnen und im botanischen Institut der Universität in Berlin fortgeführt und abgeschlossen.

Es lag weder in meinem Willen noch Können, eine Monographie der Zellwandstructur, nicht einmal eine solche der Streifung zu geben. Mein Hauptziel war, die Ergründung der Natur der Streifung, soweit sie ohne chemische oder mechanische Eingriffe sichtbar ist, eine Reihe anderer Resultate, die Morphologie der Streifung, die Schichtung, Querlamellirung etc. betreffend, ergab sich nebenher. Ich habe ganze Gruppen von oft citirten Beispielen für Streifung zwar nicht untersucht, aber doch hier unerörtert gelassen, trotzdem schwoll die Arbeit mehr an, als ursprünglich beabsichtigt worden war. Es lag das einerseits daran, dass ich das Verständniss des Vorgetragenen nicht durch allzugrosse Kürze gefährden wollte, andererseits daran, dass ich jeden, mir auch nur einigermaassen vernünftig erscheinenden Einwand selbst zu prüfen strebte, um einer Polemik vorzubeugen. Ich hielt es für besser, hierin etwas zu ausführlich als zu kurz zu sein.

Im Allgemeinen tritt bekanntlich die Streifung als ein System gerader, dunkler Linien auf der hellen Zellmembran auf, und die Frage ist zunächst, warum sieht man dunkle Linien auf hellem Grunde? Ehe ich jedoch auf die Ursachen, welche meiner Meinung nach mit Recht zur Erklärung dieser Erscheinung herbeigezogen werden können, eingehe, möchte ich eine ausserhalb derselben liegende Annahme, die „Contactlinien“ Strasburger's besprechen.

Auf diese führt bekanntlich Strasburger sowohl Schichtung als speciell Streifung zurück. So heisst es für die Sklerenchymzellen von *Vinca*¹⁾ . . . „und nehme an, dass es sich hier um die Ausbildung von Schraubenbändern handelt, die einander bis zur Berührung genähert sind. Die dunkleren Linien . . . sind die Contactflächen der Bänder“, für die Tracheiden von *Pinus* (l. c. p. 49) . . . „und fasse dieselbe (die Streifung) als eine schraubige Verdickung der Wand auf. Die Streifen sind im Contact . . .“ und endlich für die Aussenwände der Blattepidermis von *Hyacinthus* (l. c. p. 70) „Wir haben es hier also, in einem Worte, mit queren Balken, richtiger mit den Ring- und Schraubenband-Stücken eines Verdickungssystemes zu thun . . . Die Balken sind einander bis zur vollen Berührung genähert und die feinen Linien zeigen nur die Contactflächen an.“ Dabei wird für *Pinus* und *Vinca* die Uebereinstimmung mit Dippel betont. Wie wir noch sehen werden, hatte Dippel eine andere Vorstellung, die Spiralbänder sind nach ihm gerade nicht im Contact, sondern durch Lücken getrennt, welche die dunklen Streifen bedingen sollen.

Ich halte Strasburger's Ansicht für physikalisch unmöglich. Zwei Schraubenbandstücke, aus derselben Substanz, von gleichem Lichtbrechungsvermögen also, einander bis zur vollen Berührung genähert, lassen überhaupt keine Grenzlinie zwischen sich erkennen, denn es ist nichts da, was eine solche bedingen könnte. Unter „Contactlinie“ versteht man eine Linie, welche durch Reflexion oder Refraction beim Uebertritt der Lichtstrahlen aus einem Medium in ein anderes entstehen. Dabei ist aber immer Voraussetzung, dass die beiden sich berührenden Medien verschiedenes Lichtbrechungsvermögen besitzen! Diese eigentlich selbstverständliche Bedingung für das Zustandekommen von Contactlinien ist auch von

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute p. 65.

Zimmermann¹⁾ bei Besprechung der Ansichten Strasburger's über die Schichtung, speciell über die der Stärkekörner, hervor-gehoben worden. Beruht die Streifung auf der Ausbildung von spiraligen Bändern, sei es von spiraligen Verdickungsleisten oder durch Spaltung einer zusammenhängenden Lamelle, so wird sie nur dadurch sichtbar, dass die Bänder sich nicht berühren, und eine Bezeichnung der dunkeln Linien als Contactlinien entspräche genau dem classischen „lucus a non lucendo.“

Ein gutes Beispiel zur Erläuterung des eben Gesagten hat uns Krabbe in seinem „Beitrag zur Kenntniss der Structur etc.“ (diese Jahrb. Bd. XVIII, p. 368 und Taf. XV, Fig. 33—39) geliefert. Es ist das die „Kappenbildung“ in den localen Erweiterungen der Bastzellen von Apocynen, *Euphorbia palustris* etc. Die successive apponirten Kappen sind am oberen und unteren Ende der Erweiterung durch sich auskeilende, zum Theil mächtige (desorganisirte) Plasmamassen getrennt, dann durch Linien, endlich hören diese Linien plötzlich auf, ohne sich nach aussen oder innen anzulegen. Aus den Plasmamassen an den Polen geht hervor, dass die Lamellen apponirt, nicht differenzirt sind. Wenn sie das sind und wenn die „Contactlinien“ zwischen den successiven Lamellen an und für sich sichtbar wären, so dürfte man die dunklen Grenzlinien zwischen denselben nicht plötzlich aufhören sehen, wie es der Fall ist, sondern sie müssten in sich geschlossene Curven darstellen oder sich an die nächstäusseren anlegen. Aus dem thatsächlich Vorliegenden lässt sich also mit Sicherheit schliessen, dass zwei gleichartige, einander apponirte Lamellen nicht an und für sich durch eine Grenzlinie getrennt erscheinen, sondern dass diese Grenzlinie noch besonders gebildet werden muss.

Damit soll noch nicht gesagt sein, dass dort, wo die dunklen Grenzlinien verschwinden, wirklicher Contact anfängt. Die Grenzlinien könnten sich auch noch in für unsere optischen Hülfsmittel nicht mehr wahrnehmbarer Schmalheit weiter fortsetzen.

Aber auch experimentell lässt sich die Contactlinientheorie stets leicht und definitiv zurückweisen. Man braucht nur das Object auszutrocknen und in einem ungefähr mit der trockenen Membransubstanz im Lichtbrechungsvermögen übereinstimmenden Medium zu untersuchen. Die Streifung ist (in allen von mir untersuchten Fällen)

1) Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, p. 88.

vollkommen oder fast vollkommen verschwunden. Für Contactliuinen läge kein Grund zum Verschwinden vor. Die sich „vollkommen berührenden“ Bänder können sich doch nicht noch vollkommener berühren?

Indem wir daher im Folgenden ganz von der Contactlinientheorie absehen, wollen wir uns zunächst klar zu machen suchen, auf welche Weise überhaupt, von physikalischen Gesichtspunkten aus, das Zustandekommen der Streifung erklärt werden kann. Zunächst leuchtet ein, dass sie nur in einem Wechsel optisch ungleich dichter Substanz beruhen kann (im weitesten Sinne), die in Streifen angeordnet ist. Dieser Wechsel kann nun stattfinden in der Membran selbst oder zwischen der Membran und dem umgebenden Medium, indem Furchen auf der Membran durch letzteres ausgefüllt werden. Je nachdem die Furchen tief oder seicht, das Medium schwächer oder stärker lichtbrechend ist, muss die Streifung schärfer oder schwächer ausgeprägt erscheinen. (Bricht das Medium stärker als die Membran, so erscheinen die Furchen als Vorsprünge, die Leisten als Vertiefungen um so deutlicher, je grösser der Unterschied im Lichtbrechungsvermögen und je tiefer die Furchen sind; bricht es genau gleich stark, so muss die ganze Streifung beim Einbetten verschwinden.) Die erste Möglichkeit ist also die, dass die Streifung durch Furchung, Canellirung der Membran, hervorgerufen ist.

Findet aber der Wechsel zwischen ungleich stark brechenden Streifen (im weitesten Sinne) in der Membran selbst statt, so kann die Differenz im Lichtbrechungsvermögen wieder zwei verschiedene Ursachen haben, es können durch verschiedenen Wassergehalt optisch verschieden dichte Streifen ein und derselben Substanz mit einander abwechseln oder zwei gleichen Wassergehalt, aber an und für sich ungleich starkes Lichtbrechungsvermögen besitzende Substanzen. An die erste Modalität lässt sich als Specialfall die Annahme anschliessen, die Streifung bestehe aus, die ganze Dicke der einzelnen Schichten durchsetzenden, wasserführenden Spalten. Beide lassen sich, gegenüber der Membransculptur, als Membrandifferenzirung zusammenfassen.

Ausser diesen drei Möglichkeiten: I. Membransculptur, II. Membrandifferenzirung in Streifen ungleichen Wassergehaltes aus ein und derselben Substanz und III. Membrandifferenzirung in Streifen aus gleich wasserhaltigen,

an und für sich im Lichtbrechungsvermögen verschiedenen Substanzen kann es meiner Meinung nach keine weitere geben. Dagegen können die einzelnen einfachen Ursachen combinirt gedacht werden (I mit II oder mit III, II mit III und I mit II und III).

Es lassen sich nun sämtliche bis jetzt vorliegende Erklärungsversuche unter eine der drei Möglichkeiten stellen, nur von Wigand und Nägeli ist zuweilen eine Combination von zweien derselben angenommen worden, von ersterem nämlich die von I mit III, von letzterem die von I mit II.

Auf Membransculptur ist die Streifung zurückgeführt worden von Wigand¹⁾, der die Streifung mancher Algenzellmembranen, sowie der Bastfasern von Vinca durch Faltung (unter Hinzunahme chemischer Differenzen) erklärte, vor allem aber von Dippel²⁾, der die Streifung der Tracheiden des Pinusholzes und der Bastfasern von Nerium etc. durch spiralförmige Verdickung entstanden sein liess. Dabei nahm er, wie bereits erwähnt, nicht etwa ein sich Berühren der Spiralbänder an, wie man das aus dem Umstande schliessen könnte, dass Strasburger die Uebereinstimmung seiner Anschauung mit der Dippel's betont, sondern die Verdickungsleisten sind nach ihm durch deutliche Furchen („Lücken“) getrennt, deren Breite derjenigen der Leisten gleichkommen kann. Man vergleiche nur Dippel's Abbildungen, welche Schnitte darstellen, die schräg zur Zellachse und senkrecht zu der Streifenrichtung geführt wurden, Fig. 46, 47 von Pinusholzzellen und Fig. 48 von Neriumbastzellen. Er konnte sich eben nicht ganz der Erkenntniss verschliessen, dass die dunklen Streifen in manchen Fällen für einfache Linien doch etwas zu breit sind.

Auf den Grenzfall, Spalten, die in der imbibirten Membran Wasser führen, scheint Strasburger³⁾ in seiner neuesten Mittheilung die Streifung zurückführen zu wollen. („Ich meine nun, dass . . . weiterhin rein mechanische (!) Vorgänge, wie etwa Volumabnahme durch Wasserverlust, die Ausbildung der Trennungsflächen und somit

1) Ueber die feinste Structur der vegetabilischen Zellenmembranen, in den Schriften d. Gesellsch. zur Beförd. d. gesamm. Naturwiss. zu Marburg 1856.

2) Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Gesellsch., Bd. X.

3) Histologische Beiträge, Heft II, p. 157.

der sichtbaren Structur zur Folge haben könnten.“) Eine ähnliche Vorstellung scheint auch Krabbe¹⁾ gehabt zu haben, schliesst sich jedoch dem Wortlaut nach an Strasburger's ältere Ansicht an.

Nägeli²⁾ führte bekanntlich die Streifung auf Membrandifferenzirung und zwar auf den Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Substanz zurück, zuweilen, z. B. bei Hyacinthus, könne die optische Wirkung der weicheren Streifen noch durch Furchenbildung unterstützt werden. Das Bestreben Wiesner's³⁾ ging dahin, dieselbe auf den Wechsel verschieden stark brechender, auch chemisch verschiedener Substanzen — der zu Fibrillen vereinigten Dermatosomen und der Gerüst- oder Binde-Substanz — zurückzuführen.

Durch alle die erwähnten Arbeiten geht mehr oder weniger deutlich der Zug, Resultate, welche durch Untersuchung einer Reihe von zusammengehörigen Beispielen für Membranstreifung, z. B. von Bastzellen, Algenmembranen oder Nadelholztracheiden gewonnen waren und Licht auf die Natur der Streifung dieser speciellen Fälle warfen (oder zu werfen schienen), zu generalisiren, ohne die übrigen Fälle, welche dabei zusammengefasst wurden, genauer zu untersuchen. Es lag eben zumeist die Vorstellung vor, die Streifung müsse überall, wo sie auftrate, auch durch die gleichen Bedingungen sichtbar werden, eine Vorstellung, welche ich von vornherein nicht theilen konnte. Es erschien mir nöthig, nicht bloss die Morphologie der Streifung in ihren Variationen je nach den einzelnen Objecten zu untersuchen, wie das im ausgiebigsten Maasse Nägeli gethan hat, sondern an jede Gruppe zusammengehöriger Objecte mit denselben elementaren Fragen über die Natur der Streifung heranzutreten.

Wie mit der Streifung verhält es sich auch mit der Schichtung, hier wie dort dasselbe verfrühte Verallgemeinern von an einzelnen Objecten erhaltenen, (zum Theil) ganz richtigen Resultaten und darum die Widersprüche in den Ansichten über die Natur der Schichtung wie in denen über diejenige der Streifung. Dazu kommt noch das Bestreben der meisten Autoren, immer eine einfache Möglichkeit (I, II oder III) als Ursache der Streifung und Schich-

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur etc. Pringsh. Jahrb. B. XVIII, p. 405.

2) Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembranen. Botanische Mittheilungen, Bd. II, p. 1 u. Folg.

3) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. der Kais. Acad. der Wissensch. in Wien, Bd. XCXII.

tung hinzustellen, statt eine Combination anzunehmen oder auch nur an eine solche zu denken, wie wenn das Vorhandensein einer jede andere ausschliesse und z. B. durch den Nachweis einer chemischen Differenz zwischen den dunklen und hellen Streifen oder Schichten Wassergehaltsdifferenzen ausgeschlossen würden.

Ehe ich daran gehe, die Berechtigung der einzelnen Möglichkeiten und Ansichten für die verschiedenen Objecte genauer zu prüfen, will ich noch einige, die Methoden der Untersuchung betreffende Bemerkungen einschalten, um nicht im weiteren bei der stetigen Wiederholung derselben immer wieder dasselbe erörtern zu müssen.

Ob eine sichtbar werdende Streifung auf Membranstructur oder Membransculptur beruht, scheint auf den ersten Blick ausserordentlich leicht entscheidbar: man braucht nur das Object imbibirt, aber ohne adhärirendes Wasser in ein den hellen Streifen im Lichtbrechungsvermögen ungefähr gleichkommendes Medium einzubetten, dann muss auf Structur beruhende Streifung unverändert erscheinen, auf Sculptur beruhende dagegen um so vollständiger verschwunden sein, je näher die beiden Brechungsindices, derjenige der hellen Streifen und der des Medium, einander kommen. Es ist das der Weg, den Dippel zur Lösung der Frage eingeschlagen hat. Theoretisch lässt sich nichts gegen diese Methode sagen, practisch ist sie nur in beschränktem Masse anwendbar, d. h. nur dann, wenn es sich um die Unterscheidung von centrifugalen und centripetalen Wandverdickungen handelt. Wird aber z. B. angenommen, die Streifung der Bastzellen von *Vinca* oder *Nerium* entstehe durch Spalten oder feine Furchen, so lässt sie uns im Stiche. Denn der äussere, z. B. rechtsgestreifte Lamellencomplex wird von einem folgenden, linksgestreiften, dieser aber von einem dritten, ungestreiften bedeckt, es lägen also wasserführende Capillaren in der Membran vor, deren Inhalt man kaum entfernen könnte, ohne dass die Membransubstanz selbst einen Theil ihres Imbibitionswassers verlöre.

Die wichtigsten Fingerzeige erhalten wir beim Austrocknen der Objecte. Zunächst erlaubt es uns, zu entscheiden, ob und bis zu welchem Maasse die Streifung auf dem Wechsel von in ihrem Lichtbrechungsvermögen an und für sich schon verschiedenen Substanzen beruht, die also gleichen Wassergehalt aufweisen und jedenfalls verschiedene chemische Individuen sein müssten. Wir bringen

zu dem Behufe die vollkommen ausgetrockneten Objecte in ein Medium von den hellen Streifen etwa gleichem Lichtbrechungsvermögen. Ist die Streifung dann verschwunden, so darf man sicher sein, dass sie entweder auf Membransculptur oder Wassergehaltsdifferenzen beruhte. Es ist natürlich Bedingung, dass das Object und das Medium farblos oder doch beide in gleicher Nuance und gleicher Intensität gefärbt sind, damit nicht Absorptionsverhältnisse eine Rolle spielen können. Man muss ferner sehr vorsichtig sein, etwa erhaltenbleibende Spuren der Streifung nicht ohne weiteres auf Substanzdifferenzen zurückzuführen. Alle an Objecten, welche im imbibirten Zustande Wassergehaltsdifferenzen aufweisen, im trockenen Zustande wahrnehmbaren Streifungen beruhen auf Sculptur, diejenigen canellirter Membranen natürlich ebenfalls, kommt nun der Brechungsindex des Medium nicht vollkommen dem der trockenen Membransubstanz gleich, so kann natürlich auch die Streifung nicht absolut verschwinden, weil sich Object und Medium dem Licht gegenüber nicht ganz wie eine homogene Masse verhalten.

Natürlich kann man aus dem Verschwinden der Streifung (nach Ausschluss der Annahme etwaiger Membransculptur) nicht den umgekehrten Schluss ziehen, die Streifen beständen alle aus demselben chemischen Individuum, sondern nur den, dass eine derartige Verschiedenheit nicht Ursache der Erscheinung ist. Um dies zu entscheiden, muss man seine Zuflucht zu Reagentien nehmen, die zur Zeit freilich nicht im genügenden Maasse zur Verfügung stehen.

Wenn Contactlinien und Substanzverschiedenheit auf dem eben angegebenen Wege ausgeschlossen worden sind, kann sich die Untersuchung nur mehr darum drehen, ob Membransculptur oder Wassergehaltsdifferenzen die Streifung eines bestimmten Objectes bedingen. Im trockenen Zustande desselben muss sie natürlich auf Sculptur beruhen und aus den Unterschieden, die trockene Objecte, verglichen mit imbibirten, zeigen, können wir wichtige Schlüsse auf die Verhältnisse des imbibirten Zustandes ziehen. Es ist dabei durchaus nöthig, dass man in gleich lichtbrechenden Medien untersuchte Objecte vergleicht, also nicht ein Object imbibirt in Wasser betrachtet mit einem trocken in Luft liegenden. Dabei ist natürlich Voraussetzung, dass das zur Untersuchung des trockenen Objectes benutzte Medium von diesem nicht oder nur in unmerklicher Weise imbibirt wird. Ich benutzte meist absoluten (Aethyl-)Alkohol

oder Aether, beide etwas stärker brechend als Wasser (für ersteren $n = 1,363$, für letzteren $n = 1,36$, für das Wasser $n = 1,333$). Der Unterschied ist auffallend genug, wenn man einem in Luft betrachteten Präparate absoluten Alkohol zusetzt. Es scheint mir, als ob die Angaben über das Deutlicherwerden oder Gleichdeutlichbleiben der Streifung beim Austrocknen zum Theil durch nicht genügende Beachtung dieses Umstandes bedingt worden sind.

A priori lassen sich vier Arten des Verhaltens der Streifung beim Austrocknen denken, wenn keinerlei Annahme über ihre Ursache gemacht wird: sie wird deutlicher, bleibt gleich deutlich, wird schwächer oder verschwindet.

Wir wollen nun ganz allgemein die möglichen Veränderungen betrachten für die Annahme, dass die Streifung bedingt sei durch Membransculptur (Furchung) oder durch Wassergehaltsdifferenzen oder durch beides zusammen. Man hat hier vier Möglichkeiten, wie sich eine Membran überhaupt verhalten kann, sie kann nämlich sein:

1. überall gleich dick und gleich dicht,
2. mit Furchen versehen (canellirt), aber gleich dicht,
3. überall gleich dick, aber aus nebeneinanderliegenden dichteren und weicheren Streifen bestehend,
4. mit Furchen versehen (canellirt) und aus nebeneinanderliegenden dichteren und weicheren Streifen bestehend. (Von den beiden hier möglichen Combinationen: die weicheren Streifen entsprechen den Furchen oder den Leisten, kommt nur die erstere wirklich vor.)

Der Einfachheit halber nehmen wir zunächst an, die Wasserabgabe erfolge nur in radialer Richtung (in der, in welcher die Leisten vorspringen), in den beiden anderen Richtungen (senkrecht zur Streifung und parallel derselben) sei sie null. Solche Fälle kommen auch wirklich (annähernd) vor oder lassen sich doch künstlich — durch Ausspannen vor dem Eintrocknenlassen — herbeiführen.

Besitzt die Membran überall gleiche Dichtigkeit und gleiche Dicke (Fall 1), so zeigt sie auch nach dem Austrocknen überall gleiche (aber gegen früher grössere) Dichtigkeit und gleiche (aber gegen früher geringere) Dicke. Fig. 1 A, Stück eines Querschnittes, *ac db* imbibirt, *ac' d'b* trocken nach 50 % Wasserverlust.

Ist die Oberfläche der Membran canellirt (mit Furchen und Leisten versehen), die Substanz aber gleich dicht (Fall 2), so werden durch das Austrocknen die Furchen seichter, die Leisten flacher, sie erscheint weniger tief canellirt. Fig. 1 B stellt ein Stück Querschnitt einer solchen Membran dar, senkrecht zur Streifenrichtung geschnitten, $acef..db$ im imbibirten Zustande, $ac'e'f'..d'b$ nach

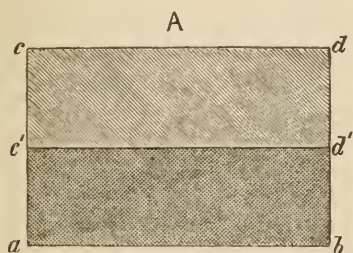


Fig. 1 A.

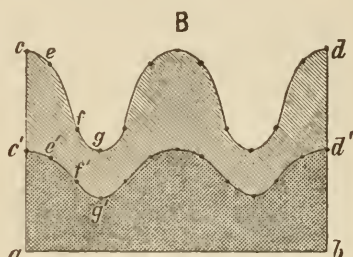


Fig. 1 B.

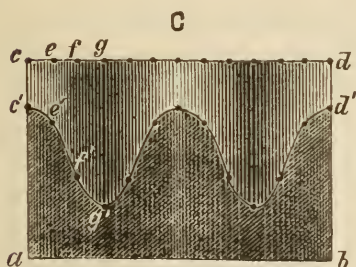


Fig. 1 C.

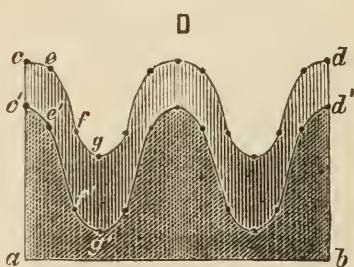


Fig. 1 D.

Abgabe von 50 % Wasser. Punkt c ist auf c' , Punkt e auf e' , Punkt f auf f' etc. herabgesunken. Je wasserreicher die Substanz und je deutlicher die Canellirung war, desto grösser muss der Unterschied ausfallen und desto undeutlicher die Streifung erscheinen. Dasselbe gilt natürlich auch für den Grenzfall, dass statt der Furchen Spalten die Membran ihrer ganzen Dicke nach durchsetzen. Dieselben müssen in dem Verhältniss, in welchem ihre Höhe abnimmt, undeutlicher werden.

Ist die Membran überall gleich dick (ohne Furchen und Leisten) aber in nebeneinanderliegenden Streifen von wechselndem Wassergehalte (Fall 3), so muss sie beim Austrocknen Furchen und Leisten bilden. Der optische Effect bleibt dann als solcher mehr oder weniger erhalten, nur wird er statt wie in der imbibirten Membran durch Dichtigkeitsunterschiede, durch Dickenunterschiede (Sculptur)

hervorgerufen. — Es leuchtet sofort ein, dass neben der Grösse der Wassergehaltsdifferenz die Tiefe, bis zu welcher diese in der Membran geht, die Tiefe der beim Austrocknen resultirenden Furche resp. die Höhe der Leisten bestimmt. Je grösser die Wassergehaltsdifferenz und je höher (dicker) das differenzirte Membranstück, desto tiefer die sich bildende Furche. Die Gestalt der resultirenden Curve hängt davon ab, ob der Uebergang von den wasserreicheren Streifen zu den wasserärmeren ein allmählicher oder ein plötzlicher ist; je rascher er in der imbibirten Membran vor sich geht, desto steilere Böschungen zeigen die Furchen der trockensten. In Fig 1 C ist der ursprüngliche Wassergehalt der dichtesten Substanz zu 25 %, der der weichsten zu 75 %, der Uebergang als ein allmählicher angenommen worden. Die wasserreicheren Stellen sind dunkler schraffirt. Beim Austrocknen verwandelt sich dann die gerade Linie *cefg* ... *d* in die Curve *c'e'f'g'* ... *d'*.

Aus dem bereits Gesagten ergibt sich das Verhalten einer Membran, die verschiedene Dicke (Furchen und Leisten) und verschiedene Dichte (nebeneinanderliegende wasserreichere und wasserärmere Streifen) aufweist (Fall 4). Der Kürze halber beschränke ich mich auf die Erörterung der allein in Wirklichkeit vorkommenden Combination, dass nämlich Leisten und wasserärmere Substanz sowie Furchen und wasserreichere Substanz sich entsprechen. Beim Austrocknen werden einerseits die Furchen an und für sich (abgesehen von den Wassergehaltsdifferenzen) seichter (Fall 2), andererseits sinkt die weichere Substanz an und für sich stärker ein als die dichte (Fall 3). Je nachdem das eine oder das andere überwiegt, wird die Streifung beim Austrocknen schwächer oder deutlicher. Bei einem gewissen Wassergehalt und bei einer gewissen Tiefe der ursprünglichen Canellirung wird die Gestalt der Curve des Querschnittes nicht geändert, die Streifung erscheint jedoch schwächer, weil nun die Membransculptur allein, ohne Mitwirkung der Dichtigkeitsdifferenzen die optische Wirkung bedingt. Bei einem anderen Verhältniss beider wird das Aussehen der Streifung nach dem Austrocknen nicht geändert erscheinen, die Canellirung muss tiefer gehen als im imbibirten, da sie nun auch noch den Effect der Dichtigkeitsunterschiede mit hervorrufen muss. — Je tiefer die Furchen in der imbibirten Membran sind, desto dicker muss die differenzirte Schicht oder desto grösser muss

die Wassergehaltsdifferenz sein, damit die Streifung beim Austrocknen gleich deutlich bleibt; je seichter die Canellirung ursprünglich war, desto geringer brauchen sie zu sein. Unsere Fig. 1 D ist eine Combination von 1 B und 1 C, von ersterer ist die Membransculptur, von letzterer der Dichtigkeitsunterschied genommen, beim Austrocknen wird aus der Curve $cefg\dots d$ die Curve $ce'f'g'\dots d'$.

Wir haben bis jetzt vorausgesetzt, dass die Wasserabgabe nur eine Contraction in einer bestimmten Richtung, der „radialen“, bedinge. Aendert die Membran auch noch in der Richtung parallel der Streifung (in der „longitudinalen“) ihre Ausdehnung merklich, so hat das keinen Einfluss. Verkürzt sie sich dagegen auch noch in der Richtung senkrecht zur Streifung („tangential“) in merklicher Weise, so wird dadurch die beim Austrocknen resultirende Canellirung merklich geändert und zwar in dem Sinne, dass für gleichbleibende Radialcontraction beim Hinzukommen der Tangentialabnahme die Furchen schmaler, also verhältnissmässig tiefer werden als ohne dieselben, was, da hierdurch die Böschungen steiler werden, den optischen Effect in der Weise beeinflusst, dass die nämliche Deutlichkeit der Streifung bei geringerer Tiefe der Furche auftritt.

Ziehen wir die Folgerungen aus dem eben Gesagten, so finden wir, dass das Austrocknen zwar wichtige Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Natur einer Membranstructur geben kann, aber nur dann, wenn das Object sich bei der Wasserabgabe in der Fläche, und zwar speciell senkrecht zur Streifung, nicht oder nur wenig contrahirt oder, wenn sich diese Verkürzung ausschliessen lässt, etwa durch Austrocknenlassen in gespanntem Zustande. In solchen Fällen kann aus dem Gleichdeutlichbleiben oder dem Deutlicherwerden der Streifung mit voller Sicherheit auf einen Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Streifen geschlossen werden.

Aus dem Undeutlicherwerden der Streifung kann man ohne weitere Anhaltspunkte keine Schlüsse ziehen, denn drei verschiedene Ausgangsformen können beim Austrocknen dieses nämliche Endresultat geben, es könnte nämlich die Membran im imbibirten Zustande a) aus gleich dichter, aber gerillter Substanz, b) aus ungleich dichter, nicht gerillter und c) aus ungleich dichter und zugleich gerillter Substanz bestanden haben. Für b) und c) sind jedoch dann bestimmte Verhältnisse des Wassergehaltes, resp. dieses und der Furchung, Vorbedingung. Sobald neben der radialen Contraction beim

Austrocknen auch eine starke tangential zum Vorschein kommt, lässt sich aus den eintretenden Veränderungen allein kein sicherer Schluss ziehen. Ja es ist aus dem Auftreten von Furchen an der trockenen Membran nicht einmal mit Sicherheit weder auf eine vorherige Existenz von Furchen, noch auf diejenige von Wassergehaltsdifferenzen zu schliessen, denn eine (centripetal) innerste, dichtere Lamelle über einer Schicht von bedeutend wasserreicheren, sonst homogenen Lamellen würde durch grössere Wasserabgabe der letzteren in einer bestimmten Richtung der Fläche zu Bildung von Falten, senkrecht zu dieser Richtung grösserer Contraction gezwungen.

Ein vollständiges Verschwinden einer auf Wassergehaltsdifferenzen beruhenden Membranstructur beim Austrocknen liesse sich nur dann denken, wenn das Contractionsmaximum in die tangential Richtung (in die Fläche der Membran und senkrecht zur Streifenrichtung) fiel und die Dimensionsänderung in radialer Richtung null oder doch viel geringer wäre. Es könnten sich dann die dichteren Streifen solange einander nähern, dass die weicheren zwischen ihnen nicht einzusinken brauchten und schliesslich die ganze Membran gleich dick und gleich dicht wäre. Solange eine bedeutende, dem jeweiligen Wassergehalt proportionale Contraction in radialer Richtung erfolgt, ist an ein Verschwinden gar nicht zu denken.

Specieller Theil.

I. Epidermiszellen von *Hyacinthus*.

Die Streifung der Epidermiszellenaussenwände des Blattes von *Hyacinthus orientalis* ist meines Wissens zuerst von Nägeli¹⁾ beschrieben worden. Er gab Längsstreifung, parallel der Längsachse der (in der Richtung der Blattachse gestreckten) Zellen und Querstreifung, senkrecht zur Längsstreifung, tangential zur Zellachse an. Beide Systeme sollten durch Differenzen im Wassergehalt gebildet werden. Später ist diese Structur nur noch von Strasburger²⁾ untersucht worden, der die Längsstreifung auf Cuticular-

1) Bot. Mittheilungen II, p. 40 und Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl., p. 534.

2) Zellhäute, p. 70.

falten, die Querstreifung auf ein „System querer Balken, richtiger Ring- oder Schraubenbandstücken“ zurückführte. Die Balken seien einander bis zur vollen Berührung genähert.

Ich fand die fragliche Structur ausser bei *Hyacinthus* noch deutlich ausgeprägt am Blatte von *Ornithogalum* (*nutans*) und am Blattstiel von *Zantedeschia* [*Calla*] (*aethiopica*), schwächer bei *Leucojum* (*vernum*), *Galanthus* (*nivalis*), *Colchicum* (*autumnale*) und *Muscari* (*comosum*). Sie liess sich dagegen nicht nachweisen an der Blattepidermis von *Narcissus* (*Tazetta*), *Asphodeline* (*lutea*), *Hemerocallis* (*flava*), *Lilium* (*bulbiferum*), *Fritillaria* (*imperialis*), *Crocus* (*luteus*), *Tri-glochin* (*maritimum*), *Arum* (*maculatum*). *Hyacinthus* und *Ornithogalum nutans* sind bei weitem die günstigsten Objecte, es wird im Folgenden auch nur auf sie Bezug genommen. Aber auch bei ihnen ist die Streifung nicht an den Blättern aller Individuen und an allen Stellen eines Blattes erkennbar. Um sie sichtbar zu machen, muss oft der körnige Wachsüberzug durch Kochen in Wasser, Erwärmen in Alkohol oder durch Benzol von der Cuticula entfernt werden. Letztere Methode schliesst, neben dem Befund an Längsschnitten durch das frische Blatt, den allenfallsigen Einwurf aus, die Streifung werde erst durch den Wasserverlust im Alkohol oder durch einen Quellungsvorgang beim Kochen in Wasser hervorgerufen.

Die Epidermiszellen sind langgestreckt (parallel der Blattachse), die Aussenwände, welche eben die in Rede stehende Structur zeigen, stark verdickt, die Seiten- und Innen-Wände bleiben dünn (Fig. 1, Taf. XIV).

Die Längsstreifung Nägeli's muss ich, in Uebereinstimmung mit Strasburger, als durch feine, oft sehr regelmässige Cuticularfalten bedingt erklären. Es geht das aus dem Verhalten abgezogener Epidermisstücke gegenüber den gewöhnlichen Reagentien auf Cuticula zweifellos hervor.

Die Querstreifung erscheint in der Flächenansicht als ein System gröberer oder feinerer, dunkler, zuweilen etwas verzweigter Querlinien, welche hellere, mehrmals breitere, unter sich jedoch etwa gleichbreite Streifen abgrenzen. Betrachtet man sie genauer, so findet man, dass immer zwei helle Streifen zusammengehören (Fig. 4, 5, Taf. XIV). Das spricht sich einerseits darin

aus, dass meist die dunklen Linien abwechselnd schärfer und weniger scharf ausgeprägt sind, andererseits darin, dass immer zwei helle Streifen sich zugleich auskeilen, wenn eine dunkle Linie sich verästelt. Die Linien, welche je zwei zu einem Paare gehörige helle Streifen trennen, und welche verschwinden, ohne sich seitlich anzulegen, wenn letztere sich auskeilen, will ich als Mittellinien bezeichnen, die Linien, welche sich verzweigen können, und welche die Paare von hellen Streifen trennen, als Grenzlinien. Die Grenzlinien sind, wenn überhaupt eine Differenz in der Deutlichkeit der beiden Arten von dunklen Linien besteht, die schärfer ausgebildeten. Ihre Verzweigungen können bald ganz fehlen, bei einzelnen Zellen, oder an einem ganzen Blatte, bald gabelt sich eine Grenzlinie selbst zwei oder drei mal (besonders bei *Ornithogalum*). Die Streifen treten immer hart an die (longitudinalen) Seitenwände, ohne sich jedoch in zwei nebeneinanderliegenden Zellen wirklich zu entsprechen, bleiben dagegen von den quergestellten (tangentialen) Wänden fern.

Ausser dieser Streifung kann man noch, bei etwas tieferer Einstellung, eine zweite Streifung als undeutlich begrenzte, helle und dunkle Querstreifen erkennen, hervorgerufen durch eine schwächere oder stärkere Wellung der Innenlamelle. Dies ist die Querstreifung Nägeli's¹⁾, welcher die wahre Streifung nur auf dem Längsschnitt, nicht auch in der Flächenansicht gekannt zu haben scheint. Bei allmähligem Heben des Tubus verschwindet diese Streifung vor der wahren, auf Differenzirung beruhenden Streifung.

Der Längsschnitt durch die Epidermiszellen (parallel der Zell- und der Blatt-Achse) zeigt, ausser der mir, wie Strasburger, stets nur andeutungsweise erkennbaren (concentrischen) Schichtung, an günstigen Stellen sehr deutliche, auf die Cuticula, resp. die Innenlamelle senkrechte (also radiale), genau parallele, und meist gleichweit von einander entfernte, dunkle Streifen, dazwischen helle (Fig. 2, 3, Taf. XIV). Die dunklen Streifen, unseren dunklen „Linien“ in der Flächenansicht entsprechend, haben eine sehr merkliche Breite, wenngleich sie nur selten so breit werden wie die hellen Streifen und meist mehrmals schmaler sind. Die Innenlamelle, von bedeutend stärkerem Lichtbrechungsvermögen als die

1) Vergl. Bot. Mitth. II, Taf. II, Fig. 17 und Mikroskop, II. Aufl., Fig. 236 b.

übrige Aussenwand, hat welligen Verlauf, die Innenseite der Epidermisaussenwand ist also quer gefurcht. Die Kerben sind sehr verschieden ausgebildet, an dem einen Längsschnitt tief, an einem andern seicht und kaum merklich. Wo die Structur recht deutlich ist, kann man erkennen, dass eine Beziehung zwischen Kerben und Streifen besteht, in dem auf jede Erhebung und auf jede Einsenkung der Innenlamelle ein Streifen trifft, auf die Erhebung (gegen das Lumen der Zelle) ein schwächerer, der „Mittellinie“ in der Flächenansicht entsprechend, „Mittelstreifen“, und auf die Einsenkung ein stärkerer, der „Grenzlinie“ entsprechend, „Grenzstreifen“. Die Mittelstreifen durchsetzen die Innenlamelle sicher nicht; ob die Grenzstreifen sie durchsetzen, darüber konnte ich mir keine volle Gewissheit verschaffen. Nach Strasburger (l. c. p. 70) ist ohne weiteres festzustellen, dass das Grenzhäutchen scharf abgesetzt ist und über die sich berührenden Balken läuft, ohne sich zwischen sie einzusenken. Mir ist zum Mindesten ein Dünnerwerden der Innenlamelle über den Grenzstreifen wahrscheinlich. Nach Strasburger (l. c. p. 70 u. Taf. II, Fig. 35) trifft übrigens auf jeden dunklen Streifen eine Einsenkung, er hat offenbar die oft schwächeren Mittellinien übersehen. — Nach aussen zu hören die Streifen meist verschwommen, und lange bevor sie die Cuticula erreichen, auf. Der Längsschnitt bietet also ungefähr das Bild dichtgedrängter, gleichlanger Falten.

Durch das sich Verzweigen der Grenzstreifen — wobei, wie wir bereits sahen, die Mittelstreifen blind endigen — kommen für den radialen Längsschnitt Unregelmässigkeiten zu Stande, indem zuweilen drei helle Streifen (statt zwei) zusammen zu gehören scheinen, weil zwei direct benachbarte dunkle Streifen weiter nach aussen gehen und Einbuchtungen entsprechen.

Auf dem Querschnitt (senkrecht zur Zellachse) ist natürlich weder von der Streifung noch von der Rillenbildung etwas zu sehen, war der Schnitt jedoch nicht ganz genau quer, sondern etwas schief geführt worden, so können Spuren von beiden auftreten. Dagegen ist die Cuticularfaltung manchmal recht deutlich zu erkennen, an den gröberen Falten auch der von der Cuticula überdeckte (in der Flächenansicht leistenförmige) Cellulosekern derselben.

Natur der Querstreifung. Die Querstreifung wurde von Nägeli auf den Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Lamellen zurückgeführt. Strasburger betrachtet sie als bedingt durch „quere Balken, richtiger Ring- oder Schraubenband-Stücke eines Verdickungssystems, das nur an der Aussenwand der Zellen ausgebildet wurde. Die Balken sind einander bis zur vollen Berührung genähert, und die feinen Linien zeigen nur die Contactflächen an.“

Nachdem ich mich in der Einleitung (p. 255) des Breiteren über die Contactlinientheorie ausgesprochen habe, kann ich dieselbe hier mit Stillschweigen übergehen. Es handelt sich also nur darum, ob die sichtbare Structur hervorgerufen werde: 1. Durch zwei, an und für sich in ihrem Brechungsvermögen verschiedene Substanzen, 2. durch den Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Streifen oder 3. durch Wasser, resp. Zellsaft führende Spalten. Antwort hierauf erhält man durch vollkommenes Austrocknen der Epidermis, welche sich leicht und in grossen Fetzen vom Blatte abziehen lässt. Die Zellen collabiren beim Wasserverluste leicht und zeigen dann, da alles aneinander klebt, nur Spuren der Structur, welche sie, gut getrocknet, aufweisen. Es empfiehlt sich, die Epidermisstücke erst zu plasmolysiren und aus starkem Alkohol austrocknen zu lassen.

Trocken, und in Luft betrachtet, zeigen die Aussenwände eine Querstreifung, die ganz anders aussieht, als die im imbibirten Zustande (Fig. 6, 7, Taf. XIV). Bettet man ein vollkommen ausgetrocknetes Epidermisstück in ein ungefähr gleich stark brechendes Medium ein (etwa in Canadabalsam), so erkennt man, je näher der Brechungsexponent des umhüllenden Medium dem der trockenen Cellulose kommt, desto weniger von der Querstreifung, oft gar nichts mehr. Daraus geht ohne weiteres hervor, dass die im imbibirten Zustand sichtbare Structur nicht durch den Wechsel zweier, an und für sich verschieden brechender Substanzen verursacht sein kann.

Wie bereits erwähnt, sieht die Querstreifung der ausgetrockneten Epidermisaussenwände ganz anders aus als die der imbibirten. Die Streifen sind durch den Wasserverlust viel breiter und deutlicher geworden, auch dann, wenn man die Untersuchung statt in Luft in absolutem (Aethyl-) Alkohol vornimmt, obwohl dieser einen etwas höheren Brechungsexponent hat, als Wasser, ($n = 1,36$ statt

1,33), also die Deutlichkeit einer Canellierung herabsetzen muss. (Auf letzterer muss natürlich die Querstreifung in diesem Zustande beruhen.)

Lässt man dann allmählig zu dem absoluten Alkohol Wasser zutreten, so wird das Aussehen der Querstreifung wieder geändert, sie wird undeutlicher, man stellt aber leicht fest, dass jedem hellen Streifen (jeder Leiste) des trockenen Zustandes ein Streifenpaar des imbibirten entspricht, jedem dunklen Streifen (jeder Rinne) der trockenen Aussenwand ein Grenzstreifen. Zwischen den Grenzstreifen treten dann durch die Imbibition auch die Mittelstreifen wieder auf, von denen im trockenen Zustande keine Spur zu erkennen war. Dieselben Schlüsse auf das Verhalten der Mittel- und Grenz-Streifen und ihre Beziehungen zu der Rillenbildung des trockenen Zustandes konnte man übrigens bereits aus diesem selbst ziehen: es keilt sich nämlich dann jeder helle Streifen allein aus, wenn ein dunkler sich verzweigt, nicht jedesmal ein Paar von hellen Streifen zugleich, wie im imbibirten Zustande.

Für die Mittelstreifen müssen wir also bereits jetzt annehmen, dass sie (solang als sie sichtbar sind, also im imbibirten Zustande der Epidermisaussenwände) aus wasserreicherer Substanz bestehen. Für die Grenzstreifen geht dasselbe aus ihrem Deutlicherwerden beim Austrocknen hervor. Wie man durch directe Messung an Schnitten durch die ausgetrocknete Membran (es geht nicht an, die Schnitte selbst austrocknen zu lassen) und dann nach Wasserzusatz feststellen kann, schrumpft beim Austrocknen die Aussenwand der Epidermiszellen in radialer Richtung etwa auf ein Viertel ihrer anfänglichen Dicke zusammen. Spaltenförmige Rinnen in der Membran (senkrecht auf der Cuticula stehend) würden also im trockenen Zustande nur mehr ein Viertel ihrer ursprünglichen Tiefe besitzen können, müssten also viel weniger deutlich sein als im imbibirten Zustande. Dagegen müssen, wenn die Grenzlinien durch wasserreichere Streifen bedingt sind, durch deren grössere Volumabnahme bei der Wasserabgabe, die Rillen, welchen sie bereits in der imbibirten Membran entsprechen, vertieft werden, und während sie bereits vorher, neben der wahren Streifung mehr oder weniger wirksam waren, allein die sichtbare Structur der trockenen Epidermisaussenwände bedingen (Fig. 8, 9, Taf. XIV).

Die Grenzstreifen sind also, wie die Mittelstreifen, Streifen grösseren Wassergehaltes und erscheinen deswegen dunkel. — Dass die Rillen des trockenen und imbibirten Zustandes sich wirklich entsprechen und nur in ihrer Tiefe sich unterscheiden, lässt sich, sowohl an trockenen Längsschnitten, als auch an Flächenansichten trockener Aussenwände mit vollkommener Sicherheit erkennen, wenn man den als Beobachtungsmedium dienenden Alkohol vorsichtig mit zur vollständigen Imbibition genügenden Wassermengen versetzt.

Es liegt nahe, das Tieferwerden der Rillen beim Austrocknen auf eine andere Weise erklären zu wollen: die im imbibirten Zustande stärker lichtbrechende Innenlamelle, welcher man daher auch grössere Dichte zuzuschreiben geneigt ist, verliert weniger Wasser als die folgenden Schichten, diese contrahiren sich also parallel der Zellachse (senkrecht auf die Rillen) stärker, und (unter dem Auftreten von Spannungen) vertieft die Innenlamelle ihre bereits vorhandenen Falten. Diese Deutung erhält eine scheinbare Stütze in der Beobachtung, dass an den Rändern der trockenen Epidermisstücke, also da, wo die Zellen angeschnitten oder sonst geöffnet waren, die Querrunzelung viel deutlicher erscheint, also meist schon in den folgenden Zellen. Dort kann sich nämlich die Aussenwand frei contrahiren, obwohl die Unterwand dem Objectträger ankleben kann. Dass diese Argumentation hinfällig ist, geht daraus hervor, dass man zuweilen innen auf einem ausgetrockneten Epidermisstück inselartig schön quer gerunzelte Partien findet, rings umgeben von Epidermisaussenwänden mit undeutlichen Querrillen. Durch directe Messung lässt sich leicht feststellen, dass bei der Imbibition von Wasser die schön quengerunzelten Zellen weder in der Breite noch in der Länge eine merkliche Ausdehnung erfahren, sie waren beim Austrocknen von der anklebenden Unterseite gespannt worden. Das Deutlicherwerden der Streifen an den Rändern des Stückes rührt daher, dass die geöffneten Zellen nicht, oder doch weniger leicht collabiren, die Bildung der inselartigen Stellen deutlicher Rillenbildung ebenfalls von dem Eindringen von Luft. Wo dagegen die Zellen collabiren und Aussenwand, Plasma und Innenwand zusammenkleben, sind keine günstigen Verhältnisse gegeben. Uebrigens würde die Flächencontraction (senkrecht zur Streifenrichtung) der äusseren Schichten kaum gross genug sein, um ein derartiges Faltenwerfen der innersten zu gestatten, sie beträgt nämlich unter den günstigsten

Umständen, wenn sie möglichst ungehindert erfolgen kann, nur 4 % bis höchstens 10 %, nach Versuchen, die ich eigens zur Feststellung dieser Verhältnisse anstellte.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, soweit ich sie verfolgen konnte, dass die Streifung der Aussenwände bereits vor Vollendung des Dickenwächstums auftritt. Ob das letztere durch Intussusception oder Molecular-Apposition oder wiederholte Lamellenbildung stattfindet, für die Beantwortung dieser Frage konnte ich keine Anhaltspunkte finden. Jedenfalls müsste bei Lamellenapposition die Differenzirung der einzelnen Lamellen in dichtere und weichere Streifen stets an ganz genau correspondirenden Stellen erfolgen, da auf dem Längsschnitt die hellen und dunklen Streifen stets ganz gerade sind. Die Streifung tritt jedenfalls zunächst sehr undeutlich auf, wird dann aber deutlicher, „differenzirt sich“. Da die Schichtung, wenn erkennbar, zweifellos ebenfalls durch Wassergehaltsdifferenzen sichtbar wird, so hätten wir in der Epidermisaussenwand bei Hinzunahme der Streifung zwei sich rechtwinkelig kreuzende Systeme wasserärmerer und wasserreicherer Schichten. Ob die Kreuzungsstellen dieser letzteren wirklich wasserreicher sind als diese an und für sich, wie Nägeli es wollte, ob wir also Parallelepipede von vierfach verschiedenem Wassergehalt in der Aussenwand vor uns haben oder nur von dreierlei, konnte ich nicht ermitteln, da ich die Schichtung überhaupt nur selten und nie deutlich zugleich mit der Streifung sehen konnte.

Besondere Beachtung verdienen noch die Quellungs- und Doppelbrechungs-Verhältnisse der Epidermisaussenwände von *Hyacinthus* und *Ornithogalum*. Die Imbibition („Quellung ohne Structuränderung,“ Schwendener¹⁾) ist in den drei (aufeinander senkrechten) Richtungen des Raumes verschieden: das Maximum der linearen Ausdehnung (bis 300 %) fällt in die radiale Richtung — die Orientirung ist hier wie überall im folgenden auf die ganze Epidermiszelle bezogen —; das Minimum (4 bis 10 %) in die longitudinale Richtung (also senkrecht zur Streifung); in der tangentialen Richtung (also parallel der Streifung) beträgt die Ausdehnung 10 bis 20 % (beobachtete Maxima: 23 %

1) Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetab. Membranen, p. 6 ff. des Separatabdr.

bei *Leucojum*, 20,6 % bei *Hyacinthus*). Diesem Verhalten bei der Imbibition entspricht dasjenige bei der Quellung (in starken Säuren und Alkalien, „Quellung mit Structuränderung“, Schwendener); in der radialen Richtung ist die Ausdehnung am grössten (100 % und mehr), in der Längsrichtung (also senkrecht zur Streifung) tritt Verkürzung ein (um 6 bis 20 %), in der tangentialen Richtung (also parallel zur Streifung) erfolgt eine geringe Ausdehnung (um 5 bis 15 %).

Von den drei Achsen des Quellungsellipsoides (vergl. Schwendener, a. a. O. p. 15 f.) ist also die radial gestellte, wie gewöhnlich, die grösste, die longitudinal gestellte die kleinste resp. die sich verkürzende, die tangentialorientirte steht in Bezug auf ihre Länge zwischen den beiden anderen, die Formel ist $r > t > l$, wie bei einer Bastzelle mit longitudinalen Poren. Die Membranen schienen mir jung (im März) imbibitions- und quellungsfähiger zu sein als erwachsen (im Mai). Der mechanische Eingriff des Schneidens wirkt, wenigstens für die Radialrichtung, bereits sehr merklich quellungserregend ein, ein solches Verhalten ist bereits von Nägeli¹⁾ für durchschnittene Membranen von *Schizomeris* beschrieben worden.

Das Ellipsoid der optischen Elasticität steht zu dem der Quellung, wie fast durchgängig, in einem reciproken Verhältniss. Das Verhältniss der Achsen wurde an abgezogenen Epidermisstücken und an Längs- und Querschnitten bestimmt. Die longitudinalgestellte Achse ist die grösste, die radialgestellte die kleinste, die tangential orientirte steht in Bezug auf ihre Länge wieder zwischen den beiden anderen (Formel $r < t < l$). Es ist also hier die längste Achse des Ellipsoides nicht parallel der Streifung, sondern senkrecht zu derselben gestellt.

Die Orientirung der beiden Ellipsoide ist dieselbe wie gewöhnlich in langgestreckten Epidermiszellen²⁾; die längste Achse des optischen Elasticitätseilipsoides, resp. die kürzeste des Quellungsellipsoides parallel der Zellachse. Dagegen ist die Orientirung der beiden Ellipsoide in Bezug auf die Streifung gerade ent-

1) Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Heft I, p. 32.

2) N. J. C. Müller, Polarisationserscheinungen und Molecularstruktur pflanzl. Gewebe in Pringsh. Jahrb. B. XVII, p. 18; von mir für *Lilium* nachuntersucht.

gegengesetzt der in allen bisher von anderen und von mir beobachteten Fällen. Ueberall nämlich, wo durch Streifung, Poren oder spiralige Verdickung die Molecular- oder Micellarstructur angedeutet gefunden wurde, fand man auch ausnahmslos die grösste Achse des optischen Elasticitätsellipsoides (resp. die kleinste des Quellungsellipsoides) parallel der Streifung oder Porenrichtung¹⁾. Hier in der Epidermisaussenwand von *Hyacinthus* und *Ornithogalum* steht sie senkrecht auf der Streifenrichtung und die kleinste (resp. die grösste) Achse liegt ihr parallel.

Die Thatsache, dass die Contraction beim Wasserverlust in der Richtung senkrecht zur Streifung grösser ist, als parallel zu derselben und folglich auch die Dilatation bei der Wasseraufnahme in der ersteren Richtung grösser als in der letzteren, lässt sich vielleicht dadurch erklären, dass, wie wir sahen, die Streifung nicht die ganze Dicke der Aussenwand durchsetzt, sondern schon ein gutes Stück vor der Cuticula aufhört. Diese nicht quergestreifte Partie hat natürlich weniger Wasser abzugeben, als, nach unserer Erklärung der Streifung, die quergestreifte und könnte diese letztere an einer ihrer Wasserabgabe genau entsprechenden Contraction verhindern. Isolirt müsste sie sich dem allgemeinen Schema anschliessen. Es bliebe jedoch die Verkürzung in longitudinaler Richtung bei Quellung mit Structuränderung noch unerklärt und ebenso die abweichende Orientirung des Ellipsoides der optischen Elasticität.

Erwähnenswerth ist ferner die Thatsache, dass die Streifung auf dem Längsschnitt durch die Epidermisaussenwand bei gekreuzten Nicols über einem Gypsplättchen Roth I deutlicher wird, als bei Betrachtung in gewöhnlichem, nicht polarisirtem Lichte. Eine Epidermisaussenwand, welche bei Anwendung gewöhnlichen Lichtes zur Beleuchtung nur Spuren der Streifung zeigt, erscheint dann deutlich gestreift und zwar, je nach der Orientirung des Schnittes, schwarz und blau (Additionsfarbe) oder schwarz und orange (Subtractionsfarbe). Manchmal liessen die dunklen Streifen deutlich die Farbe des Gesichtsfeldes (Roth I) durchscheinen, sie waren fast so

1) A. Zimmermann, Ueber den Zusammenhang zwischen Quellung und Doppelbrechung, Bericht. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. I, p. 533. Ders., Ueber den Zusammenhang zwischen der Richtung der Tüpfel und der optischen Elasticitätsachsen, ibid. Bd. II, p. 124. Ders., Morphol. u. Physiol. der Pflanzenzelle, p. 183 und 184. Schwendener, l. c. p. 6.

breit oder selbst etwas breiter als die blau- (resp. orange-)gefärbten. Die weicheren Streifen sind also fast oder ganz optisch isotrop — um eine Entscheidung hierüber zu treffen, ist die Methode nicht empfindlich genug —, und die Epidermisaussenwand erinnert so an den von Brücke dargelegten Aufbau der quergestreiften Muskelfasern aus Disdiaklasten und einfach brechenden Moleculen.

Betrachtet man ein abgezogenes Stück Epidermis bei gekreuzten Nicols über einem Gypsblättchen Roth I und in einer Orientirung, dass die Membranen die höchste Additionsfarbe bieten, so findet man, dass die Fläche ungleich gefärbt ist und zwar zunächst Streifen von mehreren Zellen Breite intensiver und andere schwächer. Ausserdem tritt aber noch eine deutliche Beziehung der Doppelbrechung zu den Spaltöffnungen hervor. Die höchste Farbe, Blaugrün II, liegt dort, wo zwei Spaltöffnungen nur durch eine schmale Zelle getrennt auf gleicher Höhe nebeneinander liegen. Die Farbe sinkt in demselben Maasse, als sich die Spaltöffnungsapparate in longitudinaler und tangentialer Richtung von einander entfernen, auf violett herab, oberhalb und unterhalb der Schliesszellen sogar auf das reine Roth des Gypsblättchens.

Diese Beziehung der Doppelbrechung zu den Spaltöffnungen ist so auffällig, dass man zunächst auf den Gedanken geführt wird, es habe eine Beeinflussung der Doppelbrechung der Aussenwände durch die Schliesszellen, im Laufe der Entwicklung der letzteren, stattgefunden. In der fertigen Epidermis findet eine solche sicher nicht mehr statt, da die Erscheinung sich nach Aufhebung des Turgor's der Schliesszellen (durch Plasmolyse oder Anschneiden) nicht merklich verändert zeigt. Die Spannungen wären, als Druckspannungen, durch die sich entwickelnden Schliesszellen entstanden zu denken, in Folge ihrer grösseren Wachstumsintensität gegenüber den umgebenden Epidermiszellen. Die Epidermisaussenwände reagiren im Allgemeinen, als ob sie in der Richtung der länglichen Spaltöffnungen gedehnt wären, die Schliesszellen drücken nun sowohl in tangentialer Richtung, — wobei die optische Wirkung sich verstärken muss — als in longitudinaler, — wobei sie mehr oder minder vollständig aufgehoben werden kann.

Man kann nun freilich die Sache auch noch in anderer Weise zu erklären suchen. An guten Querschnitten durch das Blatt sieht man nämlich, dass die neben den Spaltöffnungen liegenden Epidermis-

zellen dickere Aussenwände besitzen als die Epidermiszellen im Durchschnitt. Besonders auffällig ist die grössere Dicke dann, wenn eine Zelle zwischen zwei Spaltöffnungen liegt. Ich maass direct eine Zunahme um die Hälfte bis fast aufs Doppelte. An Längsschnitten lässt sich umgekehrt oberhalb und unterhalb der Spaltöffnungen eine merkliche Verdünnung der Membranen constatiren, die Dicke sinkt um ein Viertel bis um ein Drittel unter die mittlere Dicke der Epidermisaussenwände. Bei in der Dickeneinheit gleichbleibender Anisotropie muss die dickere Membran höhere, die dünnere niedrigere Farben geben, als die Membran von mittlerer Dicke. In der That entspricht auch, wie man gemerkt haben wird, die Farbenvertheilung den eben beschriebenen Dickenunterschieden; jedoch nicht genau: die Membranen sind ober- und unterhalb der Spaltöffnungsapparate nicht in demselben Grade verdünnt, als sie rechts und links von denselben verdickt sind. Man sollte also eine geringere Abnahme der Doppelbrechung an ersteren Stellen erwarten, als die Zunahme an letzteren beträgt, in Wahrheit findet jedoch das gerade Gegentheil statt: die Abnahme fällt ergiebiger aus als die Zunahme. Ich glaube daher, dass sich die Erscheinung nicht allein durch die Differenzen in der Dicke der optisch wirksamen Schicht erklärt, sondern der von den Schliesszellen im Laufe ihrer Entwicklung ausgeübte Druck mitwirken muss. Differenzen im Wassergehalt der betreffenden Stellen konnte ich nicht nachweisen.

II. Bastzellen.

Die Streifung der Bastzellen wurde bei *Nerium Oleander* von Mirbel¹⁾ entdeckt — er vergleicht ihre Membranen in Bezug auf das Aussehen mit der schuppigen Haut eines Fisches — und zuerst genauer von Mohl²⁾ beschrieben. Während dieser Forscher sich nicht bestimmt darüber aussprach, ob beim Vorhandensein zweier Streifensysteme sich dieselben wirklich gegenseitig durchsetzen und welche Ursache der ganzen Erscheinung zu Grunde liege, suchte Crüger³⁾, im Anschluss an Agardh, die Streifung durch die

1) Annal. des Sciences nat. 1835, p. 145.

2) Ueber den Bau der vegetab. Zellmembran in Vermischte Schriften, p. 314. (1837.)

3) Botan. Zeitung 1854.

Annahme von „Primitivfasern“ zu erklären. Wigand¹⁾ liess sie, wenigstens zum Theil, durch Membranfaltung entstehen. Schachts²⁾ Ansicht ist wenig klar. Wie bereits Nägeli hervorhob, spricht er bald von verdickten, bald von verdichteten Membranstellen. Nägeli³⁾ führte dann die Streifung wie die Schichtung auf den Wechsel verschieden wasserhaltiger Lamellen zurück, die sich während des Membranwachsthumes allmählig herausdifferenziren sollten. Ausserdem sollte ein gegenseitiges sich Durchsetzen von Streifensystemen vorkommen. Auf diese längere Zeit hindurch sich unangefochten behauptende Ansicht unternahm Dippel⁴⁾ den ersten Angriff, der zunächst freilich unbeachtet blieb. Beeinflusst durch die Resultate, welche ihm die Untersuchung der Tracheiden des Pinusholzes geliefert hatte, erklärte er die Membran der Bastzellen, speciell bei den Apocynen, als durch spiralförmige Verdickungsleisten gestreift. Ausserdem leugnete er ein sich gegenseitig Durchdringen der Streifungssysteme, welches ja so wie so mit seiner Annahme über die Natur der Streifung unverträglich war. An Dippel schloss sich später Strasburger⁵⁾ an. Wiesner⁶⁾ führte die Streifung auf den Wechsel zweier, chemisch verschiedener Substanzen zurück, derjenigen der Dermatosomen und der Gerüstsubstanz. Krabbe⁷⁾ endlich nahm eine vermittelnde Stellung zwischen Nägeli einerseits und Dippel und Strasburger andererseits ein. Die Streifung entsteht zwar wie bei ersterem als Differenzirung in homogenen Lamellen, die dunklen Linien sind jedoch keine wasserreicheren Streifen, sondern, wie bei Strasburger „Contactlinien“, für welche die Bezeichnung „Grenzlinien“ eingeführt wird, das optische Zustandekommen der

1) Ueber die feinste Structur der vegetabilischen Zellmembranen; in den Schriften der Marburger Gesellschaft etc. 1856.

2) Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Gewächse 1854, p. 221.

3) Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. Botanische Mittheilungen, Bd. II, p. 144.

4) Die neuere Theorie etc. in Abhandl. der Senckenberg. nat. Gesellsch. Bd. XI, p. 154.

5) Zellhäute p. 65. Strasburger weicht darin von Dippel ab, dass nach ihm die Verdickungsleisten nicht wie bei diesem durch deutliche Lücken getrennt, sondern „im Contact“ sind.

6) Untersuchungen über die Organisation d. vegetab. Zellhaut, Sitzb. d. Kais. Akad. der Wissensch. Bd. XCIII, I. Abth., p. 17 f. (1886).

7) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur etc. in Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XVIII, p. 346 f.

Streifung wird nicht erörtert. — Wir sehen also, dass bei den Bastfasern, als den am meisten untersuchten Objecten, bereits alle denkbaren Ansichten über die Natur der Streifung ausgesprochen worden sind.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an Apocynen-Bastfasern (von *Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Vinca major*, *Vinca herbacea* und *Apocynum androsaemifolium*) angestellt. Ausser diesen wurde noch eine ganze Anzahl anderer Pflanzen untersucht, von Asclepiadeen *Asclepias Cornuti* und *Cynanchum Vincetoxicum*, ferner *Linum usitatissimum*, *Euphorbia palustris*, *Humulus Lupulus*, *Cannabis sativa*, *Urtica* (*Laportea*) *canadensis*¹⁾, *Reseda lutea*, *Nigella sativa*, *Delphinium Consolida*, *Clematis recta*, *Hypericum perforatum*, *Cassia*, *Phaseolus*, *Sanguisorba*, *Tilia*, *Helianthus*, *Alcea rosea*, *Agave*, *Iris*, *Acorus*, *Veratrum nigrum*, *Welwitschia mirabilis*.

Zunächst müssen wir bei den Bastzellen unterscheiden, zwischen der Streifung, die schon im imbibirten, unveränderten Zustande vorhanden ist, und der Streifung, die durch Quetschen oder Einwirkung von Quellungsmitteln an macerirten Zellen sichtbar gemacht werden kann. Die Trennung geschieht aus rein praktischen Gründen, indem man sich bei Beantwortung der Frage, wodurch kommt die Streifung zu Stande? nur an die erstere halten kann. Es soll damit durchaus keine Verschiedenheit beider behauptet werden, im Gegentheil wird ein Zusammenhang schon durch die ganz allmäligen Abstufungen nahe gelegt, die sich zwischen deutlichster Streifung und scheinbarer Homogenität der imbibirten, unveränderten Membranen bei ein und demselben Object beobachten lässt, während nach dem Maceriren und Quetschen die vorher homogene Membran selbst wieder gestreift erscheinen kann.

Zu den bereits im imbibirten Zustande meist deutlichst gestreiften Bastzellen gehören diejenigen der Apocynen und Asclepiadeen und die von *Linum*, schwächer ist die Streifung bei *Cannabis*, *Urtica*, *Euphorbia*, *Humulus* ausgeprägt; sie ist undeutlich oder fehlt ganz bei *Alcea*, *Acorus*, *Agave*, *Iris*, *Helianthus*, *Sanguisorba*, *Tilia*, *Clematis* etc. Dabei kann auffallen, dass die Zellen mit deutlicher Streifung unverholzt sind,

1) Dies ist die von Krabbe mehrfach erwähnte „*Urtica cannabina*.“

und dass die Bastbündel von *Cannabis* und *Euphorbia* schwach, die von *Alcea*, *Acorus*, *Iris* und *Clematis* dagegen stark, zum Theil sehr stark, verholzt sind. Ein wirklicher Zusammenhang könnte nur in soweit bestehen, als das Auftreten der Streifung vom Nichteintreten der Verholzung abhängig sein könnte. — Die Neigung der Streifung, sowohl der direct beobachtbaren als der erst durch chemische und mechanische Eingriffe hervorruhbaren, zur Zellachse variirt beträchtlich, sie ist am bedeutendsten bei stark local erweiterten Bastzellen von *Apocyneen* (45°) und null, oder fast null, bei *Urtica*, *Welwitschia* etc.

Betrachten wir eine *Apocyneen*-Bastfaser bei genügend starker Vergrößerung — man verwendet dazu am besten Fasern, die aus der Bruchfläche eines Stengels hervorsahen und abgeschnitten oder herausgezogen worden sind — so kann man viererlei verschiedene Differenzierungen erkennen: zunächst, parallel dem Contour, die Schichtung, dann, als schwarze Linien, in einer oder in zwei Richtungen, meist aber unter ziemlich spitzem Winkel zur Zellachse orientirt, die Streifung. In vielen Fällen, aber durchaus nicht immer, erscheint ausserdem noch eine Zeichnung durch helle, querüber verlaufende, wellige, ziemlich breite Bänder, die Querlamellirung. Endlich zeigen alle (*Apocyneen*-) Bastzellen, aber die einzelnen Individuen häufiger oder spärlicher, bald quer, bald etwas schräg verlaufende Linien, die sich von der Querlamellirung schon dadurch verschieden erweisen, dass sie, wie man bei starker Vergrößerung sieht, durch Knickung oder Faltung der Membranlamellen bedingt sind, die v. Höhnel'schen Verschiebungsstellen. Wir beginnen mit der Streifung.

A. Die Streifung der Bastzellen.

Das allgemeine Aussehen der Streifung habe ich bereits beschrieben. Wer einigermaßen unbefangenen den Sachverhalt prüft, wird zugeben müssen, dass zwar meist die dunklen Streifen mehrmals schmaler sind als die hellen, dass sie aber in sehr vielen Fällen keine „Linien“ mehr repräsentiren und dass sie auch hin und wieder an Breite den hellen Streifen — wenn letztere schmal sind — gleichkommen können, dass endlich alle Uebergänge von den grössten bis zu den feinsten dunkeln Streifen vorkommen (Fig. 10, Taf. XIV).

Auf guten Querschnitten sieht man die concentrische Schichtung durch die Streifung radial durchsetzt (Fig. 17, Taf. XIV). Die dunklen Streifen erscheinen als breitere oder schmalere Linien, meist jedoch mehrmals schmaler als die hellen Streifen. Dieser Unterschied zwischen den dunklen und hellen Streifen ist hier noch auffälliger als in der Flächenansicht, da nur die stärkeren Streifen der letzteren auch auf dem Querschnitt erkannt werden können. Der Schnitt ist ja schräg, nicht senkrecht, zur Streifenrichtung geführt worden, und bei den feineren fällt deshalb die optisch wirksame Schicht zu dünn aus. Die Streifen entsprechen sich, wie Krabbe richtig angiebt, nur zufallweise in den aufeinanderfolgenden Schichten, und sind gewöhnlich nicht ganz gerade und genau radial, sondern etwas schief gestellt und überdem mehr oder weniger C oder Sförmig verbogen.

Wo in einer Membran zwei Streifensysteme vorhanden sind, lässt sich bei genügend starker Vergrößerung und genügender Sorgfalt meist schon in der Flächenansicht zweifellos feststellen, dass die breiten dunklen Streifen beider Systeme verschiedenen Schichten angehören. Ich kann die diesbezüglichen Angaben Dippel's, Strasburger's und Krabbe's nur bestätigen. Ein gegenseitiges Sichdurchdringen von Streifensystemen, wie es Nägeli annahm, findet auch hier nicht statt.¹⁾ Die Krabbe'sche Beobachtung der Rädchenbewegung auf dem Querschnitt der Bastbündel beweist zwar die Selbständigkeit der starken Streifen für die einzelnen Schichten — welche schon durch die Flächenansicht höchst wahrscheinlich gemacht wird — mit voller Gewissheit. Da aber auf dem Querschnitt nur die starken, breiten Streifen deutlich gesehen werden, und das zweite, das erste wirklich durchsetzende System Nägeli's sehr zart sein soll (l. c. p. 11) so lässt sie immer noch Zweifel aufkommen. Volle Sicherheit erhielt ich erst beim Untersuchen macerirter Bastfasern. Ich komme darauf später zurück.

1) Uebrigens hat Nägeli nie ein sich Kreuzen der deutlichen Streifensysteme (er untersuchte *Vinca major* und *minor*) behauptet. Er giebt richtig an, dass das innere rechts (südöstlich), das äussere links (südwestlich) geneigt sei. Das zweite System, welches sich mit dem ersten kreuze, habe er nur selten und undeutlich gesehen (l. c. p. 81) und verwahrt sich an anderer Stelle zum Voraus ausdrücklich (l. c. p. 11) gerade gegen den ihm später von Dippel, Strasburger, Krabbe und anderen in die Schuhe geschobenen Irrthum (vergl. auch l. c. p. 23).

Zuweilen lässt sich beobachten, dass die Streifen ein und desselben Systemes, z. B. des linksschiefen, nicht alle genau parallel sind, sondern selbst Winkel von mehreren Graden (z. B. 5° bei *Nerium Oleander*) mit einander bilden. Ich fand dabei auch stets geringe, aber deutliche Niveaudifferenzen, die verschiedenen geneigten Streifen gehören verschiedenen Lamellen an. Ähnliches fand auch Krabbe (l. c. p. 361), die „Rädchenbewegung“ war zwar in manchen Schichtencomplexen gleichmässig, aber verschieden rasch.

Um Aufschluss über die Natur der Streifung zu erhalten, trocknete ich zunächst isolirte Bastfasern (von *Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Apocynum androsaemifolium*, *Cynanchum vincetoxicum*) vollständig aus, theils im Trockenapparat bei 60° oder 100° , theils direct über der Flamme. Dann wurden sie in ein ungefähr gleichstark brechendes Medium (Canadabalsam, $n = 1,54$; Anisöl, $n = 1,56$; Cassiaöl, $n = 1,58$) eingebettet. Von Streifung war nichts mehr, oder nur noch Spuren, zu sehen. Es schien vortheilhaft zu sein, die Bastfasern warm in das Medium zu bringen, bei erkalten Bastfasern schien zuweilen die Streifung weniger vollständig verschwunden. Das mag auf einer Absorption von Wasserdampf beruhen, die, obschon noch lange keine Imbibition darstellend, doch die Differenz im Lichtbrechungsvermögen von Membran und Medium, welche sich ja nie ganz aufheben lässt, steigern kann, oder darauf, dass die warme Membran leichter durchtränkt wird, wobei die Differenz durch die Aufnahme des Medium herabgedrückt werden muss. Wie dem auch sei, das Resultat genügt stets, um „Contactlinien“ und chemische, an sich optisch verschieden wirkende Differenzirungen ausser Frage zu stellen.

Betrachtet man genügend ausgetrocknete Bastzellen in absolutem Alkohol, so sieht man, dass trotz des Austrocknens noch deutliche Streifung, auch in zwei Richtungen, vorhanden ist. Sie ist jedoch weit schwächer, als im imbibirten Zustande. Es geht zwar nicht gut an, eine bestimmte Stelle einer Bastfaser unter dem Microscop direct austrocknen zu lassen, der umgekehrte Process ist jedoch leicht beobachtbar (vorausgesetzt, dass man die Bastzellen nicht allzustark, bis zu deutlicher Bräunung, ausgetrocknet hatte). Setzt man nämlich dem absoluten Alkohol, in welchem sie bisher lagen, Wasser zu, so sieht man die Membranen sich, zuerst ganz rapide, imbibiren,

meist unter Drehung der ganzen Faser. Die Streifung wird viel deutlicher und man sieht auch die dunklen Linien zahlreicher werden. Es müssen also mit der Imbibition erst neue dunkle Linien auftreten.

Diese Versuche wurden mehrmals wiederholt. Meist lagen die trockenen Zellen zunächst in absolutem Aethylalkohol. Derselbe bricht das Licht zwar etwas stärker als das Wasser ($n = 1,36$ statt $1,33$) es müsste also, falls die Streifung auf Membranverdickung, resp. Hohlräumen beruhen würde, bereits durch die Ersetzung des Alkohols durch Wasser ein Deutlicherwerden der Streifung resultiren, dasselbe könnte jedoch nur sehr gering sein. Nimmt man ja doch an der ausgetrockneten Membran auch keinen merklichen Unterschied wahr, wenn sie in Canadabalsam ($n = 1,54$) oder Cassiaöl ($n = 1,58$) liegt. Um ganz sicher zu gehen, wiederholte ich jedoch die Versuche mit absolutem Methylalkohol, dessen Brechungs-exponent ($n = 1,321$) etwas geringer ist als der des Wassers, und erhielt dieselben Resultate wie mit Aethylalkohol.

Sehr auffällig ist bei genauer Vergleichung auch das Aussehen der Streifung verschieden, je nachdem man die Zelle trocken und in Alkohol liegend, oder imbibirt in Wasser untersucht. Im ersteren Zustande (vergl. Fig. 11, Taf. XIV) konnte ich keine merklichen Niveaudifferenzen zwischen dem rechtsgeneigten und dem linksgeneigten System unterscheiden und die Kreuzungsstellen der dunklen Streifen erschienen mir nicht dunkler als diese selbst. An den imbibirten Bastzellmembranen lässt sich dagegen meist eine sehr deutliche Niveaudifferenz der Systeme erkennen und die Kreuzungsstellen der dunklen Streifen sind dunkler als diese selbst (vergl. Fig. 10, Taf. XIV, welche wie Fig. 11 nach einer local erweiterten Stelle einer Bastfaser von *Vinca minor*, einem besonders günstigen Objecte, gezeichnet ist).

Im trockenen Zustande der Membran kann die Streifung nur auf Rillenbildung beruhen. Ungewiss ist noch, worauf sie im imbibirten Zustand der Membran beruht, auf spiraliger Membranverdickung, wie Dippel will, auf Spaltenbildung, wobei die Spalte mit Wasser gefüllt wäre, oder auf dem Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Substanz, wobei dieselbe immer noch bloss ein einheitliches oder zwei verschiedene chemische Individuen darstellen kann.

Die erste Ansicht wird, wie ich meine, durch das Querschnittsbild einer Nerium-Bastzelle hinlänglich widerlegt, die dunklen Streifen der Streifung gehen von einer Grenzlinie zwischen zwei Schichten bis zur folgenden durch (Fig. 17, Taf. XIV). Das von Dippel als Beleg für seine Auffassung reproducirte (Fig. 48) Schnittstück einer Bastzelle von Nerium, schräg zur Zellachse, in der Richtung der Streifung, ist sehr merkwürdig. Es zeigt radial verlaufende, helle und dunkle Streifen, beide gleich breit. Die hellen sollen durch die Schichtung gegliedert erscheinen, eine entsprechende Gliederung der dunklen wird geleugnet, und in Folge davon diese selbst als „Lücken“ bezeichnet. Diese Lücken sind also tiefe, bis zur primären Membran vordringende Rinnen! Ich glaube, dass Dippel sich durch die später (p. 298) zu besprechende Querschlammellirung hat täuschen lassen. Man vergleiche nur seine Abbildung mit Fig. 15, Taf. XIV, welche ein Stück einer querschlammellirten Bastzelle von Nerium im optischen Längsschnitt darstellt.

Dippel lässt — und anders ist es auch gar nicht denkbar — seine Spiralbänder centripetal entstehen. Da die innersten Schichten ungestreift sind, müsste im trockenen Zustande die Streifung auf Luft führenden Capillarräumen in der Membran beruhen. Beim Einbetten der trockenen Bastfasern in ein ätherisches Oel, oder in Canadabalsam müsste die Streifung — wenigstens zum Theil — erhalten bleiben. Sie verschwände, wenn die Capillaren sich mit dem (ungefähr) gleichstark brechenden Medium gefüllt hätten; da aber das Medium von allen Seiten gleichschnell vordringt, könnte die Capillarewirkung bald nicht mehr füllend wirken, die Capillare würde Luft führen und zwar um so weniger, je heisser die Bastzellen eingebettet worden wären. In der That lässt sich aber ein solcher Unterschied nicht beobachten, die Streifung verschwindet vielmehr sofort mit der Einbettung, nur selten sieht man hie und da eine Luftblase als langgestreckte, dunkle Linie.

Sämmtliche verwendete Medien (Canadabalsam, Anisöl, Cassiaöl etc.) absorbiren deutlich Luft, kleinere Luftblasen in einem Präparat verschwinden allmählich ganz. Diese Absorption kann jedoch nicht am Verschwinden der Streifung Schuld sein, dazu erfolgt sie viel zu langsam, wie ich mich mit Hülfe von feinen Glascapillaren, die unter Cassiaöl in kleinere Stücke zerbrochen wurden, überzeugen konnte.

Aus dem raschen und vollständigen Verschwinden der Streifung trockener Membranen mit dem Einbetten in Cassiaöl etc. kann man also schliessen, dass in der trockenen Membran luftgefüllte Capillaren nicht vorhanden sind, und dass also die Dippel'sche Ansicht unmöglich zu Rechte bestehen kann.

Lässt man dagegen stark macerirte und etwas gequetschte Bastzellen (*Nerium Oleander*) austrocknen und bettet dann in Cedernholzöl oder Anisöl ein, so sieht man häufig der Streifung entsprechende schwarze Striche und Punktreihen. Durch das Quetschen der macerirten Membranen entstehen, wie wir noch sehen werden, wirkliche Spalten, welche dann beim Austrocknen Capillaren bilden und ihre Luft festhalten können.

Dass die Rillen der trockenen Membran oberflächlich sind, kann man an kalt in Anisöl eingebetteten Bastfasern dort constatiren, wo das Lumen Luft führt. Man sieht dann z. B. an in zwei Richtungen gestreiften Zellen von dem einen Streifensystem — dem äusseren — gar nichts mehr, vom inneren nur Spuren oder ebenfalls gar nichts mehr.

Das Einbetten imbibirter Bastfasern in stärker lichtbrechende Medien, welches von Dippel (l. c. p. 164) angewandt wurde, kann nichts lehren. Da die äussere, südwestlich gestreifte Schicht von der inneren südöstlich gestreiften und diese wieder von den innersten, ungestreiften Schichten überdeckt ist, müssten, falls Dippel's Auffassung die richtige wäre, in der imbibirten Membran zwei Systeme paralleler, mit Wasser erfüllter Capillaren vorliegen, welche beim Einbetten der Membran in jedes beliebige Medium sichtbar bleiben müssten. Wenn daher Dippel die Streifung an imbibirten „mit ihrem Organisationswasser versehenen“ Zellen nach Einbettung in Cassiaöl etc. nicht mehr sehen konnte, so liegt die Vermuthung nahe, dass seine Bastfasern nicht mehr ihr „Organisationswasser“ enthalten haben. Selbst wenn es Dippel gelungen wäre, das Wasser aus den Capillaren vollkommen zu entfernen und die Schichten selbst vollständig imbibirt in das stärker brechende Medium zu bringen, so müssten die nun luftgefüllten Capillaren noch deutlicher geworden sein, statt zu verschwinden. Da nach Dippel imbibirte Cellulose kein ätherisches Oel aufnehmen, also auch nicht durchlassen kann, ist an eine Füllung der Canäle absolut nicht zu denken.

Meine eigenen Versuche lehrten mich, dass die Bastzellen (*Vinca minor*, *Nerium Oleander*) einen Theil ihres Imbibitionswassers sehr rasch verlieren. Man braucht nur einen Vincastengel zu zerbrechen, so fangen auch sofort die an der Bruchstelle hervorstehenden Fasern sich zu drehen an. Das Drehen, bekanntlich auf in der Richtung senkrecht zur Streifung überwiegender Wasserabgabe beruhend, ist eben der Beweis für eine Wasserabgabe. Wenn man dann noch langsam präparirt, so sieht man an den in Cassiaöl liegenden Bastfasern freilich nur mehr Spuren der Streifung. Anders wenn man den Vincastengel unter Cassiaöl oder Anisöl zerbricht, so dass die freiwerdenden Bastzellen sofort von dem ätherischen Oel umhüllt werden. Dann ist die Streifung noch deutlich, wenn zwei Streifensysteme vorhanden sind, alle beide. Kocht man die Fasern hierauf längere Zeit, so ist die Streifung verschwunden (die Querlamellirung dagegen noch deutlich). Dieses Verschwinden erklärt sich leicht aus der höheren Siedetemperatur der Einbettungsmittel (Anisöl siedet z. B. bei 232°), gegenüber der des Wassers.

Es genügt auch, Bastzellen zu isoliren und in das betreffende Medium zu legen, wenn das Einbetten nur nicht zu lange Zeit in Anspruch nimmt. Solche Versuche, mit Cassiaöl und Citronenöl ausgeführt, gaben stets Bilder mit scharf ausgesprochener Streifung. Zum Vergleich mag man Fasern austrocknen lassen und dann einbetten.

Wir sehen also, dass beim Einbetten der imbibirten Membranen in Cassiaöl etc. die Streifung, entgegen Dippel's Behauptung, deutlich erhalten bleibt, wenn man nur mit der nöthigen Vorsicht experimentirt. Nach Dippel (l. c. p. 163) soll die Schichtung mancher Zellen beim Einbetten der Querschnitte in Canada- und Tolu-Balsam, in Cassia- und Anisöl erhalten bleiben. Dieselbe beruhe auf Wassergehaltsdifferenzen, und da sich die Streifung anders verhalte, können sie nicht denselben Ursprung haben. Es ist jedoch leicht, zu zeigen, dass die Schichtung mancher Zellen (nicht der Bastzellen, wohl aber z. B. der Markzellen von *Podocarpus*), auch nach dem schärfsten, bis zur beginnenden Bräunung getriebenen Austrocknen an in Cassiaöl etc. untersuchten Querschnitten deutlich bleibt. Die Schichtung beruht eben manchmal auch noch auf anderen Verschiedenheiten als bloss auf Wassergehaltsdifferenzen.

Auch das Einbetten der Bastzellen in stärker als die Membran brechende Medien, wie es von Dippel (l. c. p. 164) angewandt wurde, gab mir Resultate, welche denjenigen Dippel's widersprechen. Letzterer verwendete Schwefelkohlenstoff zu seinen Versuchen ($n = 1,62$), ich eine Lösung von Schwefel in Schwefelkohlenstoff ($n = 1,75$) mit welcher zu operiren nicht gerade sehr angenehm ist. Frisch losgelöste Bastfasern (*Vinca minor*) zeigten die Streifung nicht, wie Dippel behauptete, umgekehrt (also nicht helle Linien auf dunklem Grund), sondern wie gewöhnlich, dunkle Linien auf hellem Grund. Dagegen gaben vollkommen ausgetrocknete Zellen, wie zu erwarten war, das umgekehrte Bild, helle Linien auf dunklem Grund. Es hat daher Dippel seine Zellen entweder vor dem Einbetten austrocknen lassen, oder er liess sich durch eine eigenthümliche optische Erscheinung täuschen, welche er, wie ich später fand, einige Jahre nachher¹⁾, auf die Untersuchungen Professor Welker's gestützt, ausführlich bespricht, die übrigens, was Dippel freilich nicht erwähnt, bereits von Nägeli und Schwendener²⁾ im „Microscop“ in Kürze behandelt worden ist. Die in Schwefelkohlenstoff liegenden, imbibirten Bastzellen zeigen nämlich, wenn man mit dem Tubus von oben kommt, die Streifung zunächst als dunkle Linien auf hellem Grund. Beim weiteren Senken des Tubus kehrt sich dann das Bild, vor dem Verschwinden, um, die Linien erscheinen nun hell, die Bänder dunkler. Vergl. Fig. 10, a und b, Taf. XIV. Die Streifung verhält sich also wie Rinnen, in einem schwächer brechenden Medium (als das gerillte Object) betrachtet. Vollkommen trockene Zellen dagegen zeigen in Schwefelkohlenstoff des umgekehrte Verhalten, man sieht zunächst helle Linien auf dunklerem Grunde, beim weiteren Sinken des Tubus aber, vor dem Verschwinden, dunkle Linien auf hellerem Grunde. Hier verhält sich also die Streifung wie rinnenförmige Vertiefungen, betrachtet in einem stärker brechenden Medium.

Schwieriger ist die Entscheidung darüber, ob die Streifen als die ganzen Schichten durchsetzende, mit wasserreicherer Substanz gefüllte Spalten oder als direct Wasser führende Spalten aufzufassen

1) Dippel, Handbuch der allgem. Mikroskopie, II. Aufl. (4. Buch), p. 853 f. (1882) u. Grundzüge, p. 428 (1885).

2) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 214.

seien, wenn man letzteres überhaupt für möglich, d. h. mit den Festigkeitsverhältnissen vereinbar, hält.

Das Deutlicherwerden der Streifung trockener Bastzellen durch Wasseraufnahme entscheidet nichts, da es in zwiefacher Weise erklärt werden kann. Mit der Imbibition ist eine beträchtliche Dickenzunahme der Membran, also auch ihrer einzelnen Schichten, verbunden. Dieselbe kann 50 % bis 100 % betragen. Das Deutlicherwerden kann nun darauf beruhen, dass die eingesunkene, einst wasserreichere Substanz mehr Wasser aufnimmt, als die dichtere, ehemals wasserärmere, aber auch darauf, dass durch die Dickenzunahme die Tiefe der Spalte grösser wird, um die Hälfte und mehr, und ihre optische Wirksamkeit in demselben Grad steigen muss. Dasselbe müsste übrigens auch der Fall sein bei spiraliger Membranverdickung, ohne Dichtigkeitsunterschied zwischen Leisten und Rillen. Es ist daher sehr merkwürdig, dass Dippel sich durch den Nachweis eines Gleichdeutlichbleibens der Streifung beim Austrocknen befriedigt erklären konnte. Hätte er Recht mit dieser Behauptung, so hätte er eine gegen seine eigene Ansicht sprechende Thatsache gefunden. Denn aus ihr könnte man — da die starke Radialquellung der Bastfasern nicht wegzudisputiren ist, mit gleicher Sicherheit wie bei den Epidermisaussenwänden von *Hyacinthus* auf den Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Streifen schliessen. (Vergl. übrigens die einl. Bem. p. 265).

Lässt man zu ausgetrocknet in Cassiaöl gelegten Bastzellen Wasser treten, so imbibiren sich die Membranen und die Streifung tritt sofort auf, während hier und da kleine Oelmengen in Tropfenform austreten. Bei den breiten, spaltenförmigen Streifen sieht man nun direct, dass sie oftmals mit Oel ausgefüllt bleiben, im trockenen Zustande musste hier also eine Capillare vorgelegen haben. Anders verhalten sich die feineren Streifen. Es ist zwar nicht direct möglich, nach dem Aussehen mit voller Sicherheit zu sagen, ob diese Streifung nach dem Wasserzutritt durch die Lichtbrechungsunterschiede zwischen feinen, ölerfüllten Capillaren und der imbibirten Membran oder durch den Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Streifen zu Stande kommt, dennoch lässt sich die Frage in folgender Weise entscheiden. Wenn man die ausgetrockneten und mit Cassiaöl durchtränkten Bastfasern nach erneuertem Wasserzutritt mit Ueberosmiumsäure behandelt, so muss das capillar festgehaltene Oel sich

schwärzen. Trocknet man nun die Bastzellen auf's Neue aus und zwar genügend lange und bei genügender Wärme, so verdunstet zunächst das Wasser, dann das Oel und das von letzterem reducirte Osmium bleibt dort, wo es reducirt wurde, in der Membran zurück. Bettet man die trockenen Fasern nun wieder in Cassiaöl ein, so muss sich zeigen, inwieweit ursprünglich ölführende Capillaren in der Membran vorhanden waren.

Ich habe den Versuch mehrfach wiederholt (mit *Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Cynanchum Vincetoxicum*). Da gewöhnlich etwas Oel adhären bleibt und die Bastfasern dann oberflächlich geschwärzt erscheinen, sind die Präparate immer nur stellenweise brauchbar. Dort jedoch, wo die Bastfaser frei zum Vorschein kam, zeigte sich fast immer keine Streifung, ausnahmsweise war aber auch ein Streifensystem oder alle beide theilweise erhalten.

Gewöhnlich muss also die Streifung der trockenen Membran durch Furchen, nicht durch capillare Röhren gebildet werden. Beim Entstehen der Streifung der imbibirten Bastzellen durch wasserführende Spalten müssten in der trockenen Membran Capillaren, ein oder zwei Systeme übereinander, vorhanden sein, wie bei Entstehung durch spirale Verdickung. Da wir diese Capillaren nicht nachweisen können, wenigstens in den meisten Fällen, müssen wir annehmen, dass die Streifung durch den Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Substanz bedingt wird. Steigt der Wassergehalt der weicheren Streifen über eine gewisse Grenze, so kann beim Austrocknen, in Folge von Spannungen, ein Zerreißen und damit die Bildung von Canälen resp. Capillaren erfolgen, die dann bei der beschriebenen Behandlung das theilweise Auftreten von Streifungen bedingen.

Ein weiterer Beweis dafür, dass die dunklen Linien der Streifung nicht wasserführende Spalten sind, lässt sich durch Maceriren der Bastzellen erbringen. Ich benützte dazu meist nicht zu starke Salpetersäure mit oder ohne Zusatz von Kaliumchlorat, liess dieselbe jedoch längere Zeit einwirken. Die nämlichen Dienste leistet übrigens auch längeres (z. B. sechstägiges) Liegenlassen in schwacher Eau de Javelle.

Die Bastzellen (*Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Apocynum androsaemifolium*, *Asclepias Cornuti*, *Cynanchum Vincetoxicum*, *Linum usitatissimum* etc.) quellen in der Macerationsflüssigkeit nur wenig,

die Schichtung und Streifung erscheint deutlicher. Durch gelinden Druck trennen sich die Schichten mehr oder weniger von einander und spalten sich, der Streifung entsprechend, in Bänder. An einer frischen Bastzelle kann man lange und mit Gewalt herumquetschen, ohne dass ihre Schichten sich von einander trennen oder gar sich in Bänder spalten würden. Auch stundenlanges Kochen in Wasser und tagelanges Liegen in gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung (*Nerium Oleander*) und in 5 % Natronlauge (*Apocynum androsaemifolium*) ändern hieran nichts.

Durch die Einwirkung der Salpetersäure oder von Eau de Javelle muss also eine, die Schichten unter einander und die Streifen der einzelnen Schicht zusammenhaltende Bindung angegriffen worden sein. Es ist aber fraglich, ob die Macerationsflüssigkeit die weicheren Streifen ganz weglöst oder nur soweit lockert, dass sie die dichteren Streifen und Bänder nicht mehr zusammenzuhalten vermögen, sobald die ganze Faser gequetscht wird. Mit Chlorzinkjodlösung konnte ich an macerirten Zellen keine Färbung der (weicheren) dunklen Streifen erhalten, obwohl die hellen (dichteren) intensiv gefärbt wurden, aber ebensowenig an frischen. Anilinfarben lieferten keine verwendbaren Ergebnisse. Versuche, bei welchen macerirte Bastzellen in Tusche und in Zinnober zerdrückt wurden, lieferten ebenfalls keine brauchbaren Resultate. Es erscheint mir jedoch unstatthaft, aus diesen negativen Ergebnissen bereits den Schluss ziehen zu wollen, es finde kein Auflockern, sondern ein Weglösen der dunklen Streifen statt, hauptsächlich deswegen, weil die Bastzellen nicht von selbst zerfallen, sondern erst die mechanische Einwirkung des Druckes nöthig ist, um sie zu zerlegen.

Beim Quetschen zerrissen die Bänder — abgesehen von den Verschiebungsstellen, wo das Zerreißen stets in der Knickungslinie erfolgte — querüber, senkrecht zu ihrer Längsrichtung. Wäre ein zweites, gleichartiges Streifensystem von entgegengesetzter Neigung in derselben Lamelle vorhanden, so müssten die Schichten in mehr oder weniger regelmässige Rhomben zerfallen. Dass das in Wirklichkeit nicht der Fall ist, zwingt mich, das gegenseitige Sichdurchsetzen der Streifensysteme definitiv aufzugeben, nicht nur in der groben Form, die bereits von Dippel, Strasburger, Krabbe etc. zurückgewiesen wurde, sondern auch in der Weise, wie es Nägeli selbst gesehen zu haben glaubte.

Bringt man macerirte, ausgetrocknete Bastzellen in Anisöl oder Cassiaöl, so verschwindet die Streifung wie bei nicht macerirten. Bei Wasserzutritt imbibiren sie sich wieder, ganz wie die letzteren und die Streifung tritt wieder auf. Man sieht dann, wenigstens an den gröberen Streifen, mit Deutlichkeit, dass die Erscheinung durch Oelfäden und Oeltröpfchen bedingt wird — vorausgesetzt, dass man genügend starke Vergrößerung anwendet. In der trockenen Membran hatten die Membransubstanz und das die nun wirklich vorhandenen (durch die Maceration entstandenen) Capillaren erfüllende Oel etwa gleichen Brechungsindex — durch die Imbibition sank derjenige der Membransubstanz beträchtlich. Das Eindringen des Wassers in die Capillaren und das damit zusammenhängende Zerreißen der Oelfäden in einzelne Tropfen ist durch die Erweiterung der Capillaren bedingt, welche durch die auch bei macerirten Zellen sehr erhebliche Radialquellung, verbunden mit ebenfalls erheblicher Tangentialquellung hervorgerufen wird.

Völlig unvereinbar mit der Annahme wassererfüllter, die ganze Dicke der Lamelle durchsetzender Spalten ist das Verhalten der Bastzellen an ihren local erweiterten Stellen, soweit man ein Gedehntwerden der Membran annimmt, auch wenn man die Dehnung sich immer wieder durch Wachsthum ausgleichen lässt. Die hellen Bänder werden dort breiter und es treten, wie bereits Krabbe (l. c. p. 408) hervorhob, neue dunkle Streifen auf. Wären die dunklen Streifen Spalten, so müssten sie durch die tangential Dehnung verbreitert werden, die hellen Bänder blieben gleich breit, die locale Erweiterung entstände durch ihr Auseinanderweichen, nicht ihre Verbreiterung. Zu einem Auftreten neuer dunkler Streifen wäre kein Grund vorhanden, mögen dieselben überhaupt erst entstehen oder aus einem, für unsere optischen Hilfsmittel nicht mehr wahrnehmbaren Stadium in das der Sichtbarkeit treten. Denn die Cohäsion ist an den bereits sichtbaren dunklen Linien jedenfalls geringer, als an den nicht sichtbaren.

Die dunklen Streifen sind nicht oder doch nur sehr schwach doppelbrechend. Wenn sie deutlich sind, geben sie bei gekreuzten Nicols über einem Gypsblättchen Roth I stets nur eine schwache oder keine Umfärbung des Gesichtsfeldes. Die angewandte Methode ist jedoch zu wenig empfindlich, um eine sichere Entscheidung

zwischen Isotropie und schwacher Anisotropie treffen zu können. Bei den hellen Bändern liegt die längere Achse des optischen Elasticitäts-ellipsoides — im Sinne von Nägeli und Schwendener — parallel ihrer Längsachse (also parallel der Streifenrichtung). In Folge des Sichkreuzens der Bänder auf der zu- und abgewandten Seite und in derselben Membran in den inneren und äusseren Schichten, ist ein und dieselbe Bastzelle verschieden stark doppelbrechend, bei steiler Streifung am stärksten, bei einer Neigung von 45° zur Zellachse tritt überhaupt keine Doppelbrechung auf — an local erweiterten Stellen lässt sich das schön beobachten (Vinca), weil die Systeme sich sogar gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben können. Nach N. J. C. Müller¹⁾ soll bei local erweiterten Bastfasern von Vinca dort, wo die Erweiterungen beginnen, die längere Achse des Ellipsoides quer zur Längsrichtung der Fasern stehen, was ich nie gesehen habe.

Ob die dunkleren, wasserreicheren Streifen bei der Quellung, etwa in Kalilauge, sich verbreitern, kann ich nicht angeben. Die betreffenden Messungen sind kaum ausführbar, denn die Zelle dreht und verkürzt sich — wie bekannt — unter der Einwirkung des Quellungsmittels, es lässt sich daher nicht wohl ein und dieselbe Stelle vor und nach der Quellung messen. Dippel (l. c. p. 167) behauptet, dass die dunklen Streifen gleich breit bleiben, auf Grund von Messungen, die er an einer Anzahl von gleich breiten Streifencomplexen vor und nach der Einwirkung von Kalilauge vornahm und wobei jeder Complex vier helle und drei dunkle Bänder enthielt. Er fand im Mittel aus mehreren Messungen folgende Resultate:

1. an Längsschnitten, Breite senkrecht zur Neigung $7,5 \mu$,
2. an isolirten Fasern, „ „ „ „ $7,7 \mu$,
3. an ein Tag in Kali gelegenen Fasern, Breite senkrecht zur Neigung $7,6 \mu$.

Aus den Durchschnittswerthen $7,5$ und $7,7$ für die unveränderten Complexe geht bereits die Unbrauchbarkeit dieser Messungen hervor. Auch die Mittheilung, dass der schmalste derartige Com-

1) N. J. C. Müller, Polarisationserscheinungen etc. Pringsh. Jahrbücher, Bd. XVII, p. 20.

plex $6,6 \mu$, der breiteste $8,3 \mu$ maass, kann uns nichts helfen. Nach Dippel's Messungen wäre bei der Quellung die Breite gleichgeblieben oder hätte gar abgenommen. Da aber stets vier helle und drei dunkle Streifen gemessen wurden, so hätte, auch wenn die dunklen Linien sich nicht verbreitert hätten, durch die Quellung der hellen eine Verbreiterung des ganzen Complexes resultiren müssen. Eine solche misst man ja auch bekanntlich an aufquellenden Bastfasern indirect durch die Verbreiterung der ganzen Zelle. In Dippel's Fällen hat also offenbar gar keine Quellung stattgefunden. Dippel ging von der Vorstellung aus, die dunklen Streifen müssten, falls sie aus wasserreicherer Substanz beständen, vom Quellungsmittel intensiver angegriffen werden als die hellen und glaubte aus einem allenfallsigen Unverändertbleiben schliessen zu dürfen, dass sie nicht durch Wassergehaltsdifferenzen bedingt würden. Diese Argumentation ist jedoch durchaus nicht zwingend, auch wenn die Beobachtung richtig wäre. Es giebt sehr wasserreiche Membranen, z. B. die Nostochinen-Gallerte, welche in Kalilauge überhaupt nicht quellen.

Ich schlug verschiedene Wege ein, um eine „Tinction“ der Streifung ausfindig zu machen und bekam dabei Resultate, welche zum Theil von allgemeinerem Interesse waren. — Ob die dunklen Streifen anders gefärbt waren als die hellen, liess sich direct nie sicher constatiren, doch mussten etwaige Differenzen hervortreten, sobald man die behandelten Bastzellen trocken in Cassiaöl einbettete.

Ich verwandte zunächst verschiedene Anilinfarben, ohne eine distincte, beim Austrocknen wirklich erhaltenbleibende Färbung der Streifung zu erhalten. Hin und wieder auftretende Spuren einer solchen liessen sich ungezwungen auf Faltenbildung des (oft intensiver gefärbten) „Oberhäutchens“ zurückführen. Dass die Färbung im Grossen und Ganzen homogen bleibt, beweist zweierlei. Erstens, dass die dunklen Streifen nicht wasserführende Spalten sein können. Die Bastzellen wurden stets nach dem Verweilen in der Tinctionsflüssigkeit längere Zeit in reinem Wasser ausgewaschen. Dabei wäre, falls die Streifung auf Wasserspalten beruhte, die capillar festgehaltene Farbstofflösung sicher durch Wasser ersetzt worden und bei der zum Theil sehr beträchtlichen Breite der dunklen Streifen hätten diese nach dem Austrocknen und Einbetten in Cassiaöl als helle Linien auf farbigem Grunde erscheinen müssen. Zweitens

kann man aus dem besprochenen Verhalten schliessen, dass die kleineren Micelle der weichen Streifen mehr Farbstoff speichern als die grösseren der dichteren Streifen, da gleiche Volumina der Streifen gleiche Mengen Farbstoff, die weichere Substanz aber mehr Wasser und weniger Micelle enthalten muss.

Bei macerirten, im Uebrigen in gleicher Weise behandelten Bastzellen fand ich eine, zwar nicht sehr auffällige, immerhin jedoch deutliche Streifung durch hellere Linien erhalten. Durch die Macerationsflüssigkeit musste offenbar ein Theil der sich färbenden Substanz entfernt worden sein. Quetscht man die Bastfasern nach der Färbung und vor dem Austrocknen und Einbetten, so sieht man ganz deutlich gefärbte und farblose Streifen nebeneinander verlaufen, die Substanz war gelockert und zerrissen worden, es ist nichts mehr da, was sich färben könnte.

Eine andere, brauchbare Resultate gebende Tinction führte ich mit salpetersaurem Silber aus, von dem in der Zoologie allgemein verwandten His-Recklingshausen'schen Verfahren¹⁾ ausgehend. Ich trocknete zunächst die Bastzellen vollständig aus und liess sie dann eine 2 % Silbernitratlösung imbibiren. Nach mehrmaligem Umschwenken in derselben wurden die Fasern direct (ein Auswaschen ist unzulässig) in eine 0,75 % Kochsalzlösung gebracht, etwas später in reines Wasser und längere Zeit dem Licht exponirt. Je mehr Silbernitrat eine Partie der Membran aufgenommen hatte, desto mehr Chlorsilber musste sich bilden und desto schwärzer wurde die betreffende Partie. Die Bastfasern wurden dann vollständig ausgetrocknet und in Anisöl untersucht. Die Membran wurde mehr oder weniger graubraun, die Streifung und die Schichtung waren beide gleich vollkommen erhalten als schwarze Linien, die sich bei sehr starker Vergrösserung stets in Punktreihen, wenigstens theilweise, auflösten.

Das Verfahren beweist jedenfalls, dass von den dunklen Streifen mehr Silbersalz aufgenommen worden war als von den hellen. Leider geht es, wie schon erwähnt, nicht an, die Bastzellen nach der Behandlung mit diesem auszuwaschen (was damit zusammenhängt, dass dasselbe nur imbibirt und nicht in merklicher Weise gespeichert

1) Gierke, Färberei zu mikroskopischen Zwecken, in W. Behrens Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. I, p. 393.

wird). Wir können also auf diesem Wege nicht entscheiden, ob wasserführende Spalten — die dann die Salzlösung führen würden — oder Streifen wasserreicherer Substanz vorliegen. An und für sich scheint das Auftreten des Silberniederschlags in Körnerform — so entstehen die Punktreihen — mehr für die Existenz wasserführender Spalten zu sprechen, da es ein Wandern der Silbermoleküle nach Bildungscentren hin bei Entstehung des Chlorides voraussetzt, wie bei einer Crystallbildung die Moleküle sich um ein Centrum sammeln. Diese Wanderung wird in einem Capillarraum leichter vor sich gehen als in der Substanz selbst, dass sie aber auch in dieser möglich ist, lässt sich direct beweisen.

Ich stellte mit 3 % Silbernitratlösung eine ziemlich feste Gelatine-Gallerte her, legte ein Stückchen davon in 0,75 % Kochsalzlösung und reducirte das erhaltene Chlorsilber mit Hydrochinon in alkoholischer Lösung. Die Gallerte war von einem feinkörnigen Silberniederschlag durchsetzt. Die ursprüngliche Gallerte (vor der Behandlung mit Kochsalz) zeigte die Körnelung nicht, ebensowenig nach Behandlung mit dem zur Lösung des Hydrochinon benutzten Alkohol.

Eine auf demselben Princip beruhende, jedoch weit bequemer auszuführende Färbung erhielt ich durch in der Membran selbst gebildetes Berlinerblau. Ich liess die vollkommen ausgetrockneten Bastzellen (*Nerium*, *Vinca*) eine 10 % Lösung von gelbem Blutlaugensalz imbibiren, und brachte sie dann direct in eine verdünnte Eisenchloridlösung. Je mehr von dem Blutlaugensalz aufgenommen war, desto mehr Berlinerblau musste sich bilden, desto intensiver musste die Färbung ausfallen. Die Bastzellen zeigen, in dieser Weise behandelt, ausgetrocknet und in Cedernholzöl eingebettet, die Streifung deutlich. Es ist auch hier nicht möglich, die aus der ersten Lösung genommenen Fasern in reinem Wasser auszuwaschen, bevor sie in die zweite Lösung kommen.

Die Brauchbarkeit dieser beiden Methoden, Wassergehaltsdifferenzen einer Membran zur Anschauung zu bringen, hängt davon ab, ob die Salzlösung von der trockenen Membran imbibirt oder ob das Salz gespeichert wird. Wird sie nur imbibirt, so kann man aus der intensiveren Färbung einer Membranpartie auf deren früheren, grösseren Wassergehalt schliessen, wird sie gespeichert, so ist der Schluss nicht sicher, da die einen Membranthteile mehr

festhalten könnten als die andern, ohne dass damit Wassergehaltsdifferenzen verbunden zu sein brauchten. Ich führte die Prüfung in folgender Weise aus: Es wurde in die Salzlösung nach und nach Arrowrootstärke eingetragen, bis ein ziemlich dicker Brei entstand. Derselbe wurde auf ein (trockenes) Filter gebracht, war die Lösung imbibirt worden, so durfte der Salzgehalt des Filtrates von dem der anfänglichen Lösung nicht verschieden sein, war sie gespeichert worden, so musste er geringer geworden sein. (Zur Erläuterung erinnere ich an das Verhalten von Kalilauge zu Stärkekörnern¹⁾). Die Lösung wird um so schwächer, je mehr Stärke in sie eingetragen wird, bis sie schliesslich nicht mehr stark genug ist, Quellung hervorzurufen.) Die Silbernitratlösungen wurden mit Kochsalzlösung titirt. Zu den in gleichem Grade stark verdünnten Blutlaugensalzlösungen wurden gleiche Volumina ebenfalls stark verdünnter Eisenchloridlösung zugesetzt und die Intensitäten der resultirenden Blaufärbung — wenn nöthig nach weiterer, gleichmässiger Verdünnung verglichen. Das Eisensalz war im Ueberschuss zugesetzt worden. Im Laufe mehrerer Tage setzte sich das Berlinerblau ab. Die Silbersalzlösung war wenig verändert, bei der Blutlaugensalzlösung konnte ich ebenfalls keine merkliche Differenz (vor und nach dem Eintragen der Stärke) nachweisen. Das gleiche Resultat bezüglich der letzteren Lösung hatte bereits Sachs²⁾ durch Beobachtung der Steighöhe in einem Fliespapierstreifen erhalten, ich wiederholte den Versuch mit dem gleichen Endergebniss. Für das Silbersalz fand ich dagegen ein merkliches Zurückbleiben des Salzes gegen das Wasser; beim Einbringen in Schwefelwasserstoffgas färbten sich nur $\frac{17}{20}$ der 3,4 cm breiten Zone schwarz, während des Verweilens im Gase stieg das Wasser noch weitere 0,5 cm. Gelbes Blutlaugensalz erfüllt also die Bedingungen vollständig, das Silbersalz weniger, die mit ersterem erhaltenen Resultate sind daher einwurfsfreier, wenngleich die Speicherung des Silbersalzes nur eine verhältnissmässig geringe ist.

Was die an macerirten Zellen durch Quetschen oder Quellungsmittel hervorrufbare Streifung anbetrifft, so kann ich hierüber wenig sagen. Sie tritt an bereits im unveränderten Zustande ge-

1) Nägeli und Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 128.

2) Arbeiten des botan. Inst. in Würzburg, Bd. II, p. 162.

streiften Membranen stets parallel der Streifung, und wo Poren vorhanden sind, stets parallel der Richtung der Porenspalten auf. Sie lässt sich jedoch nicht bei allen von mir untersuchten Bastzellen nachweisen, z. B. bei denen von *Tilia* und *Alcea rosea*.

Diese Streifung wird offenbar durch die Wiesner'schen Fibrillen hervorgerufen, möglicher Weise würde nach Anwendung der Carbonisirung die ebenerwähnten Bastzellen sie gleichfalls aufgewiesen haben.

Man muss sich also die Membran der Bastzellen aus zweierlei Substanz aufgebaut denken, welche in Streifen nebeneinander liegen. Diese Streifen sind bei gewissen Membranen zum Theil durch ihren grösseren Wassergehalt direct sichtbar, theils werden sie erst durch Quellungsmittel und Druck nach einem chemischen Eingriff, der Maceration, sichtbar. Ob den letzteren Streifen bereits im unveränderten Zustande ein grösserer Wassergehalt zukommt, ist fraglich. Man könnte für denselben die starke Ausdehnung senkrecht zur Streifenrichtung, welche bei der Imbibition trockener Membranen mit Wasser eintritt, ins Feld führen, gegenüber der zum Theil verschwindend geringen in der parallelen Richtung. Durch die Macerationsflüssigkeit wird die Substanz dieser Streifen gelockert, wohl durch Herauslösen eines Theiles derselben, in gleicher Weise, wie bei der ohne weiteres sichtbaren Streifung; die Quellungsmittel oder der Druck beim Quetschen trennen dann die dichteren Streifen. Das Sichtbarwerden durch Quellungsmittel allein, ohne vorhergehende Maceration, wie es sich zuweilen mit Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak hervorrufen lässt, erklärt sich dahin, dass dasselbe nebenher noch die Arbeit der Macerationsflüssigkeit übernimmt.

Was die Entwicklungsgeschichte der Streifung betrifft, so habe ich dieselbe wenig verfolgt. Ich stimme mit Famintzin¹⁾, Krabbe (l. c. p. 405) und anderen darin überein, dass die Streifung das Resultat nachträglicher Differenzirungsvorgänge ist. Eine spiralförmige Anordnung der Microsomen, in einer der späteren Streifung parallelen Richtung, wie sie Strasburger bei Coniferentracheiden

1) Beitrag zur Entwicklung der Sklerenchymfasern von *Nerium Oleander*. Bull. de l'Acad. de St. Petersburg, T. 29, p. 416—422. Just. Jahrb. 1884, I, p. 230.

beobachtet hat, habe ich nie sehen können, auch nicht bei Anwendung von Tinctionsmitteln.

Fassen wir die Resultate des über die Streifung Gesagten kurz zusammen, so können wir zunächst mit Gewissheit constataren, dass dieselbe auf einem Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Streifen beruht. Diese letzteren sind meist mehrmals schmaler, und erscheinen dunkel. In soweit ist die Ansicht Nägeli's über die Streifung sicher gestellt. Es ist jedoch eine zweite Frage, ob die weicheren Streifen aus derselben chemischen Substanz bestehen, wie die dichteren. Ich verweise auf die kurzen allgemeinen Erörterungen am Schlusse der Abhandlung, p. 326.

B. Die Querlamellirung der Bastzellen.

Die Querlamellirung wurde zuerst von Mohl¹⁾ und Valentin²⁾ als quere Streifung beschrieben. Späterhin ist sie manchmal erwähnt worden, so von Nägeli (l. c. p. 82) bei *Vinca*: „Mitten in der Substanz, und zwar, wie es schien, ziemlich zwischen den antitrop gestreiften Schichtencomplexen zeigten sich zarte, unterbrochene Querstreifen, welche feinen Rissen sehr ähnlich waren und zuweilen ein Netz zu bilden schienen.“ Von Reinke³⁾ wurde sie bei den Bastzellen des Blattes von *Welwitschia* als Ringstreifung beschrieben (und abgebildet, wenn nicht die oft auftretende, später zu beschreibende (p. 308) feine Runzelung des Oberhäutchens die Vorlage der Zeichnung gebildet hat). Strasburger⁴⁾ beschreibt die Querlamellirung bei *Vinca major* als drittes, innerstes Verdickungssystem aus netzförmigen Leisten, Famintzin (l. c.) bei *Nerium Oleander* als Faltung der innersten Membranschicht. Ausführlicher wurde sie von Krabbe (l. c. p. 409) beschrieben, und im Gegensatz zur Streifung auf Dichtigkeitunterschiede in der Membran-

1) Erläuterung und Vertheidigung etc., p. 23.

2) Ueber den Bau der vegetabilischen Zellmembran, Valentin's Repertorium für Anatomie u. Physiologie I, p. 88.

3) Lehrbuch der Botanik, p. 24 u. Fig. 17.

4) Zellhäute, p. 65 und Botan. Practicum, I. Aufl., p. 77; II. Aufl., p. 79.

substanz zurückgeführt. In seiner neuesten einschlägigen Publication glaubt Strasburger¹⁾ die Querlamellirung durch eine schwache, oft die ganze Membrandicke durchsetzende Faltung der Lamellen erklären zu können.

Die Querlamellirung wurde schön ausgebildet und häufig beobachtet bei *Apocynum androsaemifolium*, *Vinca minor* (und *major*) und bei *Nerium Oleander*, seltener bei *Asclepias Cornuti*, *Linum* und *Welwitschia*. Sie ist bei dem einen Individuum häufiger als bei einem anderen, und fehlt oder tritt auf selbst bei Zellen ein und desselben Bündels. Sie besteht aus ziemlich breiten, stärker brechenden, mehr oder weniger wellig gekrümmten, im Allgemeinen senkrecht zur Zellachse gestellten Streifen (Fig. 12, Taf. XIV). Wie der optische Längsschnitt (Fig. 14, 15, 16, Taf. XIV) lehrt, liegen sie bald in den äusseren, bald in den inneren Schichten. Die Behauptung Strasburger's, dass sich die querlamellierte Schicht scharf von den äusseren absetze, ja sogar sich öfters von denselben trenne, ist unrichtig. — Häufig ist die Streifung weniger deutlich. In günstigen Fällen kann man jedoch beobachten, dass bei gestreiften Zellen die Querlamellirung selbst die äussersten Schichten durchsetzt, und da die Streifen ebenfalls in den äusseren Schichten liegen, ist es unumgänglich nöthig, dass sich Streifung und Querlamellirung im eigentlichen Sinne gegenseitig durchsetzen. Solche Fälle erinnern an das von Nägeli aufgestellte Princip des Einanderdurchdringen's der Streifensysteme, man muss jedoch nicht vergessen, dass zwei nicht gleichartige Systeme sich kreuzen, da, wie wir gleich sehen werden, die Querlamellirung nur zum Theil auf Wassergehaltsdifferenzen beruht.

Streifung und Querlamellirung unterscheiden sich leicht durch ihr Aussehen: die erstere zeigt scharf begrenzte dunkle Linien und Streifen, die letztere verschwommen begrenzte, helle Streifen. Beim Senken des Tubus kehrt sich das Bild um, die Streifung erscheint, wie wir bereits sahen, als helle Zeichnung auf dunklem Grunde, die Querlamellirung als dunkle Zeichnung auf hellerem Grunde. (Fig. 13, Taf. XIV). Die Ursache ist für beide Structuren die gleiche und bereits erörtert worden.

Bettet man querlamellierte, ausgetrocknete Bastfasern in Cassiaöl

5) Histologische Beiträge, Heft II, p. 158.

oder Canadabalsam ein, so ist die Querlamellirung wohl merklich undeutlicher, verschwindet jedoch nie ganz. Die optische Wirksamkeit der hellen Streifen kann daher nicht auf Wassergehaltsdifferenzen allein zurückgeführt werden. Dass aber solche dennoch vorhanden sind, geht aus dem Undeutlicherwerden beim Austrocknen hervor. Auch die (bereits beschriebene, vergl. p. 295) Tinction mit Berlinerblau lässt uns auf Wassergehaltsdifferenzen schliessen, ich fand wenigstens (bei Vinca) die hellen Streifen wenig oder gar nicht, den dunkleren Grund deutlich blau gefärbt. An ausgetrockneten Bastfasern entsprechen den hellen Streifen jedenfalls schwache Membranvorsprünge, indem sie sich, in Folge ihrer grösseren Dichtigkeit, in radialer Richtung weniger contrahiren als die übrige Substanz.

Behandelt man querlamellierte Bastzellen direct unter dem Microscop mit Chlorzinkjodlösung, so sieht man deutlich, wie sich zunächst die hellen Streifen gelblich, der Grund violettlich färbt. Dann werden erstere hellviolett, der Grund tiefviolett, schliesslich ist von der ganzen Querlamellirung nur mehr wenig oder nichts mehr zu sehen, während die Streifung noch deutlich erkennbar ist. Genau ebenso ist das Verhalten gegenüber Jodlösungen und Schwefelsäure. Beide Reagentien können dazu dienen, die Querlamellirung von den v. Höhnel'schen Verschiebungslinien, mit welchen sie jedenfalls oft genug verwechselt worden sein mag, zu unterscheiden, die letzteren färben sich nämlich sofort, und viel intensiver als die übrige Membran, violett.

Eine hübsche Färbung der Querlamellirung kann man mit nicht zu starker, wässriger Methylenblaulösung ausführen. Die hellen Streifen bleiben fast oder ganz ungefärbt, wie man sich durch Vornahme der Tinction während des Beobachtens überzeugen kann, der Grund färbt sich intensiv blau. Dabei färben sich, worauf ich noch zurückkommen werde, die peripherischen Schichten der Membran, soweit sie nicht querlamellirt sind, nicht oder kaum merklich blau, die inneren nicht querlamellirten immer sehr intensiv. Zuweilen sieht man in den peripherischen, farblosen Schichten blaue Flecke, dort findet man dann auch die sonst fehlende Querlamellirung. — Wie Methylenblau, aber weniger günstig, färbt auch Methylviolett, Methylgrün und Fuchsin.

Durch Quellen in Natronlauge (5%—20%) ist die Querlamellirung nicht zum Verschwinden zu bringen. Auch durch das

Maceriren wird sie nicht gänzlich beseitigt (wie Mohl¹⁾ angegeben hat), erscheint jedoch viel weniger deutlich und die hellen Streifen färben sich (wie die äusseren Schichten) gleich der Grundmasse nun ebenfalls mit Methylenblau. Es wird bei der Maceration offenbar die stärker lichtbrechende, die Färbung verhindernde Substanz ausgezogen, die erhaltenbleibende Structur rührt dann wahrscheinlich nur mehr von Dichtigkeitsdifferenzen (in Bezug auf den Wassergehalt) her. Durch Quellungsmittel (Natronlange) wird dagegen die inkrustirende, stärkerbrechende Substanz nicht entfernt, die querlamellirten Bastfasern färben sich daher nach der Behandlung mit Kalilauge nicht anders als vorher. Mohl (l. c. Sp. 773) gab für *Apocynum venetum* ein Verschwinden der Querlamellirung schon durch Kochen in Wasser an. Ich wiederholte den Versuch mit den Bastfasern des mir allein zugänglichen *Apocynum androsaemifolium*, fand aber nach stundenlangem Kochen in destillirtem Wasser das Aussehen der querlamellirten Zellen nicht merklich verändert.

Die Querlamellirung übt keinen merklichen Einfluss auf die Orientirung der optischen Elasticitäts-Ellipsoidachsen aus, wie ich mich wiederholt und an verschiedenen Objecten (*Apocynum androsaemifolium*, *Vinca minor*, *Welwitschia*) überzeugen konnte.

Nach der von Krabbe (l. c. p. 409) verfolgten Entwicklungsgeschichte, welche ich, soweit meine Beobachtungen reichen, nur bestätigen kann, ist die Querlamellirung ein Product späterer Differenzirung, nach der Streifung auftretend und wie diese von Aussen nach Innen vordringend. Dagegen finde ich die Behauptung Krabbe's, die Querlamellirung verschwinde an den local sich erweiternden Stellen wieder, nicht bestätigt. Ich habe sie an solchen Stellen manchmal sehr deutlich gesehen (*Vinca minor*, *Apocynum androsaemifolium*).

Die ursprüngliche Behauptung Strasburger's, dass die Querlamellirung durch eine eigene, innerste, netzförmig verdickte Schicht bedingt werde, ist wie die ähnliche Famintzins nach dem eben Mitgetheilten nicht haltbar. Strasburger beschreibt an mehreren Stellen²⁾ ein eigenthümliches Verhalten der Querlamellirung der

1) Ueber die Zusammensetzung der Zellmembran aus Fasern, Bot. Z. 1853, Sp. 773.

2) Zellhäute, p. 65 und Botan. Practicum, I. Aufl., p. 77, II. Aufl., p. 79.

Bastfasern von *Vinca major* bei Einwirkung von Kupferoxydammoniak, dessen Einwirkung man direct beobachten müsse. „Die äusseren Schichtencomplexe sind alsbald vollständig aufgelöst, während der innere, netzförmig ausgebildete, länger widersteht und somit vollständig isolirt dem Beobachter entgegentritt.“

Ich habe die Einwirkung dieses Reagens — hergestellt durch Uebergiessen von Kupferdrehspähnen mit starker (18 %) Ammoniaklösung und längerem Stehenlassen — auf querlamellirte Bastzellen mehrerer Arten (*Vinca minor*, *major*, *Apocynum androsaemifolium*) wiederholt direct unter dem Mikroskop verfolgt. Die Querlamellirung verschwindet mit der Streifung, oder etwas später, dagegen bildet das bekannte, noch zu besprechende „Oberhäutchen“ häufig Falten, die fast horizontal (oder schwach geneigt, südwestlich ansteigend) untereinander fast parallel verlaufen. Auch eine innerste Schicht widersteht dem Kupferoxydammoniak öfters länger, ebenfalls zuweilen ähnliche Falten werfend, selten eine Schicht aus dem Inneren (der Mitte) der Membran, wie in dem als Fig. 1, Taf. XV wiedergegebenen Falle. Die Faltenbildung kommt offenbar durch die ungleich stärkere Verkürzung der heftiger angegriffenen übrigen Schichten zu Stande. Die Faltung einer dieser Lamellen hat, meiner Vermuthung nach, die Angabe Strasburger's über das längere Erhaltenbleiben der Querlamellirung in Kupferoxydammoniak veranlasst, das von ihm selbst postulierte directe Beobachten der Einwirkung des Quellungs-mittels lehrt den wahren Sachverhalt schnell erkennen.

Die neuere Ansicht Strasburger's, wonach die Querlamellirung durch feine, zuweilen die ganze Membran durchsetzende Einfaltungen verursacht sein könnte, Einfaltungen, hervorgerufen durch „eine, durch das Dickenwachsthum bedingte, vielleicht nur zeitweise Verkürzung älterer Gewebtheile“, scheint mir durch Verwechslung mit den v. Hönel'schen „Verschiebungslinien“ verursacht zu sein. Wenigstens konnte ich an schön querlamellirten Bastzellen derartige Einfaltungen nur an den Verschiebungsstellen finden.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass die Querlamellirung durch Streifen einer einerseits wegen geringerem Wassergehalt, andererseits aber auch an und für sich stärker brechenden Substanz hervorgerufen wird. Diese Substanz färbt sich nicht mit (bestimmten) Anilinfarben, wird durch die Maceration aus der Membran entfernt (wobei in Folge der

noch immer bestehenden Wassergehaltsdifferenzen die Structur nicht ganz verschwindet), durch Natronlauge wird sie nicht ausgezogen.

C. Die Verschiebungslinien¹⁾ der Bastzellen.

Bei sehr vielen Bastzellen, besonders bei nicht verholzten, sieht man bei schwächerer Vergrößerung Querlinien oder Gruppen von solchen, bald horizontal, bald mehr oder weniger (bis 45°) zur Zellachse geneigt; sie erweisen sich bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen als durch schwache Faltungen bedingt, die mehr oder weniger tief die Membran durchsetzen (Fig. 18, 19, T. XIV.) Dadurch, sowie durch ihren stets geraden Verlauf lassen sie sich leicht von der Querlamellirung unterscheiden. Sie sind von Nägeli (l. c. p. 79) als „Ringstreifen“ beschrieben werden, von v. Höhnelt²⁾ genauer untersucht, aber auf Verschiebungen und sogar Risse zurückgeführt worden.

Ihre Verschiedenheit von der gewöhnlichen Streifung geht klar aus dem Verhalten gegenüber gewissen Reagentien hervor. Sie färben sich zunächst, im Gegensatz zur Streifung und Querlamellirung mit Chlorzinkjodlösung, sowie mit Jodjodkalium und Schwefelsäure viel intensiver als die Hauptmasse der Membran. Während ferner Congoroth die letztere (bei *Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Apocynum androsaemifolium*) nur schwach roth färbt (auch wenn dieselbe nicht verholzt ist), färben sich die Verschiebungsstellen intensiv roth. Noch deutlicher tritt diese distincte Function ein, wenn man die Zellen längere Zeit in schwacher Natronlauge liegen gelassen hatte. An stark gequollenen Bastfasern ist dagegen kein Unterschied in der Färbung bemerkbar, es färbt sich alles stark und gleichmässig roth.

Vor allem aber sind die Verschiebungsstellen gegen Macerations- und Quellungs-Mittel viel weniger resistent als die übrige Masse der Membran. Eine Bastfaser (von *Nerium Oleander*, *Vinca minor*, *Welwitschia* etc.) zeigt nach der Maceration (in Schulze'schem

1) Ich behalte im Folgenden diese zuerst von v. Höhnelt gebrauchte Bezeichnung bei, obwohl mir die Entstehung der „Verschiebungen“, auf der die Nomenklatur beruht, nicht so sicher festgestellt zu sein scheint, wie jener Forscher meint und ich zu ihrer Definition einstweilen nur das abweichende chemische Verhalten heranziehe.

2) Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dikotylen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, p. 311 f.

Gemische) an Stelle der gröberen Linien deutliche Spalten und zerfällt leicht in entsprechende Stücke. Durch diese Eigenthümlichkeit wurde überhaupt zuerst die Aufmerksamkeit der Beobachter auf die Knickungslinien gelenkt. Die Membransubstanz muss also an den Verschiebungsstellen leichter angegriffen werden und verhält sich dort vielleicht überhaupt anders. Wie das Maceriren wirkt auch Quellenlassen in ziemlich starker Schwefelsäure.

Unter dem Polarisationsmikroskop sind die Verschiebungslinien bei gekreuzten Nicols hell, wenn die Faser selbst dunkel ist, dunkel, wenn die Faser hell ist, während die hellen Streifen der Querschlammung verschwinden, wenn die Faser dunkel wird. Diese Erscheinung wurde von Nägeli (l. c. p. 81) richtig mit der (bereits von ihm beobachteten) Faltung der Membran an den Verschiebungsstellen in Verbindung gebracht: „Da die Substanzmoleküle (Micelle) so orientirt sind, dass eine Elasticitätsachse auf der Fläche der Schichten senkrecht steht, so ist es nothwendig, dass die Schichten in der erhellten Linie von dem geraden Verlauf abweichen.“ Dieser Auffassung hat sich auch v. Höhnelt (l. c. p. 325) angeschlossen.

v. Höhnelt lässt die Verschiebungslinien durch den Druck der Parenchymzellen auf die isolirten oder ganze Bündel bildenden Bastfasern hervorgehen, wobei die tangential Rindenspannung das eigentliche Agens sein soll. Er nimmt an den betreffenden Stellen ein theilweises Zerreißen der Lamellen an, und erklärt so die veränderte Reactionsweise. Man kann sich nun in der That davon überzeugen, dass an gequetschten resp. zerschnittenen Bastfasern (Nerium etc.) die Quetschungsstellen resp. Schnittflächen mit Chlorzinkjodlösung und mit Congoroth sich intensiver färben, als die unversehrte Membran. Ebenso färben sich in starker Natronlauge verquollene Bastfasern intensiv roth mit letzterem Farbstoff. Es zeigt jedoch die genaueste Untersuchung der frischen Fasern nichts von wirklichen Rissen, die Membransubstanz ist an den Verschiebungsstellen also nur verändert, nicht zerrissen worden. Mit letzterer Annahme stimmen auch die Festigkeitsverhältnisse etc. der Bastzellen durchaus nicht.

Nach den Figuren v. Höhnelt's ist ein Zusammenhang zwischen den Kanten und Vorsprüngen der Parenchymzellen und den Verschiebungslinien der angrenzenden Bastzellen evident; wie aber diese Beeinflussung der Bastzellmembranen stattgefunden hat, ist eine

andere Frage, welche ausserhalb meines Themas lag, aber erneuerter Untersuchung bedürftig wäre. Die Verschiebungsstellen gehören ja nicht eigentlich zur Structur der Zellmembran.

Nach v. Höhnelt sollen nur unverholzte oder schwach verholzte Bastzellen die Verschiebungen zeigen. Ich muss hierzu bemerken, dass ich sie an den stark verholzten, mit Chlorzinkjodlösung behandelten Bastzellen von *Alcea rosea* als dunkelviolette Linien auf hellem, gelbem Grunde deutlich wahrnehmen konnte. Wie ich noch zeigen werde, treten solche Linien auch an Nadelholztracheiden und Laubholzlibriformzellen, die doch beide typisch verholzt sind, auf. Es verdient daher auch dies gegenseitige Sichausschliessen von Verschiebungslinien und Verholzung erneuerter Prüfung.

D. Die Schichtung der Bastzellen.

Ich werde hier nur auf zwei, sich an die Schichtung knüpfende Fragen eingehen, auf die Natur der dunklen Linien, welche die einzelnen, hier nach Krabbe's Untersuchungen zweifellos einander apponirten (nicht durch Spaltung entstandenen) Schichten trennen, und auf einige Differenzen in der Reactionsfähigkeit der Schichten selbst.

Auf dem Querschnitt durch eine Bastzelle erkennt man die bekannte Schichtung als ein System dunkler, concentrischer Linien von ungleicher Breite, fast immer mehrmals schmaler als die hellen Ringe, welche sie trennen, die aber selbst wieder merklich verschiedenes Lichtbrechungsvermögen besitzen können. So ist das Bild bei hoher Einstellung, beim Senken des Tubus kehrt es sich nach bekannten Principien um, man sieht jetzt helle, schmale Linien und dunklere Ringe (Fig. 17, a u. b, Taf. XIV).

Ausgetrocknete Querschnitte (*Nerium Oleander* etc.), oder, was vorzuziehen ist, Querschnitte durch ausgetrocknete Bastbündel, zeigen, soweit nicht Messerstreifen das Bild stören, in absolutem Alkohol untersucht, nur mehr Spuren der Schichtung, dafür zuweilen zwischen den Schichtencomplexen eine klaffende Spalte. Setzt man dem Alkohol Wasser zu, so imbibiren sich die Querschnitte — unter beträchtlicher Ausdehnung, — und die Schichtung wird wieder so deutlich, als sie zuvor war. Bettet man die ausgetrockneten Querschnitte in Anisöl oder Cassiaöl ein, so sieht man gar nichts mehr von der Schichtung, nur die Spalten sind durch das etwas differente Lichtbrechungsvermögen des Einbettungsmittels, welches sie ausfüllt, erkennbar.

Durch diese Resultate ist die Contactlinien-Theorie beseitigt, und ebenso die Annahme, die Schichtung werde durch an und für sich verschieden brechende Substanzen bedingt. Es bleibt nun noch zu untersuchen, ob die Schichtung durch mit Wasser, resp. Zellsaft erfüllte Spalten, oder durch Schichten einer wasserreicheren Substanz hervorgerufen wird.

Wir wollen annehmen, die dunklen Linien der Schichtung seien wassererfüllte Spalten. Würden sich dann die Schichten beim Austrocknen alle in tangentialer und radialer Richtung gleich stark (d. h. um gleich viel Procente) contrahiren, so müsste die Schichtung an den trockenen Querschnitten so deutlich sein, wie an den frischen (wenn man erstere in absolutem Alkohol untersucht), oder deutlicher (wenn sie in Luft betrachtet würden). In Wahrheit wird jedoch die Schichtung weniger deutlich, ja verschwindet fast ganz.

Dieses Verschwinden der Schichtung müsste auf einem Sichnähern der einzelnen Schichten beruhen, welches nur dadurch zu Stande kommen könnte, dass die äusseren Schichten mehr Wasser verlören, also sich mehr contrahirten, als die inneren. Es entstände ein Druck in radialer Richtung, der die einzelnen Lamellencomplexe aneinander pressen könnte, ähnlich wie ein heisser, locker um einen Gegenstand gelegter Eisenring nach dem Erkalten eng schliessen oder einen Druck ausüben kann. Sieht man aber zu, wie sich die einzelnen Schichten wirklich beim Austrocknen verhalten, so findet man, dass gerade die umgekehrten Verhältnisse vorliegen. Die inneren Schichten sind weicher, wasserreicher als die äusseren, sie müssen sich folglich beim Austrocknen mehr contrahiren als jene. Das geht aus der seit Nägeli's Untersuchungen (l. c. p. 95) bekannten Thatsache hervor, dass die äusseren Schichten in tangentialer Richtung viel weniger quellen als die inneren, ein an der Seite geöffneter Querschnitt durch eine Bastzelle streckt sich daher gerade. Die Quellung ist aber nur eine Umkehrung des Austrocknens. Statt eines radialen Druckes muss also beim Austrocknen ein radialer Zug zu Stande kommen, der die Schichten von einander zu entfernen strebt. Damit stimmt auch das Auftreten von Spalten zwischen den dichteren Schichten (die durch Zerreißen einer wasserreicheren Lamelle entstanden sein müssen). Aus der Thatsache, dass trotz des herrschenden Zuges mit der Wasserabgabe die Schichtung fast oder ganz verschwindet, geht bereits unwiderlegbar hervor, dass das Sichtbarwerden der Schichtung

auf Wassergehalt Differenzen beruht. Die Spuren der Schichtung, die manchmal an trockenen Querschnitten noch sichtbar bleiben, lassen sich ungezwungen durch das Einsinken der wasserreicheren Lamellen erklären. Ihr Verschwinden beim Einbetten in Cassiaöl beweist das genügend.

Das Vorhandensein einer Bindesubstanz zwischen den Schichten stärkeren Lichtbrechungsvermögens ergibt sich aber auch aus dem Verhalten frischer und macerirter Bastzellen gegenüber einem auf sie ausgeübten Druck: Es ist an frischen nicht möglich, die Schichten auseinander zu quetschen, nach der Maceration gelingt das leicht. Die Schichtung entspricht also auch hierin vollkommen der Streifung.

Wenn man frische Bastzellen (von *Nerium Oleander*, *Vinca minor* etc.) in der bereits beschriebenen Weise mit salpetersaurem Silber und Kochsalzlösung oder mit Blutlaugensalzlösung und Eisensalz behandelt, dann vollkommen austrocknet und in Anisöl oder Cassiaöl untersucht, so lassen sie (meist) noch deutlich ihre Schichtung in Gestalt schwarzer (in Punktreihen auflösbarer) oder blauer Linien erkennen, genau wie an gleichbehandelten Zellen auch die Streifung erhalten bleibt.

Wir kommen also zu folgendem Ergebniss: Zwischen den successive aufeinander abgelagerten Lamellen befinden sich Schichten von grösserem Wassergehalt, welche erstere mit einander verbinden. Ihre Substanz ist gleich derjenigen der weicheren Streifen; wie bei dieser ist es auch hier die Frage, ob bloss eine Wassergehaltsmodification oder ein anderes chemisches Individuum vorliegt, und wenn letzteres der Fall sein sollte, ob die wasserreichere Lamelle ganz aus ihm besteht, oder die eigentliche Substanz nur von ihm incrustirt wird. Ich neige mich letzterer Ansicht zu.

Die einzelnen Schichten einer Bastzellmembran sind nicht alle gleichmässig ausgebildet und gleich reactionsfähig. Man kann unterscheiden 1. die primäre Membran, 2. die gestreiften Lamellen, welche man als secundären Lamellencomplex bezeichnen kann, und 3. die innersten, ungestreiften Lamellen, den tertiären Lamellencomplex.

Die primäre Membran weicht in mancher Beziehung von den weiter nach innen gelegenen Schichten ab. Bekannt ist ihre grössere Widerstandsfähigkeit gegenüber Quellungsmitteln. Sie färbt sich, je nach der Herkunft der Bastzelle, mit Chlorzinkjod bald intensiver,

bald schwächer als die übrigen Schichten. Wie Chlorzinkjodlösung färbt auch Congoroth und Methylenblau sie oft distinct, in letzterem nimmt die primäre Membran häufig einen mehr violetten Ton an. Gewöhnlich erscheint sie vollkommen homogen, ohne Streifung. Dass aber eine Verschiedenheit in der Cohäsion ihrer Micelle in zwei aufeinander senkrechten Richtungen vorhanden ist, geht daraus hervor, dass sie beim Präpariren zuweilen (z. B. bei *Euphorbia palustris*, Fig. 5, 6, Taf. XV) zu einem spiralförmig gewundenen Bande zerreißt.

In der Auffassung dieses widerstandsfähigen Häutchens als primäre Membran folge ich Cramer¹⁾ und Nägeli (l. c. p. 85). Eine andere Ansicht hat Strasburger²⁾ über dasselbe ausgesprochen. Er sieht es an „als eine Art inneren Grenzhäutchens, das durch besondere Differenzirung der äussersten Lamelle der Verdickungsschichten entstand.“ Im Weiteren heisst es: „Isolirte Bastfasern (von *Vinea major*) sind aus ihren primären Hüllen befreit.“ Die Isolirung wurde durch Zerbreehen des Stengels und Abschneiden oder Herausziehen der vorstehenden Fasern ausgeführt. Dazu ist nun zunächst einmal zu bemerken, dass man sich an Querschnitten mit Färbemitteln etc. überzeugen kann, dass die primäre Membran und nicht die älteste Lamelle der Verdickungsschichten es ist, welche die differente Reaction giebt. Andererseits muss aber auch, wenn der Stengel zerbrochen und die vorstehenden Fasern herausgezogen werden, irgendwo die „primäre Hülle“ Strasburger's bleiben, am einen oder am anderen Ende. In Wahrheit erfolgt die Trennung der Bastfasern meist in der zwischen den primären Membranen liegenden Mittellamelle (im Sinne Dippel's), und die einzelne Faser behält beim Herausziehen ihre primäre Membran.

Bei *Welwitschia* bildet die primäre Membran häufig feine, quer oder etwas schräg über die Zelle verlaufende Falten, welche oft, dicht gedrängt und regelmässig ausgebildet, an die Querlamellirung erinnern (vergl. Fig. 2, 5, Taf. XV). Sie gehören jedoch stets nur der primären Membran an, wie aus dem Verhalten beim Quellen hervorgeht, am Rande der Faser entsprechen ihnen je nach ihrer Neigung mehr oder weniger deutliche Vorsprünge. Sie färben sich, wie die ganze primäre Membran, mit Congoroth intensiver als die

1) Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesellsch. in Zürich 1858, p. 1 (nicht 1857, wie Nägeli citirt).

2) Zellhäute, p. 66.

übrigen Schichten, in Folge der Faltung erscheint daher die Membran quer rothgestreift. Möglicher Weise entspricht die von Reinke (l. c. p. 24, Fig. 17) abgebildete Ringstreifung dieser feinen Fältelung und nicht der Querlamellirung, welche ich gerade an diesem Object nicht immer deutlich gesehen habe.

Die secundären (gestreiften) und die tertiären (ungestreiften) Lamellencomplexe zeigen oft ein merklich verschiedenes Verhalten gegenüber manchen Färbemitteln. So färben sie sich mit Chlorzinkjodlösung, sowie mit Jod- und Schwefelsäure häufig etwas verschieden, auffallend aber wird der Unterschied bei der Anwendung wässriger (nicht zu starker!) Methylenblaulösung: die secundären Schichten sind fast oder ganz farblos, die tertiären intensiv blau, der Uebergang ist ein allmählicher oder plötzlicher, es besteht dann eine ganz scharfe Grenze zwischen secundären und tertiären Schichten. Diese Differenzen treten besonders bei *Nerium Oleander*, aber auch bei *Vinca* etc. auf, andere Bastfasern färben sich ganz gleichmässig blau. Statt des Methylenblaus kann man auch, aber mit weniger günstigem Erfolge, andere Anilinfarben: Methylgrün, Fuchsin, Bismarkbraun, anwenden.¹⁾

Diese Fähigkeit der tertiären Schichten, sich mit Methylenblau etc. zu färben, welche den äusseren, älteren Schichten ganz mangeln kann, könnte dazu verlocken, einen „Plasmagehalt“ derselben anzunehmen. In der That hat z. B. Kohl²⁾ auf ähnliche, an

1) Ein ähnliches Verhalten der secundären und tertiären Schichten der Endospermzellen von *Phytelephas* fand Dippel (Zeitschrift für Mikroskopie, Bd. I, p. 252) bei Behandlung der in Kaliumquecksilberjodid gequollenen Membranen mit Fuchsin und Hämatoxylin, die Innenschicht, allein gequollen, soll sich blassroth, die äusseren Schichten gar nicht färben. Die Färbung mit Hämatoxylin erweist jedoch bei den Bastzellen von *Nerium* keine Verschiedenheiten der Schichten, es tritt überhaupt nur eine höchst schwache Färbung der Membran auf.

2) Wachstum und Eiweissgehalt vegetabilischer Zellhäute. Botan. Centralblatt, Bd. XXXVII, p. 1 f. (1889). Kohl konnte mit Millon'schem Reagens keine Rothfärbung der sich mit Methylviolett färbenden, kappenförmigen Lamellen erhalten, woraus für ihn folgte, dass das Millon'sche Reagens kein zuverlässiger Indicator für Eiweiss sei, da er einen Beweis für den dennoch vorliegenden Eiweissgehalt der Membran darin sah, dass das Plasma sich intensiv, die Kappen aber mit zunehmendem Alter sich immer schwächer, endlich gar nicht mehr mit Methylviolett färben. Bekanntlich färben sich aber allerhand Dinge mit Methylviolett, auch solche, denen selbst Wiesner keinen Eiweissgehalt zuschreibt, z. B. schwedisches Filtrirpapier. Und was die graduellen Unterschiede im Speicherungs-

Haaren mit Hülfe von Methylviolett gewonnene Resultate gestützt, einen Plasmagehalt der sich färbenden Lamellen wahrscheinlich zu machen gesucht. Wie sehr man aber bei den Bastzellen (und wohl auch bei den Kohl'schen Haaren) mit einer solchen Annahme auf dem Holzwege ist, lässt sich leicht zeigen. Man braucht nur Bastzellen, welche im unveränderten Zustande diese Differenz deutlich zeigen, zu maceriren und mit frischen in dieselbe Farbstofflösung zu legen, dann färben sich die äusseren Lamellen bei letzteren nicht, bei den macerirten Zellen dagegen wie die inneren Lamellen. Der Unterschied in der Färbbarkeit beruht also auf einer durch das Macerationsverfahren entfernbaren Incrustation der äusseren Schichten, wodurch dieselben am Speichern des Farbstoffes verhindert werden und nicht etwa auf einem Plasmagehalt der inneren Schichten. Dass die geringe, beim Maceriren eintretende Quellung der Membranen, also wohl auch ihrer äusseren Schichten, nicht Grund der Aenderung im Verhalten gegenüber Methylenblau sein kann, geht daraus hervor, dass in starker Kalilauge oder Schwefelsäure aufgequollene Bastzellen nach dem Auswaschen dieselben Färbungsunterschiede zeigen, wie frische. Durch die erwähnten Quellungsmittel wird also die incrustierende Substanz nicht ausgezogen.

Auffallend ist die Uebereinstimmung, welche zwischen den secundären Schichten derartiger Bastzellen und den hellen Streifen der Querlamellirung, sowie zwischen den tertiären Schichten und den dunklen Bändern der Querlamellirung in Bezug auf ihr Verhalten gegen Jodpräparate, vor allem aber gegen Methylenblau herrscht, sowohl vor als nach dem Maceriren. Wie ferner die hellen Streifen der Querlamellirung etwas wasserärmer sind als die dunklen, so sind auch die äusseren (secundären) Schichten, wie ich durch Messungen feststellen konnte, wasserärmer als die inneren (tertiären). Dass endlich das Quellen in Kalilauge und Schwefelsäure die Fähigkeit zu discreter Färbung mit Methylenblau nicht aufhebt, stimmt ebenfalls für beide überein. Es wäre daher möglich, dass das Unter-

vermögen der einzelnen Kappen anbetrifft, so braucht man nur (imbibirte) Stärkekörner (von Arrowroot oder Kartoffel) in Methylviolett zu legen, anzusehen, bis zur beginnenden Verkleisterung zu erwärmen und wieder anzusehen, um zu constatiren, dass mit dem beginnenden Verquellen die Färbung intensiver wird, wie bereits W. Nägeli (Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe p. 78, 1874) nachgewiesen hat.

bleiben einer Farbstoffspeicherung in den secundären Schichten und in den hellen Streifen der Querlamellirung durch die Incrustation der Zellmembran mit ein und derselben Substanz bedingt würde, und dass ferner die Querlamellirung nichts anderes wäre, als der Modus, in dem diese Incrustation auftritt. Ist die ganze Schicht incrustirt, so ist auch die Querlamellirung verschwunden. Damit stimmte ferner das Auftreten tingirbarer Flecke in den sonst bereits farblos bleibenden Schichten, welches ich bereits (p. 300) erwähnt habe, und wobei stets noch die Querlamellirung (als helle Linien in den blauen Flecken) erkennbar ist. Die hellen Streifen werden immer breiter; wenn sie zusammenfliessen, ist die Incrustation vollendet. Dass die Querlamellirung von Aussen nach Innen fortschreitet, wurde bereits durch Krabbe ermittelt (l. c. p. 409). Ob dieselbe wirklich als Uebergangsstadium zwischen nichtincrustirten und incrustirten Schichten aufzufassen ist, müssen weitere Untersuchungen lehren. Ich möchte nur auf die Möglichkeit eines derartigen Verhaltens hingewiesen haben.

In oder zwischen den verschiedenen Lamellencomplexen lässt sich zuweilen die eine oder die andere Lamelle unterscheiden, welche durch ihre Resistenz gegen Quellungsmittel und ihr Verhalten gegenüber Farbstoffen an die primäre Membran erinnert. Derartiges hat bereits Nägeli gesehen (l. c. Taf. V, Fig. 50), auch mir ist es wiederholt vorgekommen (vergl. p. 302).

Die Differenzen im Speicherungsvermögen der verschiedenen Lamellencomplexe treten oft recht deutlich an mit Methylenblau behandelten, vollkommen ausgetrocknet in Cedernholzöl etc. eingebetteten Querschnitten hervor. Fig. 22, Taf. XIV stellt ein so behandeltes Präparat (von *Nerium*) dar. Die primäre Membran ist am stärksten, der secundäre Lamellencomplex am schwächsten gefärbt, der tertiäre wieder intensiver.

III. Dikotylen-Holzzellen.

Nägeli¹⁾ hat für die Holzzellen von *Kerria japonica*, *Fagus silvatica*, *Populus*, *Lonicera*, *Aesculus*, *Robinia* und *Hakea* Streifungen beschrieben, welche erst nach dem Maceriren, beim Aufquellen in Schwefelsäure, deutlich

1) Botanische Mittheilungen, Bd. II, p. 67 f.

werden sollen. Ich wurde zu einer Nachuntersuchung hauptsächlich durch die Angabe Nägeli's veranlasst, dass bei einigen der erwähnten Arten jede Holzzelle, oder doch der grösste Theil derselben, Ringstreifung aufweist, ich beschränkte mich auf die Untersuchung des Holzes von *Kerria*, *Fagus* und *Hakea*.

Die macerirten und isolirten Libriformzellen von *Kerria japonica* (Nägeli, l. c. p. 67) zeigen mir, wie Nägeli, für's erste spaltenförmige Poren, in steilen Spiralen (etwa 12° bis 20° zur Zellachse geneigt) in südöstlicher Richtung ansteigend, ausserdem zuweilen zarte, sichtlich der Innenlamelle angehörige Spiralfasern, zwei oder drei an Zahl, welche unter viel geringerer Neigung (etwa 63° mit der Zellachse bildend), in südwestlicher Richtung ansteigen. Die Längsachse der Poren steht also ungefähr senkrecht auf den Spiralfasern. Bei gekreuzten Nicols über einem Gypsblättchen giebt eine in angedeuteter Weise spiralig verdickte Zelle Additionsfarben, wenn ihre Achse parallel zu der längeren Achse im Gypsblättchen liegt. Die optische Reaction richtet sich also nach den Poren und wird durch die Spiralbänder nicht (merklich!) beeinflusst. Die Neigung der Porenspalte zur Zellachse ist an ein und demselben Porus zuweilen merklich verschieden, z. B. um 7° , und zwar fand ich stets die Porusspalte in den inneren Schichten steiler als in den äusseren.

Die macerirten Libriformzellen zeigen nach Anwendung eines mässigen Quetschens häufig Streifung, welche durchaus parallel den Porenspalten verläuft, nicht parallel den Spiralbändern, wenn solche überhaupt vorhanden sind. Die Streifung kreuzt sich auf der zu und abgekehrten Hälfte der Zelle (unter einem spitzen Winkel), es liegt also Spiralstreifung und nicht Ringstreifung vor.

Nach Nägeli sollen nun in den mit Salpetersäure macerirten und mit Schwefelsäure aufquellenden Membranen (eine Behandlung mit Jodtinctur wird nicht direct angegeben, hatte aber zweifellos stattgefunden) stellenweise sehr zahlreiche und gedrängte Ringstreifen auftreten. Auch ich habe an in entsprechender Weise behandelten Libriformzellen der Beschreibung entsprechende, dunkle Linien gesehen, halte sie jedoch für nichts anderes als für Verschiebungslinien. Freilich fand ich sie nie so gleichmässig über grössere Abschnitte vertheilt, wie sie Nägeli (l. c. Taf. IV, Fig. 40) abbildet (vergl. unsere Fig. 7, 8, 9, Taf. XV).

Die „Verschiebungsstellen“ zeigen sich bereits bei Behandlung der macerirten und mit verdünnter Jodjodkaliumlösung getränkten Libriformzellen mit Schwefelsäure vor dem eigentlichen Aufquellen als dunkle blauviolette Linien auf hellerem Grunde, gerade wie bei vielen Bastzellen. Sie bleiben auch beim eigentlichen Aufquellen erhalten. Das letztere erfolgt genau wie bei Bastzellen; es ist ein Oberhäutchen von grösserer Resistenz vorhanden, welches querüber zerrissen und von der vorquellenden Substanz zusammengeschoben wird (Fig. 9, Taf. XV), die ganze Faser dreht sich in südwestlicher der Poren-, resp. Streifenneigung entgegengesetzter Richtung. Dies beweist, dass die Micellarstructur der Libriformmembranen sich wirklich nach der Porenrichtung (resp. der spiraligen Streifung) richtet und nicht etwa nach Ringen, da in letzterem Falle überhaupt keine Torsion eintreten könnte.

Wie *Kerria* verhält sich rücksichtlich des Libriforms auch *Fagus silvatica* (Nägeli, l. c. p. 68). Untersucht wurde sowohl junges Astholz als altes Stammholz. Die Spiralfasern fehlen; die Porenspalten steigen südöstlich, selten südwestlich in steilen Spiralen an. Derselbe Porus zeigt in Bezug auf seine Gestalt und seine Neigung häufig eine Aenderung, in den äusseren Schichten sind die Porenspalten kurz und stark geneigt (Winkel von 30° bis 40° mit der Zellachse bildend), in den inneren Schichten sind die Porenspalten lang und schmal und stehen fast longitudinal (Neigung zur Zellachse 1° bis 2°). Die beim Quetschen sichtbar werdende Streifung verläuft parallel der steileren Poreneigung und gehört wohl meist den inneren Schichten an. In Schwefelsäure verquillt die Faser unter Drehung, das resistenteren Oberhäutchen (die primäre Membran) ist sehr deutlich, bei vorhergehender Behandlung mit Jodjodkaliumlösung treten, bereits vor dem eigentlichen Aufquellen, die Knickungslinien durch ihre intensive Färbung hervor. Nach Nägeli sollen die dickwandigen Holzzellen (die Libriformzellen im Gegensatz zu den Tracheiden¹⁾) deutliche Ringstreifung zeigen. Offenbar beobachtete er auch hier die Verschiebungslinien. Macerirte Libriformzellen, mit starker Chlorzinkjodlösung behandelt, zeigen ebenfalls die für die Verschiebungslinien charakteristische Färbung, vergl. Fig. 10—13, Taf. XV; Fig. 10 stellt ausserdem den einzigen

1) Hartig und Weber, das Holz der Rothbuche, p. 22.

Fall dar, in welchem ich eine wirkliche „Verschiebung“ beobachten konnte. Wie bei den Bastzellen färben sich die Linien nach der Maceration mit Congoroth intensiver als die übrige Membran, doch muss eine Behandlung mit fünfprocentiger Kalilauge vorhergehen. An macerirten Bastzellen, z. B. von Nerium, färben sich ebenfalls die Knickungslinien nach dem Maceriren ohne weitere Behandlung, wie die Membran überhaupt, nicht oder kaum mit Congoroth.

Die Libriformzellen von *Hakea suaveolens*¹⁾, welche nach Nägeli ebenfalls ringförmige Streifung zeigen, haben fast longitudinale spaltenförmige Poren, und zeigen, entsprechend behandelt, Verschiebungslinien, wie das Holz von *Kerria* und *Fagus*.

Die Molecularstruktur richtet sich in allen untersuchten Fällen nach der Porenrichtung der Libriformzellen, die wahre Streifung ist nicht direct sichtbar, sondern muss erst durch chemische und mechanische Eingriffe hervorgerufen werden. Die Ringstreifung Nägeli's ist hier wie bei den Bastzellen durch eine nachträgliche Substanzänderung, unabhängig von der Molecularstruktur der Membran, durch die Verschiebungslinien v. Höhnel's, bedingt. Was die Ursache des Auftretens dieser merkwürdigen Erscheinung ist, konnte ich für die Libriformzellen (von *Fagus*) nicht feststellen, es liesse sich eine Beeinflussung derselben durch die Markstrahlenzellen denken, wie v. Höhnel ja eine solche durch das angrenzende Parenchym, durch Sklerenchymzellen etc. für die Bastzellen annimmt, wobei jedoch bei ihm die eigentliche Ursache im Rindendruck liegt, der natürlich in unserem Falle keine Rolle spielen kann. Hervorzuheben ist noch, dass ich eine merkliche „Verschiebung“ nur einmal, als Ausnahmefall, beobachten konnte (vergl. Fig. 10, Taf. XV).

v. Höhnel (l. c. p. 318) hatte das Fehlen der Verschiebungslinien bei manchen Bastzellen mit deren Verholzung, „die innig mit der Festigkeit der Faser zusammenhänge“, in Verbindung gebracht, deutliche Verschiebungen sollen fast nur in solchen Fällen auftreten, wo die Verholzung der Bastfasern fehlt oder nur schwach ist. Die Libriformzellen (sowie die gleich zu besprechenden Nadelholztracheiden) zeigen jedenfalls deutlich, dass kein Zusammenhang besteht zwischen dem Auftreten der Verschiebungen und der Verholzung, dass aber,

3) Nägeli untersuchte eine als „*Hakea pectinata*“ bezeichnete Species (l. c. p. 70), welche wohl mit *H. suaveolens* R. Br. identisch war.

in Folge der Verholzung, die zum Nachweis der Verschiebungen verwendbaren Reagentien zuweilen versagen.

IV. Nadelholztracheiden.

Die „Streifung“ der Coniferentracheiden wurde, soviel ich ermitteln konnte, von Mirbel bei *Gingko biloba* entdeckt. Sie wurde dann von Valentin¹⁾, vor Allem aber von Mohl²⁾ genauer untersucht und auch bei anderen Coniferen nachgewiesen. Seitdem geht sie als ein immer wiederkehrendes Beispiel für Membranstreifung durch die Literatur. Nach Mohl sollte die Streifung auf feiner spiraliger Membranverdickung beruhen, er bezeichnete die einschlägigen Zellen geradezu als „Spiralgefässe“. Nägeli³⁾ führte sie auf sein bekanntes Princip, den Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer, also hellerer und dunklerer Streifen zurück. Später wurden die Nadelholztracheiden noch einmal genau von Dippel⁴⁾ untersucht, der auf die alte Mohl'sche Auffassung der Streifung als feine, spiralige Verdickung zurückkam. Seither hat sich, soviel ich weiss, Niemand mehr durch eingehendere Untersuchung ein Urtheil über die fraglichen Structurverhältnisse zu bilden gesucht, bald wird die Streifung im Sinne Nägeli's⁵⁾, bald in dem Dippel's⁶⁾ erklärt. Auf die Ansicht Wiesner's komme ich später zurück.

Auch hier wollen wir zunächst wieder unterscheiden zwischen der ohne Weiteres an der imbibirten Zellwand auftretenden Streifung und der erst an macerirten Zellen durch Quellungsmittel oder Quetschen hervorrufbaren. Ich beschränkte meine Untersuchungen fast ganz auf das Holz von *Pinus silvestris*, welches allgemein als ein günstiges Object angegeben wird; wo andere Coniferen zur Untersuchung kamen, ist das immer eigens bemerkt worden.

Die Tracheiden von *Pinus silvestris* zeigen bekanntlich eine

1) Valentin, Repertor. für Anatom. u. Physiol., Bd. I, p. 88.

2) Mohl, Vermischte Schriften, p. 324.

3) Nägeli, in Bot. Mitth., Bd. II, p. 56 f. und Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II, p. 538.

4) Dippel, Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. der Senckenb. nat. Ges. Bd. XI.

5) Reinke, Lehrbuch d. Bot., p. 1880, v. Tieghem, Traité II, p. 556.

6) Strasburger, Zellhäute, p. 49, doch sind bei ihm die Leisten nicht durch deutliche Lücken getrennt, wie bei Dippel, sondern „im Contact.“

spiralige Streifung, welche unter einem Winkel von 60° bis 50° zur Horizontalen, also ziemlich steil, ansteigt (Fig. 14, Taf. XV). Sie ist, wie Dippel angab, besonders deutlich an den rothen Stellen des Astholzes. Man wählt zur Untersuchung am besten Tangential-schnitte, um nicht durch die Hoftüpfel gestörte Bilder zu erhalten. Die dunklen Streifen haben, im Verhältniss zu den hellen, eine sehr merkbliche Breite, sie sind an verschiedenen Zellen sehr verschieden deutlich, auch an derselben Zellwand oft nicht alle gleichmässig scharf ausgeprägt, ohne dass jedoch dann, wie manchmal bei gestreiften Bastzellen, immer eine Anzahl Streifen deutlich zu einem Bande zusammengehören.

Ein Sichkreuzen der Streifen in derselben Membran — auch nur in dem Sinne, wie es z. B. bei den Apocynenbastfasern vorliegt — konnte ich, im Gegensatze zu Nägeli (und Wiesner) und in Uebereinstimmung mit Dippel und Strasburger, an macerirten Zellen nie beobachten. Die Kreuzung ist stets nur eine scheinbare, bald auf der Streifung der zu- und abgewandten Seite ein und derselben Zelle beruhend — besonders bei schwacher Vergrösserung und mittlerer Einstellung —, bald auf der Streifung zweier aneinander grenzenden Membranen verschiedener Zellen — bei Schnitten durch das frische Holz. Auf die letztere Weise und nicht, wie Dippel meint, auf die erstere, ist wohl das Bild Nägeli's (l. c. Taf. IV, Fig. 25) zu Stande gekommen.

Der optische Längsschnitt durch die Tracheiden zeigt ihre Wände fast stets ganz glatt, nur selten ganz flachwellig und dieser Befund, verbunden mit der trotzdem oft sehr deutlichen Streifung, hat offenbar die Erklärung der letzteren als Differenzirung in wasserärmere und wasserreichere Streifen veranlasst, und die Erklärung durch spiralige Verdickung bei Seite schieben lassen, indem man, vom Vergleich mit einem Spiralgefäss ausgehend, erwartete, die Verdickungsfasern auf dem optischen Längsschnitt, wie bei einem Spiralgefäss, als deutliche Vorsprünge erkennen zu sollen. Ein derartiger Schluss ist jedoch offenbar falsch, das Sichtbarwerden einer Membranstructur, sei es nun Differenzirung oder Canellirung, hängt im optischen Längsschnitt nur wenig von ihrer Natur ab, da eine wasserreiche Substanz etwa einer Wasserspalte gleich wirken würde, dagegen hauptsächlich von der Neigung der Streifung zur Mikroskopachse und der Dicke der wirksamen Schicht (der Breite des wasserreicheren

Streifens oder der wassererfüllten Rinne). Zum Beweise diene Fig. 2 A—D. Die schattirten Streifen *W* sollen die weichere Substanz oder die Rinnen, *H, H* die dichtere Substanz oder die Leisten in der Flächenansicht vorstellen, die Bedingungen der Construction sind so

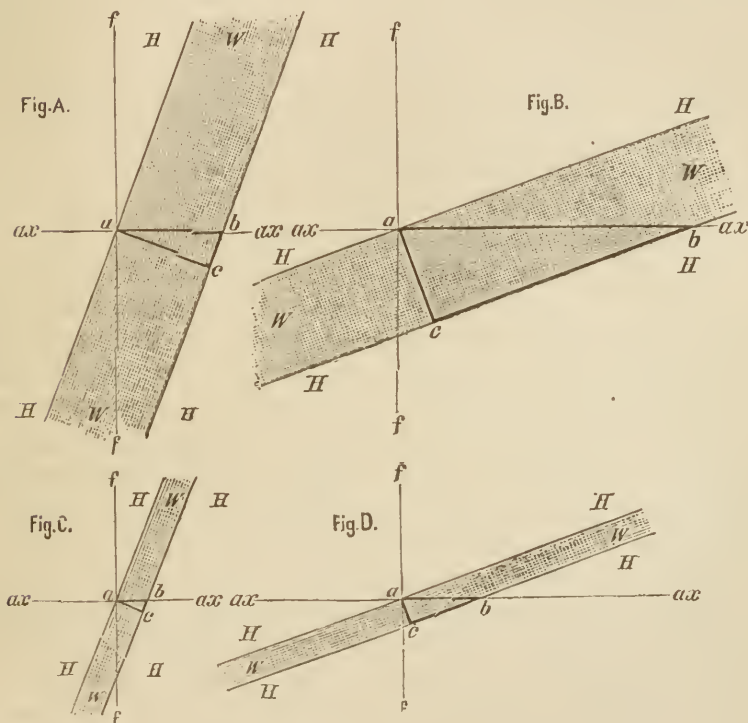


Fig. 2.

variirt worden, dass in A und B sowie in C und D die Breite von *W* gleichgeblieben ist, dagegen in A und C Neigung zu der, in der Papierebene liegend gedachten Mikroskopachse (*ax*) 70° , in B und D nur 20° beträgt. Die Dicke der wirksam werdenden Schicht ist dann, bei Einstellung z. B. auf die Ebene *ff*, leicht bestimmbar, sie entspricht der Hypothense des Dreieckes *abc*, ist also gleich dem Quotient aus der eigentlichen Breite des Streifens und dem Cosinus des Neigungswinkels der Streifung zur (der Linie *ff*parallelen) Zellachse, $ab = \frac{ac}{\cos bac}$, oder gleich dem Quotient aus demselben

Dividend und dem Sinus des Neigungswinkels der Streifung zur Mikroskopachse (av), $a b = \frac{a c}{\sin a b c}$ (da beide Winkel zusammen gleich R sind). Bei gleichbleibender Breite der Streifen, aber variabler Neigung ist also ihre Deutlichkeit proportional der Secante des Neigungswinkels zur Zellachse, bei gleichbleibender Neigung aber und variabler Breite proportional dieser Breite. Bei den gewöhnlichen Spiralgefässen ermöglicht nun sowohl die geringe Neigung der Fasern zur Horizontalen als ihr bedeutender gegenseitiger Abstand das Zustandekommen der bekannten Profilsansicht der Fasern im optischen Längsschnitt, welche man bei den Fasertracheiden von Pinus wegen der stärkeren Neigung zur Horizontalen und der grösseren Feinheit der Rillen vergeblich sucht.

Was nun die thatsächliche Natur der Spiralstreifung der Coniferentracheiden anbetrifft, so fällt zunächst die Contactlinientheorie Strasburger's wieder gänzlich ausser Betracht. Es kann sich nur darum handeln, ob ein Wechsel von Streifen aus an und für sich im Lichtbrechungsvermögen differirender Substanz stattfindet, ob spirallige Verdickung, wie Dippel angiebt, oder gar Canäle, erfüllt mit Wasser, wie Wiesner will, vorliegen, oder ob Differenzen im Wassergehalt einer an und für sich optisch gleich wirkenden Masse die Streifung bedingen, wie Nägeli wollte.

Bettet man vollkommen ausgetrocknete Tangentialabschnitte in ein ungefähr gleich stark brechendes Medium ein — ich benutzte hierzu meist Cassiaöl — so sieht man von der Streifung gar nichts mehr, oder nur Spuren, während man sich an denselben, in Wasser liegenden Schnitten vom deutlichsten Vorhandensein derselben überzeugen konnte. Diese vorherige Controle ist bei der Ungleichheit der Streifung im Aussehen und Auftreten durchaus nöthig, um keine falschen Resultate zu erhalten. Die Spuren der Streifung, die in Cassiaöl noch erhalten bleiben, führen sich naturgemäss auf immer vorhandene geringe Unterschiede zwischen den Brechungsindices der Membran und des Medium zurück.

Betrachtet man vollkommen ausgetrocknete Längsschnitte in Luft, so ist die Streifung sehr deutlich, deutlicher als vorher in Wasser, verdrängt man die Luft durch absoluten Alkohol, so wird die Streifung weniger deutlich. Ich erhielt bei Anwendung von Methylalkohol ($n = 1,32$) und Aethylalkohol ($n = 1,367$) nicht

merklich verschiedene Resultate. Ersetzt man dann den absoluten Alkohol durch Wasser, so strecken sich die durch das Austrocknen verbogenen Schnitte wieder gerade, im Aussehen der Streifung tritt jedoch keine merkliche Aenderung ein, höchstens werden die dunklen Streifen etwas schmaler, aber nicht weniger dunkel. Ich habe das Experiment mehrmals wiederholt, selbst an über der Flamme bis zur deutlichen Bräunung ausgetrockneten Schnitten, und stets dasselbe Resultat erhalten.

Ein eigenthümliches Ergebniss will Wiesner¹⁾ an vollkommen ausgetrockneten Längsschnitten aus dem Holz von *Abies excelsa* erhalten haben. Nach ihm werden die Schraubenlinien der trockenen Membran, — die übrigens ein Netzwerk bilden sollen, also sich wenigstens in derselben Membran kreuzen müssten! — durch Wasserzutritt viel undeutlicher. „Aus diesem (letzten) Umstand ist zu folgern, dass in der trockenen Wand luftgefüllte Hohlräume vorkommen, welche bei Wasserzutritt durch Flüssigkeit ersetzt werden. Diese Hohlräume sind im lebenden Zustande der Zellwand auch vorhanden und zweifellos gleichfalls mit Flüssigkeit erfüllt.“ Offenbar ist das ein Fehlschluss; denn auch eine gerillte Zellmembran muss, bei gleichbleibender Tiefe der Rillen in Luft untersucht, in dem Verhältniss deutlicher „gestreift“ erscheinen, als die Luft das Licht schwächer bricht, als das Wasser. Um zu beweisen, dass wirkliche Canäle im Innern der Tracheidenmembranen vorkommen, hätte Wiesner ganz andere Thatfachen anführen müssen.

Wie das „Netz“ Wiesner's zu Stande kam, weiss ich nicht, vielleicht durch Messerstreifen. „Die Zusammensetzung aus kleinen Körnchen (Dermatosomen), die an der imbibirten Zellwand nur angedeutet sei, trete an der ausgetrockneten viel schärfer hervor, und an radialen Längsschnitten sehe man die Tüpfel (was von den Tüpfeln, die Hofmembranen oder die Schliesshäute?) mit feinen Körnchen besät, welche theils in radialen Streifen, theils in concentrischen Ringen angeordnet seien. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Dermatosomen durch Wasserverlust sich contrahirt haben, und in Folge dessen ihre Peripherien sich von einander entfernten, wodurch diese Hautkörperchen, obwohl kleiner geworden, als solche deutlicher hervortreten.“ Ich muss gestehen, dass ich

1) Organisation der vegetab. Zellhaut, I. c. p. 55 (des S. A.).

weder an frischen, noch an bis zu beginnender Bräunung ausgetrockneten Längsschnitten, weder an den Wänden selbst, noch an den Hoftüpfeln, — ich untersuchte freilich *Pinus silvestris*, nicht *Abies excelsa*, wie Wiesner — etwas von den Dermatosomen gesehen habe, obwohl mir die neuesten Zeiss'schen Apochromate für Wasserimmersion und homogene Immersion zu Gebote standen. Jedenfalls sah Wiesner, soweit die Tüpfel in Betracht kommen, die zuerst von Russow¹⁾ klargestellte Radialstreifung und Areolirung des Margo der Schliessmembran, die gerade bei *Pinus* nicht immer vorhanden ist.

Die weitere Prüfung des Verhaltens der Tracheidenstreifung brachte mir bald vollkommene Gewissheit, dass in diesem Falle Dippel Recht hat, und dass das, was man direct an der imbibirten Membran sieht, auf feiner, spiraliger Wandverdickung beruht.

Das geht zunächst daraus hervor, dass auch vollkommen imbibirte Schnitte in Cassiaöl nur mehr Spuren der Streifung, oder gar nichts mehr davon zeigen, genau wie vollkommen ausgetrocknete. Um sicher zu sein, dass bei Herstellung der Präparate die Tracheidenmembranen kein Wasser verloren, tränkte ich ein Stückchen frisches Holz mit Hülfe der Luftpumpe mit Cassiaöl, setzte auf das Messer an der zum Schneiden benutzten Stelle einen Tropfen des Oeles und brachte die Schnitte sofort in einen anderen, auf dem Objectträger bereitliegenden Tropfen. Bei diesem Verfahren ist kaum ein Wasserverlust der imbibirten Membranen möglich, keinesfalls kann er so gross sein, um das beobachtete Verhalten mit der Annahme wasserreicherer Streifen im Einklang erscheinen zu lassen. Der Versuch lehrt ferner, dass die Streifung der imbibirten Tracheidenmembran nicht, wie Wiesner will, durch wasserführende Canäle im Inneren bedingt wird, denn eine derartig schnell vor sich gehende Entleerung so enger capillarer Hohlräume ist undenkbar. Genau wie das Holz von *Pinus* verhielt sich auch frisches Holz von *Cupressus*.

Volle Sicherheit über die Structur der Wandung erhält man durch Schnitte, welche, nach dem Vorgange Dippel's, schräg zur Zellachse, unter einem Winkel, welcher ungefähr der Streifenneigung

1) Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. Bot. Centralbl. Bd. XIII, p. 68 (1883).

entsprechen muss, ausgeführt worden sind. Auf der einen Seite des etwa oval erscheinenden Zelllumens ist dann die Membran parallel der Streifung, auf der andern, gegenüberliegenden, senkrecht zu derselben geschnitten, auf der ersteren muss daher gar nichts von der Streifung zu erkennen sein, gegenüber muss sie am deutlichsten sein, dazwischen müssen Uebergänge liegen. Ich konnte nun dort, wo die Streifung senkrecht geschnitten war, stets einen welligen Verlauf des Innenhäutchens constatiren, also die Existenz von Leisten und Rillen, und zwar sehr verschieden tiefen Rillen, wie auch die Streifung sehr verschieden deutlich sein kann, ferner Unterschiede in derselben Tracheide, gleich wie auch dieselbe Tracheidenmembran stärkere und schwächere Streifen zeigen kann. Ausserdem fand ich manchmal, meist jedoch nur undeutlich, eine radiale, von den Rillen ausgehende Streifung durch zarte Linien. Vergl. Fig. 16 u. 17, Taf. XV. Die Deutlichkeit des Bildes wird meist dadurch sehr gestört, dass die Innenlamelle sich schwerer schneiden lässt als die übrige Membran und sich dabei streckenweise von derselben trennt. So entstehen auf der einen Seite, in der Richtung, von welcher man beim Schneiden mit dem Messer kommt, fast immer Fetzen, gegenüber fehlt die Innenlamelle oft.

Anders beschreibt und zeichnet Dippel die Structur der Tracheidenwände dort, wo sie genau senkrecht zur Streifung geschnitten sein sollen. (Vergl. l. c. p. 170 und Fig. 46—47.) Nach ihm sind die Rillen viel tiefer, sie durchsetzen die Verdickungsschichten in ihrer Gesammtheit und gehen bis auf die primäre Membran, sie sind fast halb bis ganz so breit wie die Leisten, die Innenlamelle senkt sich in sie hinab. Ich habe derartige Bilder an älterem Holze nie erhalten können, jedenfalls konnte ich mich fest überzeugen, dass dort, wo ich auf schrägen Schnitten Radialstreifung sah, dieselbe nicht auf diese Weise zu Stande kam. Dazu war sie, im Gegensatz zur spiraligen Verdickung, viel zu wenig deutlich. Dagegen sind die „Erstlingstracheiden“ von Pinus stark spiralig, oder ringförmig verdickt, und gewähren auf dem optischen Längsschnitt — der sehr deutlich ist, da die Windungen sehr flach und die Ringe horizontal gestellt, dazu ihr Abstand verhältnissmässig beträchtlich ist, — ein Bild, welches dem von Dippel gezeichneten sehr ähnlich ist. Man vergleiche z. B. das letztere mit Fig. 2 im Text zu den Wandtafeln Kny's, Abtheilung VI, p. 194.

Dass die sichtbaren dunklen Streifen ziemlich oberflächlich liegen und nicht die ganzen Verdickungsschichten durchsetzen können, erkennt man an Längsschnitten durch vorsichtiges Heben und Senken des Tubus, indem die Streifen, je mehr man sich dem optischen Längsschnitt nähert, immer spitzere Winkel mit der Längsrichtung bilden und schliesslich, aus bereits angegebenen Gründen, verschwinden, und zwar nicht weit innerhalb des Zellcontours, um später wieder, nun aber mit entgegengesetzter Neigung, aufzutauchen. Vergl. Fig. 15, Taf. XV.

Wenn man deutlich gestreifte Tracheiden mit deutlich gestreiften Bastzellen, z. B. mit Neriumbastzellen, vergleicht, bemerkt man im Aussehen der Streifung einen merklichen Unterschied, denselben wie zwischen der Streifung trockener und der imbibirten Bastzellen. Bei ersteren sind die dunklen Streifen gegenüber den hellen weniger scharf abgegrenzt und nicht gleichmässig dunkel, wie bei jenen, sondern eine Linie, je nach der Beleuchtung in der Mitte oder seitlich liegend, ist am schwärzesten. Vergl. das Habitusbild Fig. 14, Taf. XV.

Fasst man all das eben Dargelegte zusammen, so kann man als sicher annehmen, dass die sichtbare „Streifung“ der Nadelholztracheiden ausschliesslich, oder doch zum grössten Theile, auf feiner spiraliger Verdickung beruhe. Den Rillen entsprechen zuweilen auf dem schrägen Querschnitt sichtbare Streifen in der Membran selbst aus wasserreicherer Substanz. In der Flächenansicht kommen sie an den imbibirt in Cassiaöl eingebetteten Tracheiden (wegen zu geringer Tiefe der optisch wirksamen Schicht?) nicht zur Erscheinung, obwohl sie dann, nach Beseitigung der Rillenstreifung, sichtbar werden sollten. Dort dagegen, wo die Membran senkrecht zur Streifung geschnitten worden war, können sie, wegen der ungleich grösseren Tiefe der optisch wirksamen Schicht, zuweilen gesehen werden.

Dass die Substanz zwischen den Rillen (also unter den Leisten) wasserärmer ist als diejenige in den Rillen selbst, geht mit Sicherheit daraus hervor, dass die „Streifung“ durch das Austrocknen nicht undeutlicher wird, obwohl die Zellmembran hierbei in radialer Richtung merklich (nach meinen Messungen um 10–20%) schrumpft. Die Rillen müssen also mehr Wasser abgegeben haben als die Leisten, also auch mehr enthalten haben. Bei gleichgrossem Wasserverlust würden ja, wie wir in der Einleitung sahen, beim Austrocknen die

Rillen seichter werden müssen. Da die äusseren Schichten wasserärmer sind als die inneren, so erfolgt in der Tangentialrichtung keine Contraction, also auch keine Annäherung der Streifen aneinander, welche der optischen Wirkung einer Tiefenabnahme der Rillen entgegenwirken könnte.

Was die erst nach dem Maceriren durch Quellungsmittel oder Quetschen hervorrufbare Streifung anbetrifft, weiss ich auf Grund meiner Erfahrungen an macerirten Tracheiden von *Pinus*, *Abies* und *Ginkgo* zu dem wenigen, bereits bei den Bastzellen Gesagten nichts hinzuzufügen.

Dagegen verdienen die Angaben Nägeli's (l. c. pag. 57 f. und Taf. IV, Fig. 14—21) über das Vorkommen von Ringstreifung bei Nadelholztracheiden eine Nachprüfung. Er beschreibt und bildet sie ab an Tracheiden aus altem Holz von *Abies excelsa* und *Pinus silvestris*. Die Zellen wurden erst mit Jodtinctur, dann mit Schwefelsäure behandelt. Dabei traten bald horizontale, bald mehr oder weniger schief geneigte Linien in der Membran auf, deren Verhalten beim Heben und Senken des Tubus bewies, dass sie nicht Spiralen, sondern Ringe oder Stücke von solchen darstellten.

Ich habe auf diese Ringstreifung besonders Acht gegeben, aber nur die v. Höhnel'schen „Verschiebungslinien“ finden können. Dieselben waren an den deutlich spiralig „gestreiften“ Tracheiden des jüngeren Astholzes nur undeutlich zu erkennen, sehr deutlich dagegen an den ungestreiften, viel stärker verdickten Tracheiden des Herbstholzes aus einem der innersten Jahresringe eines ungefähr achtzig Jahre alten Kiefernstammes. Die macerirten, mit Jodjodkalium behandelten Tracheiden zeigten nach Zusatz der Schwefelsäure bereits vor Beginn des eigentlichen Aufquellens die Knickungslinien als scharfe, schwarzviolette Linien auf braunem oder schmutzigg violettem Grunde (Fig. 18, 19, Taf. XV). Dieselbe Färbung liess sich auch durch Chlorzinkjodlösung hervorrufen. Immerhin waren hier wie bei *Kerria* (vergl. p. 312) die dunklen Linien selten so zahlreich, und nie so regelmässig, wie sie Nägeli auf Taf. IV, Fig. 19 bis 20 (l. c.), wohl zu schematisch, wiedergiebt. Beim weiteren Aufquellen in der Schwefelsäure drehten sich die Tracheiden, und diese Drehung bewies zur Genüge, dass die Membran, deren Molecularstructur sonst nicht sichtbar wurde, in Spiralen

und nicht etwa in ringförmigen Scheiben geordnete Micellen besass, ihre Structur also nicht durch die dunklen Linien angedeutet wurde. Diese Linien blieben auch an den stark verquollenen Zellen als dunkle blaue Streifen erhalten. Wenn die von v. Höhnel für die Bastzellen behauptete Entstehung der Verschiebungslinien durch den Druck angrenzender Zellen wirklich besteht, könnte diese Beeinflussung der Tracheidenmembranen in einem so homogenen Holze, wie es das der Coniferen ist, nur vom Markstrahlengewebe ausgehen. Ich habe nie deutlich einen derartigen Zusammenhang sehen können.

Zusammenfassung und allgemeine Bemerkungen.

A. Streifung.

Soweit die Streifung der vegetabilischen Zellmembranen ohne vorhergehende, chemische oder mechanische Eingriffe sichtbar ist, kann dieselbe nur durch ungleichmässige Verdickung (Nadelholztracheiden) oder durch Differenzirung (Bastzellen, Epidermis des Hyacinthenblattes) zu Stande kommen. Man ist eigentlich nur in diesem letzteren Falle berechtigt von „Streifung“ zu sprechen. Die direct sichtbare Wandstructur einer Nadelholztracheide, wie ich dieselbe eben dargestellt habe, ist von derjenigen eines Spiralgefässes oder einer Fasertracheide nur graduell, nicht principiell verschieden. Es empfiehlt sich daher, in Zukunft nicht mehr von der „Streifung“ der Nadelholztracheiden zu sprechen, sondern direct von spiraliger Verdickung und von Fasertracheiden, wenn man, wie fast ausschliesslich, das direct sichtbare Bild (Flächenansicht) im Auge hat, und nicht die manchmal auf schiefen Querschnitten auftretenden, den Furchen der spiraligen Verdickung entsprechenden Dichtigkeitsstreifen, welche, wie wir sahen, nie in der Flächenansicht wirksam werden und für welche der Ausdruck „Streifung“ reservirt bleiben sollte. Sonst könnte man schliesslich ebensogut die Wand eines Spiralgefässes „gestreift“ nennen.

Die Streifung ist im Allgemeinen eine spiralige, da sich die Ringstreifung Nägeli's als eine secundäre, mit der Molecularstructur der Membran in keinem Zusammenhang stehende Erscheinung herausgestellt hat, nicht nur bei den Bastzellen (durch die Untersuchungen v. Höhnel's), sondern auch bei den Libriformzellen und Nadelholztracheiden (durch meine eigenen Untersuchungen). Ob in den

Fällen, wo von anderen Autoren¹⁾ Anordnung der Micelle in Scheiben angegeben wird, wirklich eine solche vorliegt, die sich dann eventuell als Ringstreifung sichtbar machen lassen müsste, ist mir einstweilen zweifelhaft. Denn die Schwierigkeit, eine Spirale mit sehr engen Windungen von Ringen zu unterscheiden, besonders wenn die Neigung der Streifen zur Verticalen sich während eines Umganges ändert, ist sehr gross, und wurde auch bereits von Nägeli und Schwendener²⁾ hervorgehoben. In dynamisch-mechanischer Beziehung leistet eine Zellmembran, die aus Micellen, in sehr flachen Schraubenlinien angeordnet, besteht, nahezu vollkommen dieselben Dienste wie eine aus in Ringen gestellten Micellen aufgebaute.

Die Differenzirung erstreckt sich (zunächst) auf den Wassergehalt der Membransubstanz und durch diese Wassergehaltsunterschiede allein wird, in allen von mir untersuchten Fällen wahrer Differenzirung, die Streifung sichtbar. Streifung, welche, ganz oder theilweise unabhängig vom Wassergehalt, durch das abweichende optische Verhalten der Substanz selbst bedingt würde, wie das bei gewissen Schichtungen vorkommt, ist mir auch nicht in einem Falle begegnet. Eine andere Frage ist es dagegen, ob nicht neben der Wassergehaltsdifferenz noch eine andere, die Substanz selbst betreffende Differenzirung nebenher geht. Diese könnte jedoch, ich wiederhole es, in den untersuchten Fällen nie direct die Ursache des Sichtbarwerdens der Streifung sein, sie könnte es jedoch auf indirectem Wege, indem diese neu auftretende Substanz mehr Wasser aufnehmen und deshalb schwächer lichtbrechend werden könnte. Doch ist das wieder eine Frage für sich, welche getrennte Erörterung verlangen würde. Denn man kann sich ebenso gut vorstellen, die Substanzänderung bedinge keine Wasseraufnahme. Man hat also mit dem Nachweis der ersteren noch nicht ohne Weiteres das Zustandekommen der Wassergehaltsdifferenzen erklärt. Die Steigerung des Wassergehaltes könnte ja das primäre sein, auf welches erst die Substanzänderung, sei es durch Umwandlung, sei es durch Inerustation, resp. Infiltration folgen könnte.

1) A. Zimmermann, Ueber mechanische Einrichtungen etc., Pringsh. Jahrb. Bd. XII, p. 542 und Morphol. u. Physiologie d. Pflanzenzelle, p. 142. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus etc. Pringsh. Jahrb. Bd. XVII, p. 551.

2) Mikroskop, II. Aufl., p. 245.

Zur Beantwortung der Frage, ob zwischen der Substanz der weichen und der dichten Streifen auch eine chemische Differenz besteht, haben wir nur für die Bastzellen einige Anhaltspunkte.

Durch das Schulze'sche Macerationsgemisch (oder durch Eau de Javelle) wird die Substanz der dunklen Streifen so gelockert, dass sich durch Druck die hellen trennen lassen, sie wird aber nicht gelöst, denn es ist immer noch die Anwendung von Druck nöthig. Die Lockerung kann nun in zwiefacher Weise vorsichgehend gedacht werden, einmal so, dass aus der Masse der dunklen Streifen eine Substanz herausgelöst wird, wobei ein erhaltenbleibendes Gerüst aus (weniger oder) nicht angegriffener Substanz — die mit derjenigen der hellen Streifen identisch sein könnte — die Verbindung der letzteren übernehmen würde oder in der Weise, dass die Masse der dunklen Streifen, aus leichter angreifbarer Substanz bestehend, in ihrer Gesamtheit von dem Macerationsmittel aufgelockert, verquellen würde.

Es wird immer wiederholt, dass das Schulze'sche Macerationsgemisch zur Darstellung reiner Cellulose dienen könne, indem dieselbe nicht angegriffen werde, und da die Masse der dunklen Streifen zweifellos angegriffen wird, wäre der Beweis geliefert, dass sie nicht oder nicht nur aus reiner Cellulose besteht. Ich bin jedoch, in Uebereinstimmung mit Hofmeister-Insterburg¹⁾, davon überzeugt, dass man durch das Schulze'sche Macerationsgemisch wohl reine, aber nicht alle wirkliche Cellulose (im weiteren Sinne) erhält, indem man nicht nur das „Lignin“ und ähnliche fernerstehende Bestandtheile der Membran, sondern auch einen Theil der Cellulose selbst auszieht. Was beim Maceriren der Apocynenbastzellen aus der Masse der dunklen Streifen entfernt wird — wenn überhaupt etwas entfernt wird —, ist sicher kein Lignin — denn es lässt sich vorher durch keine seiner specifischen Reactionen nachweisen —; es ist eine Substanz, für welche ich, trotz meiner Bemühungen, ausser ihrer grösseren Löslichkeit (und dem grösseren Wassergehalt) keinen Unterschied von der Hauptmasse der Membransubstanz auffinden konnte; es ist wahrscheinlich eine der vielen

1) Die Rohfaser und einige Formen der Cellulose. Landwirthsch. Jahrb. Bd. XVII, p. 239.

Cellulosemodifikationen, deren Bearbeitung ja in neuerer und neuester Zeit in Angriff genommen wurde. Die Frage spitzt sich also darauf zu, ob wir dieselben als ebensovielen verschiedene chemische Individuen oder als physikalische Modificationen einer oder einiger weniger Substanzen auffassen. Ich muss gestehen, dass ich mich mehr zur letzteren Annahme hinneige.

Wenn wir von der Micellarrhypothese Nägeli's ausgehen (auf deren immer noch fortdauernde Berechtigung ich hier wohl nicht näher einzugehen brauche), haben wir gar nicht nöthig, in der leichter angreifbaren Masse der weicheren Streifen eine andere chemische Substanz zu sehen, als in der resistenteren der dichteren Streifen. Die wasserreichere Masse muss aus kleineren Micellen bestehen und die kleineren Micellen werden leichter angegriffen, zunächst rascher gelöst werden als die grösseren, wie, um ein etwas derbes Beispiel zu gebrauchen, ein zugleich mit einem Zuckerhut ins Wasser geworfenes Stückchen Zucker bereits geschmolzen wäre, wenn vom Hut erst (verhältnissmässig) wenig weggelöst wäre.

Gegen diese Vorstellung von der Einwirkung der Macerationsmittel lässt sich jedoch einwenden, dass die dichteren Streifen nach dem Maceriren keine merkliche Dichtigkeitsabnahme zeigen, während sie ja doch auch, wenngleich weniger, angegriffen werden müssten. Jedenfalls wirkt das Macerationsgemisch nicht in derselben Weise ein, wie richtige Quellungsmittel (Schwefelsäure, Kalilauge), denn nach seiner Anwendung ist die Fähigkeit der Bastzellen, sich mit Congoroth zu färben, nicht gesteigert, sondern herabgesetzt.

Was die Streifung anbelangt, welche erst durch Anwendung von Druck oder von Quellungsmitteln an macerirten Zellmembranen hervortritt, so gelten für sie dieselben Darlegungen. Denkt man sich, dass das Macerationsgemisch eine fremde Substanz auszieht, so muss dieselbe natürlich vorher in der Membran bestimmte Streifen incrustirt haben, wenn dieselben auch zu schmal waren, um, auch bei abweichendem optischem Verhalten, direct gesehen zu werden; denn nicht das Ausziehen an und für sich macht die Streifung sichtbar, sondern der Druck, der die widerstandsfähigen (nicht incrustirt gewesenen) Streifen von einander trennt, indem die Grundsubstanz der weicheren zerrissen wird und so Spalten entstehen. Denkt man sich dagegen, dass die ganze Masse der dunklen Streifen beim Maceriren angegriffen, zum Quellen gebracht wird, so müssten die

beim Quetschen des macerirten Materiales sichtbar werdenden Streifen in der unveränderten Membran ebenfalls bereits vorhanden gewesen sein und zwar als wasserreichere Streifen, die wegen zu geringer Breite nur nicht gesehen werden konnten, wenn wir, wie oben als möglich angedeutet wurde, eine physikalische, nicht eine wirklich chemische Verschiedenheit derselben annehmen. Sie müssten wasserreicher sein, weil ihre leichtere Angreifbarkeit auf der geringeren Grösse ihrer Micelle beruhen wird, die geringere Grösse der Micelle jedoch verhältnissmässig dickere Wasserhüllen, also grösseren Wassergehalt der Masse bedingt.

Als Stütze für diese letztere Ansicht liesse sich, ausser der Analogie mit den direct sichtbaren Streifen, mit denen sie, was das Aussehen anbelangt, durch alle Uebergänge verbunden sind, noch die Thatsache aufführen, dass beim Austrocknen die Contraction und folglich die Wasserabgabe in der Richtung der Poren und Streifen viel geringer ist als senkrecht zu derselben. Denn dieses Verhalten könnte man durch das Nebeneinanderliegen der weicheren (wasserreicheren) und dichteren (wasserärmeren) Streifen zu erklären suchen, und wenn das die einzige Erklärungsmöglichkeit wäre, so liesse sich aus derartigen Verschiedenheiten der Dimensionsänderung in zwei Richtungen beim Austrocknen ein Schluss auf die Existenz wasserreicherer Streifen ziehen, auch wenn man dieselben, wegen zu geringer Breite, nicht direct nachweisen könnte. Es ist jedoch noch eine andere Möglichkeit der Erklärung gegeben in der Gestalt der die Membran aufbauenden Micelle. Stabförmige, gleichsinnig orientirte Micelle z. B., durch überall gleich dicke Wasserhüllen von einander getrennt, würden beim Austrocknen eine starke Contraction der von ihnen gebildeten Membran in zwei Richtungen des Raumes und eine viel geringere in der dritten, ihrer Längsachse entsprechenden Richtung verursachen. Wahrscheinlich werden die beim Austrocknen resultirenden Dimensionsänderungen auf beiden angedeuteten Wegen zugleich erreicht, denn die Mitwirkung der wasserreicheren Streifen wird wahrscheinlich gemacht durch den bis jetzt ausnahmslos constatirten Zusammenhang zwischen der Streifungs- oder Porenrichtung und der hygroskopischen Quellung und Schrumpfung, in dem Sinne, dass das Maximum derselben in die Richtung senkrecht zur Streifungs- oder Porenrichtung fällt. Dass es jedoch nicht ausschliesslich auf sie ankommt, beweist das Verhalten der Epidermisaussenwände des

Hyacinthusblattes, welches ich in dieser Abhandlung (p. 274) als den ersten Ausnahmefall beschrieben habe. Hier fallen Streifenrichtung und Richtung stärkster Quellung (resp. Schrumpfung) zusammen.

Was die Ursache des Sichtbarseins der Streifung anbelangt, so sind wir zu einem bestimmten Resultate gekommen; darüber, ob chemische Verschiedenheiten mit im Spiele sind, konnten wir nur Vermuthungen haben; was aber die Ursache des Entstehens der Streifung ist, — in dem Sinne, wie wir von einer Ursache der Schichtenbildung bei den Stärkekörnern reden können, so lange wir sie nach dem Schema Nägeli's wachsen lassen, — das erscheint mir in vollkommenes Dunkel gehüllt. Die Vorbedingungen sind jedenfalls im Protoplasma zu suchen, und wenn die Neubildung der Lamellen überall in derselben Weise vor sich geht, wie nach Zacharias bei den Membranverdickungen der Wurzelhaarspitzen von Chara, liegt sie wahrscheinlich bereits in der Anordnung der Cellulosekerne, die sich in der peripherischen Plasmaschicht bilden. Das Weitere ist zur Zeit nicht construierbar. Strasburger¹⁾ hat bei sich verdickenden Pinustracheiden nach der Tinction mit Hämatoxylin eine Streifung des Plasmas beobachtet, die genau der „Streifung“ (der Membran) entsprach. Diese letztere sei also sicher auf das Verhalten des Cytoplasmas zurückführbar und bei den Sclerenchymfasern dürfte es auch nicht anders sein. Die Beobachtung einer Anordnung von Mikrosomen in der späteren Streifung entsprechenden Spiralen wollte bereits Valentin²⁾ bei den Bastzellen von Vinca gemacht haben, ich habe davon nie etwas gesehen. Damit soll nicht die Abhängigkeit vom Cytoplasma für die wahre Streifung geläugnet werden, sondern nur die Existenz eines direct beobachtbaren Zusammenhanges beider. Die erwähnte Beobachtung Strasburger's dürfte sich, wie der entsprechende Befund an sich ausbildenden Spiralgefäßen (l. c. p. 78 u. folg. Taf. II, Fig. 37) erklären lassen, beide, Nadelholztracheiden und Spiralgefäße, haben ja dieselbe Wandstructur.

1) Zellhäute, p. 51 und Taf. III, Fig. 25—27 und Histolog. Beiträge, Heft II, p. 157.

2) Valentin's Repertor. f. Anat. u. Physiol., Bd. I, l. c.

Die Vorstellung Nägeli's vom gegenseitigen sich Durchsetzen der Streifensysteme ist nach meinen Untersuchungen wie nach den älteren Dippel's, Strasburger's und Krabbe's definitiv fallen zu lassen. Vom mechanischen Standpunkt aus — und derselbe hat gerade für die Objecte mit schönster Streifung, die Bastzellen, gewiss seine Berechtigung, — ist die thatsächlich beobachtbare Construction jedenfalls leichter verständlich, als wenn die Idee Nägeli's realisiert wäre. In diesem Falle wäre natürlich die Festigkeit der dichten Streifen wegen des Durchdrungenwerdens von Seite der weichen, ihres höheren Wassergehaltes wegen weniger festen Streifen, bedeutend herabgesetzt.

Nägeli scheint das gegenseitige sich Durchsetzen der verschiedenen Streifensysteme für ein Postulat seiner Wachsthumstheorie gehalten zu haben, indem er von der (nur zum Theile zu Rechte bestehenden) Analogie zwischen Streifung und Schichtung im fertigen Zustande ausging und (zum Theil nur scheinbar) gleiche Endresultate auf denselben Gestaltungsprocess zurückführte. Er hat sich darüber in folgender Weise ausgesprochen¹⁾: „Wie bei dem einen (Dickenzwachsthum) junge weiche Schichten, so werden bei dem anderen (Flächenwachsthum) junge weiche Streifen eingelagert. Da aber das Flächenwachsthum eine Vergrösserung in zwei Richtungen in sich schliesst, so müssen auch die Streifungen in zwei Richtungen verlaufen. . . .“ Ich kann hier nicht darauf eingehen, ob diese Deduction Nägeli's zwingend ist oder nicht.

B. Schichtung.

Ich konnte nachweisen (p. 307), dass die Schichtung mancher Bastzellen (z. B. der Apocynenbastfasern) auf der Existenz von Wassergehaltsdifferenzen beruht. Es geht das daraus hervor, dass die Schichtung (fast oder vollständig) beim Austrocknen verschwindet, obschon dabei radiale Zugspannungen, in Folge der grösseren Wasserabgabe der inneren Schichten, entstehen. Ausserdem lassen sich nach dem Maceriren der Objecte durch Druck die dichteren Schichten leicht von einander trennen, was vorher nicht möglich war, es muss eine zwischen ihnen befindliche, sie verbindende Substanz

1) Die Anwendung des Polarisationsapparates auf die Untersuchung der vegetab. Elementartheile. Bot. Mitth. Bd. I, p. 188.

gelockert worden sein. Die weicheren Schichten sind fast stets viel dünner als die dichten.

Wir sehen also, für gewisse Objecte, eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen Streifung und Schichtung, was die Ursache des Sichtbarwerdens anbelangt, und wie bei jener tritt auch hier die Frage an uns heran, ob nicht neben dem Unterschiede im Wassergehalt auch noch eine chemische Differenz zwischen der Substanz der hellen und der dunklen Schichten besteht, ohne dass wir hier wesentlich andere, bessere Gesichtspunkte zu ihrer Beurtheilung vorfinden. Ich begnüge mich daher, auf das bei Anlass der Streifung Gesagte zu verweisen.

Auch die Schichtung der Stärkekörner muss ich als durch Wassergehaltsdifferenzen bedingt erklären. Sie verschwindet beim Austrocknen, was sich mit der Annahme, die dunkleren, röthlichen Schichten seien wasserführende Spalten, nur dann vereinigen liesse, wenn der Wassergehalt der hellen Schichten von Innen nach Aussen successive zunähme. In der That aber findet das Gegentheil statt, die äusseren Schichten sind wasserärmer als die inneren, wie das Auftreten der bekannten radialen, nach Innen zu immer weiter werdenden Risse an austrocknenden Stärkekörnern beweist. Bei der Wasserabgabe muss also, wie bei einer Neriumbastzelle eine Zugspannung in radialer Richtung entstehen, welche die Lamellen von einander zu trennen strebt. Dass trotzdem die Schichtung verschwindet, beweist eben, dass sie nicht durch wasserführende Spalten bedingt ist. Denn diese müssten natürlich weiter und in demselben Masse deutlicher werden, ganz abgesehen davon, dass durch die Ersetzung des Wassers durch Luft allein schon die Schichtung deutlicher geworden sein müsste. Weshalb die weicheren Schichten durch den beim Austrocknen entstehenden radialen Zug nicht hin und wieder zerrissen werden, so dass tangentiale Spalten entstehen, wie ich das zuweilen bei Bastzellen beobachtet habe, hat Nägeli aneinandergesetzt.

Wenn man frische Kartoffelstärkekörner in der bei den Bastzellen beschriebenen Weise (p. 294) „versilbert“, sie dann vollständig austrocknet und in Canadabalsam einbettet, so erscheint die Schichtung deutlich erhalten, während Körner, ohne vorhergehende Versilberung, in gleicher Weise behandelt, keine Spur mehr davon zeigen (Fig. 20—23, Taf. XV). Die Silbernitratlösung muss ziemlich concentrirt sein. Bei Anwendung fünfprocentiger Lösungen ist die

Zahl der sichtbar werdenden Schichten und ihre Deutlichkeit viel grösser (Fig. 22, 23), als bei Anwendung einer zweiprocentigen (Fig. 20, 21). Statt der weichen Schichten sieht man mehr oder weniger zahlreiche dunkle Linien, die sich bei Anwendung starker Vergrösserungen wenigstens theilweise in Punktreihen (Silberkörnchen) auflösen. Ausserdem treten zuweilen homogen rauchgrau gefärbte, ausserdem noch deutlich geschichtete Lamellencomplexe auf.

Die Erscheinung erklärt sich wie die gleichartige bei den Bastzellen. Die Silbersalzlösung wird von den trockenen in sie eingetragenen Stärkekörnern fast nur imbibirt (p. 296) und fast nicht gespeichert, die Vertheilung der Lösung und des sich bildenden Niederschlages muss also (ungefähr) der Wasservertheilung im Korne entsprechen. Der Umstand, dass das Silber zum Theil als mikroskopisch sichtbare Körnchen niedergeschlagen wird, wurde bereits früher (p. 295) erörtert. Die zuweilen beobachtbare homogene Graufärbung ganzer Lamellencomplexe weist auf grösseren Wassergehalt der verhältnissmässig dichteren Schichten hin.

Nicht alle Schichtung beruht jedoch auf Wassergehaltsdifferenzen. Wenn man Querschnitte durch die sehr deutlich geschichteten Steinzellen des Markes von *Podocarpus* austrocknet und in absolutem Alkohol untersucht, so erscheint die Schichtung gleich deutlich. Schon A. Zimmermann¹⁾ giebt an, dass hier auch durch vollkommenes Austrocknen die Schichtung nicht vollkommen zum Verschwinden zu bringen sei. — Es ist nicht daran zu denken, dass bei der Wasserabgabe die weicheren Schichten des Membranquerschnittes so stark einsinken, dass an Stelle der Schichtung durch Wassergehaltsdifferenzen des imbibirten Zustandes im trockenen concentrische Furchung treten konnte; denn die Schichtung müsste dann um so undeutlicher werden, je näher der Brechungsexponent des umhüllenden Medium dem der trockenen Membransubstanz käme. Die Schichtung ist jedoch an trockenen, in Canadabalsam liegenden Querschnitten so deutlich wie an imbibirt in Wasser untersuchten. Man kann übrigens diese Möglichkeit auch direct ausschliessen, indem man frische Aststückchen vollkommen austrocknen lässt und in Paraffin einbettet.

1) Morpholog. u. Physiolog. d. Pflanzenzelle, p. 149.

Querschnitte, in dem zur Lösung des Einbettungsmittels dienenden Benzol untersucht, zeigen ebenso schöne Schichtung.

Das Erhaltenbleiben der Schichtung ausgetrockneter Querschnitte beim Einlegen in Canadabalsam etc. beweist natürlich auch, dass dieselbe nicht durch Spalten zwischen den einzelnen Lamellen bedingt sein kann, welche im imbibirten Zustande Wasser, im trockenen Luft führen würden. Diese Spalten — die übrigens, wie wir gleich sehen werden, beim Austrocknen sich erweitern müssten, — würden, soweit sie sich anfüllten, in dem stärker brechenden Medium undeutlicher werden oder sogar verschwinden.

Es bleibt also nur die Annahme übrig, dass die Schichtung hier auf Substanzdifferenzen beruht. Mit diesen mögen immerhin noch geringe Unterschiede im Wassergehalte verbunden sein, die jedoch gar keinen Einfluss auf die Deutlichkeit der Membranstructur haben. Die Coniferin-Vanillin-Reaction mit Phloroglucin und Salzsäure schien mir diese Substanzdifferenz direct nachzuweisen, die Schichten wurden nämlich abwechselnd heller und tiefer roth gefärbt. Chemisch nachweisbare Unterschiede zwischen den Schichten sind übrigens bereits bekannt, ich erinnere nur an das Auftreten von gegen Schwefelsäure sich resistent erweisenden Schichten in den Membranen der Markzellen von *Clematis Vitalba*¹⁾. „Versilbert“ man Längsschnitte in derselben Weise wie die Bastzellen, so erhält man, auch bei Anwendung einer fünfprocentigen Silbernitratlösung, nie positive Resultate, ein weiterer Beweis dafür, dass keine (merklichen) Unterschiede im Wassergehalte vorkommen.

Die hellen Schichten sind stark, die dunklen (fast?) gar nicht doppelbrechend, die letzteren werden von Quellungsmitteln viel stärker angegriffen als die ersteren. Es ist sehr instructiv, Querschnitte unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols aufquellen zu lassen. Zunächst weichen die hellen Streifen auseinander, dann werden sie schmaler und, in demselben Maasse, als sie nun auch aufquellen, schwächer doppelbrechend, bis endlich alles verschwunden ist. Dabei kann man auch hier, wie bei den Bastzellen, nachweisen, dass die inneren Lamellen ein viel grösseres Quellungsvermögen in tangentialer Richtung aufweisen als die äusseren, was uns berechtigt, auch hier das Entstehen einer radialen Zugspannung zwischen den

1) Strasburger, Zellhäute, p. 11.

Lamellen der austrocknenden Zellen anzunehmen, wie ich es für die Bastzellen auseinandergesetzt habe (p. 306).

Wie die Markzellen von *Podocarpus* verhalten sich auch die (stark verholzten) Bastzellen der Chinarinde (untersucht wurde „Cortex Chinae succi rubri“), wenigstens ist die Schichtung an ausgetrockneten, in Cedernholzöl liegenden Querschnitten noch deutlich zu sehen.

Ich will hier auf die Verhältnisse, welche die Schichtung bietet, nicht näher eingehen und begnüge mich mit dem Hinweis auf die zwei eben besprochenen Arten des Verhaltens: auf der einen Seite die allein durch Wassergehaltdifferenzen bedingte, beim Austrocknen vollständig verschwindende Schichtung, Typus: Stärkekörner, auf der anderen Seite die allein durch Substanzverschiedenheiten hervorgerufene, beim Wasserverlust nicht verschwindende Schichtung, Typus: sclerotische Markzellen von *Podocarpus*. Beide Extreme sind zweifellos durch Uebergangsformen verbunden.

Krabbe hat gezeigt, dass manche Bastzellen durch wiederholte Lamellenbildung ihre Membranen verdicken, und ich glaube, für einen Theil seiner Objecte wenigstens, zur Genüge bewiesen zu haben, dass die Schichtung durch Wassergehaltdifferenzen hervorgerufen wird, wobei ich das Nebengehen einer Substanzänderung unentschieden lassen muss. Es bleiben jedoch noch zwei Fragen zu erörtern: was wasserreicher wird, und warum es wasserreicher wird. Was die erste Frage anbetrifft, so gestattete keines der im vorhergehenden speciellen Theile besprochenen Objecte eine directe Lösung der Frage. Immerhin kann man jetzt schon vermuthen, wie sich die definitive Antwort gestalten wird.

Es ist zunächst höchst unwahrscheinlich (und für die Bastzellen wohl sicher ausgeschlossen), dass immer eine ganze Lamelle, wie sie apponirt wird, wasserreicher wird als die vorhergehende und nachfolgende. Es bleibt also nur noch die Annahme übrig, ein Theil jeder der successiven Lamellen (eine Anzahl der concentrischen Micellarschichten derselben) werde wasserreicher. Aber auch hier lassen sich wieder verschiedene Möglichkeiten denken, indem man entweder annehmen kann, dass ein centrifugaler (vom Lumen abgewandter) oder ein centripetaler (dem Lumen zugewandter) Theil sich so verändern könnte, oder es könnten je die centrifugalen

Micellarschichten einer äusseren und die centripetalen der nächst äusseren Lamelle zusammen die weichere Schicht bilden. Mir erscheint die erste Möglichkeit als die wahrscheinlichste, wobei ich mich in Uebereinstimmung mit Dippel befinde.

Die zweite Frage, die Frage nach der Ursache des Auftretens der Schichtung lässt sich einstweilen gar nicht beantworten. So lange man mit Nägeli die Schichtung als Differenzirung in Folge des Intussusceptionswachsthums auffassen durfte, war der Grund ihres Auftretens vollkommen klar. Nach einer gewissen Zeit des Wachstumes musste die dichte Schicht sich durch Einschiebung einer mittleren weichen spalten, und umgekehrt musste unter bestimmten Bedingungen mitten in der Substanz einer weichen Schicht eine dichte entstehen. Von einem solchen „Muss“ haben wir jetzt, wo wir die Bastzellmembranen durch wiederholte Lamellenbildung sich verdicken lassen, keine Spur, einstweilen wenigstens. Wenn wir die Differenzirungstheorie Nägeli's, zunächst für die Bastzellen, fallen lassen, so soll es nicht leichtsinnig geschehen, sondern wir müssen uns dabei wohl bewusst sein, dass wir damit in gewissem Sinne einen Rückschritt machen, soweit nämlich die wahre Forschung, die Aufdeckung des ursächlichen Zusammenhanges der Dinge, in Frage kommt.

Was das Wachsthum der Stärkekörner anbelangt, so halte ich die Frage nach der Entstehung der Schichten, durch Spaltung im Sinne Nägeli's oder durch Lamellenapposition und nachträgliche Differenzirung für noch ungelöst, wie ich besonders hervorheben will, obschon ich, wegen des gleichen Verhaltens der Schichtung in Fällen, wo sicher Lamellenapposition stattgefunden hat, auch für die Stärkekörner eine ähnliche Entstehung für wahrscheinlicher halte.

Wenn die Stärkekörner durch wiederholte Lamellenbildung wachsen und die Schichtung durch Differenzirung der einzelnen Lamellen in eine äussere wasserärmere und eine innere wasserreichere Schicht entsteht, so lässt sich die dabei vorsichgehende Veränderung nicht einfach durch Auslaugung erklären, wie Arthur Meyer will. Bei letzterer würde das Volum erhalten bleiben, die Masse jedoch, in Folge des Substanzverlustes und der Deckung des Abganges durch Wasseraufnahme, weicher werden. Bei dieser Entstehungsweise könnte die Zugspannung in den äusseren, die Druckspannung in den inneren Schichten nicht erklärt werden. Die Spannungen lassen sich jedoch,

wenn auch einstweilen nur in Gedanken, construiren, sobald die Wasseraufnahme mit einer Volumzunahme der sich verändernden Schicht verbunden gedacht wird, statt Auslaugung also eine Substanzänderung vor sich geht. Die Schicht könnte die Volumvergrößerung, welche durch ihre gesteigerte Wassercapazität bedingt wäre, nur theilweise erreichen und so würde sich das Auftreten der besprochenen Spannungen erklären lassen.

Berlin, botanisches Institut der Universität, 15. Jan. 1891.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIV.

Fig. 1—9. Blatt von *Hyacinthus orientalis*.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Epidermis.

Fig. 2, 3. Aussenwände von Epidermiszellen, im Längsschnitt imbibirt.

Fig. 4, 5. Aussenwände von Epidermiszellen, in der Flächenansicht, von oben, imbibirt.

Fig. 6, 7. Wie Fig. 4 und 5, aber ausgetrocknet.

Fig. 8, 9. Aussenwände von Epidermiszellen, im Längsschnitt, ausgetrocknet.

Fig. 10—22. Bastzellen.

Fig. 10. Streifung der imbibirten Membran, a bei richtiger, b bei zu tiefer Einstellung, von einer localen Erweiterung einer Bastzelle von *Vinca minor*. Vergl. Text, p. 287.

Fig. 11. Streifung der trockenen, in absolutem Alkohol liegenden Membran, a bei richtiger, b bei zu tiefer Einstellung, vom nämlichen Object.

Fig. 12. Querlamellirung einer Bastzelle von *Nerium*, Flächenansicht, bei richtiger Einstellung.

Fig. 13. Querlamellirung einer Bastzelle von *Vinca minor*, Flächenansicht, bei zu tiefer Einstellung.

Fig. 14, 15. Querlamellirung von Bastzellen der *Vinca minor*, im optischen Längsschnitt, i die Seite des Zelllumen.

Fig. 16. Querlamellirung einer Bastzelle von *Cynanchum Vincetoxicum*, im Längsschnitt, Ausnahmefall.

Fig. 17. Querschnitt einer Bastzelle von *Nerium*, a bei richtiger, b bei zu tiefer Einstellung. Vergl. Text, p. 305.

Fig. 18, 19. Verschiebungslinien von Bastzellen von *Nerium*.

Fig. 20, 21. Verschiebungslinien einer Bastzelle von *Nerium*, nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure.

Fig. 22. Querschnitt aus einem Bastbündel von *Nerium*, mit Methylenblau behandelt, dann ausgetrocknet und in Cassiaöl eingebettet. Vergl. Text, p. 311.

Tafel XV.

Fig. 1—6. Bastzellen.

Fig. 1. Bastzelle von *Vinca minor*, in Kupferoxydammoniak gequollen. Vergl. Text, p. 302.

Fig. 2. Bastzelle aus dem Blatte von *Welwitschia*, mit Faltenbildung des „Oberhäutchens“. Vergl. Text, p. 308.

Fig. 3. Querlamellirung einer Bastzelle desselben Objectes, im optischen Längsschnitt.

Fig. 4. Faltenbildung des „Oberhäutchens“, vom selben Object.

Fig. 5, 6. Bastzelle von *Euphorbia palustris*, Ausnahmefall, bei welchem das „Oberhäutchen“ zu einem spiraligen Bande zerrissen war, das sich bei Fig. 6 oben theilweise abgewickelt hatte. — In Chlorzinkjodlösung liegend. Vergl. Text, p. 308.

Fig. 7—13. Libriformzellen.

Fig. 7, 8. Libriformzellen aus dem Holze von *Kerria japonica*, macerirt und mit Jod und Schwefelsäure behandelt. Vergl. Text, p. 312.

Fig. 9. Libriformzelle von *Kerria*, macerirt und mit Jod und starker Schwefelsäure behandelt, verquellend, bei x, x das widerstandsfähigere Oberhäutchen. Vergl. Text, p. 313.

Fig. 10—13. Libriformzellen aus dem Holze von *Fagus silvatica*, macerirt und mit Jod und Schwefelsäure behandelt. Vergl. Text, p. 313.

Fig. 14—19. Nadelholztracheiden.

Fig. 14. Streifung einer Tracheide aus dem Astholz von *Pinus silvestris*, in der Flächenansicht.

Fig. 15. Optischer Längsschnitt durch die Membran einer macerirten und isolirten Tracheide desselben Nadelholzes, a bei zu hoher (oder zu tiefer), b bei genau mittlerer Einstellung. Vergl. Text, p. 322.

Fig. 16. Schräger Querschnitt durch Tracheiden desselben Holzes. Vergl. Text, p. 321.

Fig. 17. Ein Stückchen eines ähnlichen Querschnittes, die Ecke zeigend, wo drei Zellen zusammenstossen.

Fig. 18, 19. Tracheiden des Holzes von *Pinus silvestris*, macerirt und mit Jod und Schwefelsäure behandelt. Vergl. Text, p. 323.

Fig. 20—23. Stärkekörner.

Fig. 20, 21. Kartoffelstärkekörner, trocken in zweiprocentige Silbernitratlösung, dann in 0,75 procentige Kochsalzlösung, alkoholische Hydrochinonlösung gebracht, ausgetrocknet und in Cedernholzöl eingebettet. Vergl. Text, p. 331.

Fig. 22, 23. Kartoffelstärkekörner, in gleicher Weise behandelt, nur dass statt der 2procentigen Silbernitratlösung eine 5procentige zur Verwendung kam.

