

DIE BEDEUTUNG DER INNENHAUT FÜR DIE ZELLE UND DIE STRUKTUR DER SEKUNDÄREN VERDICKUNGSSCHICHTEN

VON **A. WIELER**

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 27. Dezember 1939

Nach den älteren Phytotomen des vorigen Jahrhunderts wie Th. Hartig (6) und Sanio (17) besteht die Zellhaut aus drei Membranen, der primären Membran oder Mittellamelle, den sekundären Verdickungsschichten und der Innenhaut oder tertiären Membran. De Bary (1) hat in seiner „Vergleichenden Anatomie“ den gleichen Standpunkt eingenommen. Die genannten Autoren begnügten sich mit der Feststellung der Tatsache, ohne eine Ansicht über die Bedeutung der Innenhaut zu äußern, während die Bedeutung der Mittellamelle und der sekundären Verdickungsschichten ohne weiteres in die Augen sprang. Hierin ist wohl der Grund zu suchen, daß die Innenhaut in der späteren Zeit ignoriert und von Strasburger (20) ihre Existenz sogar geleugnet wurde. Obgleich Wiesner (25) wiederholt auf das Vorkommen der Innenhaut hingewiesen und Pfurtscheller (16) auf seine Veranlassung den exakten Nachweis für ihr Vorkommen in bestimmten Fällen geliefert hat, findet man auch bei ihm keine Angabe über die Rolle, die die Innenhaut in der Zelle spielt. Frey-Wyssling (3) begnügt sich damit, ihr allgemeines Vorkommen festzustellen, wovon es allerdings einige Ausnahmen geben soll. Leider macht er diese Ausnahmen nicht namhaft, so daß eine Nachprüfung ausgeschlossen ist. Bei ihrer immerhin sehr weiten Verbreitung ist es sehr wahrscheinlich, daß die Innenhaut eine bedeutende Aufgabe in der Zelle zu erfüllen hat. Welche das ist, läßt sich vielleicht erkennen, wenn man den Zeitpunkt feststellen kann, wann sie in der Zelle auftritt. Erscheint die Innenhaut, wenn die Ablagerung der sekundären Verdickungsschichten vollendet ist oder eher? Leider ist hierüber sehr wenig bekannt; es liegen nur ein paar Angaben von Th. Hartig und Sanio vor, und diese sprechen mehr für ein zeitiges Auftreten der Haut. Soll das Auftreten der Innenhaut nach Vollendung der Ablagerung der sekundären Verdickungsschichten einen Sinn haben, so könnte es nur der des Schutzes des Abgelagerten haben. Nun erscheint aber ein solcher nicht notwendig, da nicht anzunehmen ist, daß die Cellulose durch das Protoplasma gelöst wird, nimmt doch die Appositionstheorie im Gegenteil an, daß die Cellulosemoleküle im Plasma gebildet und der vorhandenen Membran angelagert werden. Größere Wahrscheinlichkeit dürfte das zeitige Auftreten der Innenhaut für sich haben. Dann wäre die Anlagerung von Membranteilchen aus dem Protoplasma an die vorhandene Zellwand nicht möglich, und die Appositionstheorie müßte wenigstens für die sekundären Verdickungsschichten zugunsten der Intussusceptionstheorie, wenn man darunter Wachstum einer

Membran versteht, die durch Einlagerung von Substanzteilchen wächst, aufgegeben werden. Der Zeitpunkt des Auftretens der Innenhaut würde also über Appositions- und Intussusceptionswachstum entscheiden. Würde die Innenhaut vor oder mit Beginn der Ablagerung der sekundären Verdickungsschichten auftreten, dann würden diese zwischen Mittellamelle und Innenhaut entstehen und aus einer wasserlöslichen Verbindung hervorgehen, die durch die Innenhaut in diesen Raum eindringt. Über die Natur dieser Lösung läßt sich nichts aussagen, da die Entstehungsweise z. B. der Cellulose aus Glukose unbekannt ist. Man kann deshalb auch nicht ohne weiteres sagen, wie die festen Cellulosemoleküle aus der wässrigen Lösung ausgeschieden werden. Aus allgemeinen Erfahrungen heraus wird man aber nur mit zwei Möglichkeiten rechnen. Die Ausfällung muß entweder durch Auskristallisieren oder durch Fällung vor sich gehen. Wenn uns die Chemie hier im Stiche läßt, so ist vielleicht eine Entscheidung von einer mikroskopischen Untersuchung zu erwarten. Bei der Kristallisation würden Kristalle entstehen, und wenn sie unsichtbar klein wären, so müßte eine homogene Masse mit kristallinischem Charakter auftreten, beim Niederschlag hingegen eine Masse mit charakteristischer Struktur.

Es wäre also zunächst zu versuchen, den Zeitpunkt über das Auftreten der Innenhaut zu ermitteln. Es läßt sich das nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege machen und zwar schien sich mir dazu am besten das sekundäre Dickenwachstum zu eignen, insbesondere die Tracheiden und die Librifasern auf Querschnitten. Aus früheren Untersuchungen stand mir noch Stammholz zur Verfügung, das der größeren Verhältnisse der Zellen wegen dem Ast- und Zweigholz vorzuziehen ist. Ich begann mit der Tracheidenbildung der Kiefer. Im Material vom 19. August hatte die letzte fertig ausgebildete Tracheide erst die Mittellamelle gebildet, die nächstältere neben der Innenhaut aber schon eine schwache sekundäre Verdickung, so daß nicht entschieden werden konnte, ob die Innenhaut eher oder gleichzeitig mit dieser aufgetreten war. In allen weiter zurückliegenden Tracheiden war immer eine Innenhaut vorhanden, während die Verdickungsschichten entsprechend an Dicke zugenommen hatten. Maß man die Breite der Zellwand von Innenhaut zu Innenhaut vom Cambium aus, so erhielt man folgende Werte: 2—2—4—3,5—5—5,8—5,9—8,8 μ . Im Laufe der Zeit hat sich die Membran um das Vierfache verdickt, die sekundären Schichten sind wenigstens der Hauptmasse nach innerhalb der Innenhaut entstanden. Mit dem Versuch, an Holz aus einem früheren Termin noch klarere Einsicht zu gewinnen, hatte ich keinen besseren Erfolg. Zu analogen Ergebnissen wie oben kommt man, wenn man in gleicher Weise Messungen in den Figuren 1, 2 und 3 auf Taf. VIII der Abhandlung von Sanio über das Kiefernholz ausführt. Hier sind es Frühlingstracheiden, bei mir waren es Herbstholztracheiden.

In gleicher Weise habe ich die Verhältnisse an Stammholz von Pappel, Erle und Eiche aus demselben Jahre untersucht. Aber auch hier habe ich die Frage an den Librifasern nicht ganz einwandfrei entscheiden können. Die jüngsten Jungholzzellen im Cambium sind meistens so stark verbogen, daß es bei den zarten Verhältnissen nicht möglich war, genau festzustellen, ob neben der Mittellamelle eine Innenhaut vorhanden war, was noch dadurch erschwert

wurde, daß es keine charakteristische Reaktion für die Innenhaut gibt. Ich konnte für Pappelholz vom 3. Juni folgendes feststellen. Die zwei Zellen gemeinsame Wand besteht, wie aus der beistehenden Zeichnung (Abb. 1) zu ersehen ist, aus drei Schichten, den beiden Innenhäuten mit kräftigen Konturen und zwischen ihnen eine Schicht, von der nicht zu entscheiden ist, ob es sich um die Mittellamelle handelt oder ob auch schon eine schwache Verdickungsschicht vorhanden ist. Die Untersuchung des Erlen- und Eichenholzes lieferte keine besseren Ergebnisse. Hier möge noch eine Beobachtung am Erlenholz Platz finden, die für zeitiges Auftreten der Innenhaut spricht. An manchen Holzzellen im Querschnitt sieht man, wie es unsere Ab-

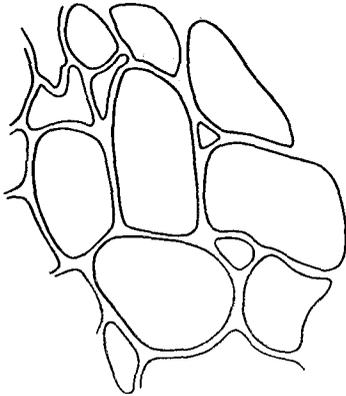


Abb. 1. *Populus nigra*, Querschnitt durch ein Stück des Cambiums.

bildung (Abb. 2, Fig. 5) wiedergibt, Zellen, wo die sekundären Verdickungsschichten von radialen Strängen durchsetzt zu sein scheinen; in der einen Zelle tritt ein Strang, in der anderen treten vier Stränge auf. Diese Stränge sehen aus wie die Innenhaut und ich halte sie auch für Stücke der Innenhaut, dann würde hieraus hervorgehen,

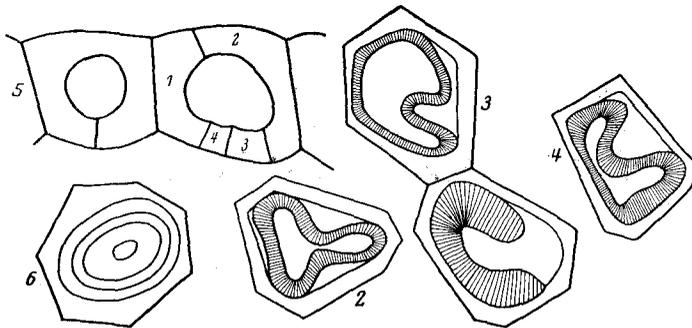


Abb. 2. Fig. 1—4. Tracheidenquerschnitte von *Pinus silvestris*. Fig. 1. Nicht geschlossene Verdickungsschicht. Fig. 2—4. Zellen mit teilweise losgelöster Verdickungsschicht. 600-fache Vergr. Fig. 5. Querschnitte von Librifasern von *Alnus glutinosa*. Verdickungsschicht besteht aus 6—10 Schichten. Die radialen Linien in derselben gehören zur Innenhaut. Fig. 6. Markzelle von *Clematis vitalba*. Die konzentrischen Linien sind die Häute, die die Ablagerungsschichten voneinander trennen.

daß die Innenhaut mit der Mittellamelle verbunden war, und daß vielleicht infolge ungleichzeitiger Einlagerung der Verdickungsschichten die Innenhaut sich hier nicht von der Mittellamelle getrennt hat.

Die Innenhaut ist nach dem Vorstehenden keine „tertiäre“ Membran, d. h. sie entsteht nicht an letzter Stelle, nach Beendigung der Ablagerung der sekundären Verdickungsschichten, sondern vor ihnen. Man kann die Entstehung der letzteren als Intussusceptionswachstum ansehen, das in derselben Weise

zustande kommt wie die Bildung und das Wachstum der Stärkekörner. Infolgedessen müssen sie eine wabige Struktur haben.

Wenn nun auch mit Sicherheit das allererste Auftreten der Innenhaut nicht ermittelt wurde, so ließ sich doch feststellen, daß sie sehr zeitig in der Zelle erscheint, so daß mindestens die Hauptmasse der Verdickungsschichten innerhalb der Innenhaut gebildet wird. Dann ist es aber sehr wahrscheinlich, daß die gesamte Masse innerhalb derselben entsteht, da man nicht annehmen kann, daß sich zwei ganz verschiedene Bildungsweisen daran beteiligen. Vielleicht gelingt es mit verbesserter Methode, etwa unter Anwendung des Mikrotoms, diese Frage endgültig zu klären. Ist nun auch die Zahl der untersuchten Fälle gering, da es schwierig ist, passendes Untersuchungsmaterial zu finden, so glaube ich doch, daß man berechtigt ist, dies Ergebnis zu verallgemeinern und um so mehr, falls sich überall die gleiche Struktur der sekundären Verdickungsschichten finden sollte. Demnach wird man damit rechnen dürfen, daß überall die Innenhaut vor oder gleichzeitig mit den sekundären Verdickungsschichten auftritt.

Daß die sekundären Verdickungsschichten eine bestimmte Struktur haben, war zu erwarten, war doch schon seit langem bekannt, daß sie in vielen Fällen geschichtet sind, und daß in anderen durch geeignete Reagentien eine Schichtung in ihnen sichtbar gemacht werden kann. Nach Nägeli soll die Schichtung aus abwechselnden Schichten von größerem und geringerem Wassergehalt bestehen. Wie er sich das Zustandekommen der Schichtung vorstellt, ist bekannt, oder man kann sich darüber aus seiner Theorie über das Wachstum der Zellmembranen unterrichten. Die Appositionstheorie hat meiner Ansicht nach nie die Schichtung recht plausibel machen können. Ich habe nun eine größere Zahl von sekundären Verdickungen auf ihre Struktur untersucht und stelle die Ergebnisse in zwei Gruppen nach der chemischen Natur der Stoffe, aus denen sie bestehen, zusammen. Zu der ersten Gruppe gehören die Verdickungen der Endosperm- und Cotyledonarzellen, die als Reservestoffe für den Keimling abgelagert werden und aus sehr verschiedenen Materialien, aber nicht aus Cellulose bestehen, während die zweite Gruppe Fälle von Cellulosemembranen umfaßt. Wegen der Ähnlichkeit der Verdickungsschichten der ersten Gruppe mit den Stärkekörnern in funktioneller Beziehung habe ich mit ihrer Untersuchung begonnen und stelle sie deshalb voran. Auch auf den Nachweis der Innenhaut habe ich Gewicht gelegt, obschon für die Vertreter der ersten Gruppe von allen Autoren, die sich mit ihnen in der einen oder anderen Richtung beschäftigt haben, das Vorhandensein einer Innenhaut angegeben wird.

Spezieller Teil

I. Endosperm- und Cotyledonarzellen mit aus Reservematerial für den Keimling bestehenden sekundären Verdickungsschichten

Wenn man von den Amyloid und Schleim führenden Endospermen absieht, sollten die Verdickungsschichten aus Cellulose bestehen, weil sie wie diese gleich auf Chlorzinkjod reagieren. Durch eine makrochemische Untersuchung zeigte Reiß (29), daß hier ein anderer Stoff als Cellulose vorlag, der sich freilich gegen

Chlorzinkjod gleich verhielt. Er nannte ihn deshalb Reservecellulose. Außer in den Drehspänen von *Phytelephas macrocarpa* wies er ihr Vorkommen in den Samen von *Phoenix dactylifera*, *Chamerops humilis*, *Lodoicea Seychellarum*, *Elaeis guineensis*, *Allium Cepa*, *Asparagus officinalis*, *Iris pseudacorus*, *Strychnos nux vomica*, *Coffea arabica* und *Foeniculum officinale* nach und prüfte an den Samen von *Phoenix dactylifera*, *Allium Cepa*, *Iris pseudacorus* und *Asparagus officinalis*, ob sie tatsächlich bei der Keimung der Samen verbraucht werden.

Die Reißschen Untersuchungen sowie die gleichzeitig erschienenen Untersuchungen von Emil Fischer über die chemische Beschaffenheit der Steinnüsse gaben den Anstoß, diese Ablagerungen in den Samen chemisch zu untersuchen. Man fand, daß neben der Reservecellulose noch eine Reihe anderer Verbindungen vorkommt. Man erhielt bei der Hydrolysisierung außer Mannose, dem Verzuckerungsprodukt der Reservecellulose, Galaktose und Arabinose. Ihre Anhydride kommen also in den Zellwänden vor, einzeln oder zu zweien oder mehreren. Man untersuchte auch das Amyloid, von dem lange bekannt war, daß es als Reservestoff diente und das dadurch aufgefallen war, daß es sich gegen Jodlösung wie die Stärke verhielt. Bei der Hydrolysisierung lieferte es Galaktose, Xylose und in geringer Menge andere Zuckerarten. Leider gibt es keine charakteristische mikrochemische Reaktionen für diese Verbindungen, so daß man ihr Vorkommen und ihre Verbreitung in den Verdickungsschichten nicht unter dem Mikroskop feststellen kann.

Man darf diese Kohlenhydrate wohl der Stärke anreihen und erwarten, daß sie als Membranteil eine ähnliche Struktur wie sie haben. Als Untersuchungsmaterial diente mir:

1. Reservecellulose führende Endosperme von *Iris pseudacorus*, *Asparagus officinalis*, *Phoenix dactylifera* und *Coffea arabica*;
2. Galaktan und Araban führende Cotyledonen von *Lupinus*;
3. Amyloid: Cotyledonen von *Tropaeolum majus* und *Impatiens Balsamina*, Endosperm von *Cyclamen persicum*.
4. *Tamus communis* und *Ornithogalum nutans*, chemischer Aufbau mir unbekannt.

1 a. *Iris pseudacorus* L.

Für den Aufbau der Endospermzellen verweise ich auf die Arbeiten von Reiß (29) und Elfert (2).

1. Verhalten der Innenhaut. Mit Kongorot färbt sich die Innenhaut intensiver rot als die übrige Zellwand. Mit Methylenblau gibt es eine intensive aber nicht gleichmäßige Färbung der Zellwand. Auf die Innenhaut folgt eine fast farblose Schicht, darauf eine intensiv blau gefärbte. Die weiter nach außen liegende, nun folgende Schicht ist weniger blau gefärbt. Die Innenhaut läuft über die Tüpfel hinweg. Die farblose Partie der Zellwand scheint wabig zu sein. Anilinblau gab keine Färbung. Mit Jodwasser färbte sich die Verdickungsschicht violett; die Innenhaut blieb ungefärbt. Auf Zusatz von Wasser verschwand die Färbung, erschien aber wieder auf Zusatz von 66,5 % Schwefelsäure, ging aber später in braun über. Hierbei wurde eine konzentrische Schichtung sichtbar, die ihren Anfang bei der Innenhaut nahm und nach außen

fortschritt; die Innenhaut quoll, löste sich teilweise los und wölbte sich ins Innere der Zelle. Bei langem Aufenthalt in der Säure färbten sich die an die Innenhaut angrenzenden Schichten rotbraun; der um die Mittellamelle herumliegende Teil blieb farblos; die Mittellamelle war nicht zu erkennen.

Weitere Färbungsversuche wurden als überflüssig nicht vorgenommen, geht doch schon aus den mitgeteilten Beobachtungen hervor, daß die Innenhaut eine selbständige Membran ist. Von der Fläche bei 600facher Vergrößerung gesehen, zeigte sie netzartigen Bau mit Maschen von 5—6eckiger Gestalt (Abb. 3, Fig. 1).

2. Der wabige Aufbau der Verdickungsschichten. In dem mit Kongorot gefärbten Präparat ist eine zur Innenhaut konzentrische Schichtung sichtbar geworden, die aus bald dickeren, bald dünneren Schichten besteht. Gelegentlich kann man Querverbindungen zwischen ihnen wahrnehmen, so daß ziemlich große Maschen sichtbar werden. An anderen Stellen, wo die Schichten schmaler sind, tritt die Fächerung bei der Betrachtung

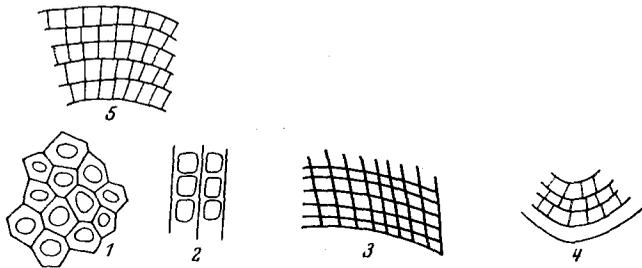


Abb. 3. Fig. 1—3. *Iris pseudacorus*. Fig. 1. Innenhaut von der Fläche gesehen bei 480-facher Vergr. Fig. 2. Ein Tüpfel. Zu beiden Seiten der Mittellamelle ist die Wand verdickt; es ist je eine Reihe von Waben vorhanden, an die sich die Innenhaut anschließt. Fig. 3. Schichtung, durchsetzt von den radialen Wänden unter einem spitzen Winkel. Fig. 4. *Asparagus officinalis*. Querschnitt durch die verdickte Zellwand mit ihrer Struktur. Fig. 5. *Phoenix dactylifera*. Querschnitt durch die Verdickungsschichten mit der Struktur derselben.

mit der Ölimmersion Leitz $\frac{1}{16}$ a noch deutlicher hervor. Auch in den Tüpfeln ist die Fächerung zu sehen (Fig. 2). Auf beiden Seiten der Mittellamelle, also zwischen Mittellamelle und Innenhaut, zieht sich je eine Reihe von Maschen hin.

Mit Chlorzinkjod färben sich die Zellwände zunächst gelb bis gelbbraun. Es erscheinen auch wieder die tangential verlaufenden Schichtungslinien. Am Rande des Schnittes, wo er etwas dünner ist, kann man ein sie kreuzendes Linien-system erkennen (Abb. 3, Fig. 3). Mit ausreichender Vergrößerung kann man auch hier feststellen, daß es sich um Reihen von Kämmerchen handelt.

Alle im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen wurden an Präparaten gewonnen, die vorher mit Eau de Javelle behandelt worden waren. Das hat aber auf die Beschaffenheit der Zellwände keinen Einfluß gehabt; denn die Struktur war nicht weniger gut zu sehen in den nicht mit der Lauge behandelten Schnitten. Dahingegen hat sich eine Einwirkung in den mit Chlorzinkjod behandelten Präparaten bemerkbar gemacht. In den nicht mit Lauge behandelten Schnitten trat sofort im Präparat ein blauer voluminöser Niederschlag auf, der

im anderen Präparat nicht zu sehen war, und der aus den Zellwänden stammen muß. Diese färbten sich zunächst gelb bis braun. Demnach bestehen die Verdickungsschichten mindestens aus zwei Verbindungen, von denen sich die eine blau, die andere gelbbraun färbt. Die wabige Struktur der Verdickungsschichten war auch hier zu erkennen. Der blaue Niederschlag erstreckte sich in dichten Massen in die angeschnittenen Zellen hinein, so daß er aus ihren Wänden her-rühren muß. Man kann vielfach sehen, daß die blauen Kügelchen in parallelen Reihen liegen und von einem hellerem Saum umgeben sind. Dieser blaue Anteil der Membran muß also durch die Javellesche Lauge zerstört worden sein.

1 b. *Asparagus officinalis* L.

Nach der chemischen Untersuchung der Samen von *Asparagus* durch Reiß (29) liefern die Membranen der Endospermzellen bei der Hydrolyse Mannose. Es ist also in den Membranen Mannan vorhanden, was aber nicht ausschließt, wenn es Reiß auch nicht untersucht hat, daß noch andere Kohlenhydrate vorkommen. Aus dem im Nachstehenden mitzuteilenden Verhalten gegen die Reagentien geht hervor, daß es so ist, doch läßt sich aus dem mikrochemischen Verhalten kein Schluß auf ihre Natur ziehen.

1. Verhalten der Innenhaut. Reiß gibt an, daß eine Innenhaut vorhanden sei, macht aber keine nähere Angaben darüber. Mit Methylenblau wird die Verdickungsschicht schwach blau, die Mittellamelle dunkelblau gefärbt, während die Innenhaut ungefärbt bleibt. Sie setzt sich doppeltkonturiert von der Verdickungsschicht ab. Mit Anilinblau färbt sich nur außer dem Zellinhalt die Innenhaut blau. Durch Kongorot in wässriger Lösung werden Verdickungsschicht und Innenhaut rot gefärbt, letztere aber viel intensiver. Die Mittellamelle ist hier und da schwach zu sehen, ist dann aber immer ungefärbt. Delafieldsche Hämatoxylinlösung färbt die Verdickungsschicht schwach gelb. Die Innenhaut erschien dann als schwarze Linie; die Mittellamelle war nicht zu sehen. Das geschilderte Verhalten der Innenhaut bestätigt die Angabe von Reiß, daß eine Innenhaut vorhanden ist.

2. Der wabige Aufbau der Verdickungsschichten. Durch Chlorzinkjod (nach Behrens) wurden die Verdickungsschichten und die Mittellamelle zerstört, ohne daß sie auch nur vorübergehend gefärbt wurden. Bei Einwirkung von auf die Hälfte verdünntem Chlorzinkjod färbte sich die Zellwand gelb bis braun unter schwacher Quellung; eine Blaufärbung wurde nicht beobachtet, dahingegen trat in der Umgebung des Schnittes wieder ein blauer voluminöser Niederschlag auf, der von aus der Membran herausgelösten Stoffen her-rühren mußte. Auch in dieser stark verdünnten Lösung wurde die Membran schnell zerstört. Nicht minder empfindlich sind die Membranen gegen Schwefelsäure. Legt man Schnitte in wässrige Jodlösung und fügt dann 25 oder 50 % Schwefelsäure hinzu, so färben sich die Verdickungsschichten nicht blau, sondern braun. Bei längerem Aufenthalt in 25 % Säure wurden die Zellwände und die Mittellamelle vollständig zerstört. Mit 800facher Vergrößerung erkannte man in solchen Präparaten natürlich vor der Zerstörung Schichtung und Waben deutlich (Abb. 3, Fig. 4). Die Waben sind nicht immer von gleicher Größe.

In dem mit Kongorot behandelten Präparat konnte man mit dem Trockensystem radiale Linien beobachten, an einer Stelle war sogar eine wabige Struktur sichtbar. Viel deutlicher waren die Strukturverhältnisse in einem mit Rutheniumrot behandelten, wenn auch nicht gefärbten Präparat und in dem mit Methylenblau gefärbten Präparat zu sehen. Namentlich in dem letzteren waren die Strukturverhältnisse schon mit 500facher Vergrößerung klar zu erkennen. Die Wabenreihen standen teils senkrecht auf der Innenhaut, teils unter einem anderen Winkel (etwa wie in Abb. 3, Fig. 3 für *Iris*). Noch schöner wurde die wabige Struktur bei Benutzung der Ölimmersion $\frac{1}{16}$ a sichtbar, wenn die Schnitte mit 1 % oder besser noch mit 5 % Kalilauge behandelt worden waren.

1 c. *Phoenix dactylifera* L.

Das Endosperm dieser Pflanze ist so häufig untersucht worden, daß es als bekannt vorausgesetzt werden kann. Im übrigen verweise ich auf die Untersuchungen von Strasburger, Reiß und Jungers.

Über das Vorkommen einer Innenhaut macht Jungers in seiner Untersuchung der Plasmodesmen bei *Phoenix* die Bemerkung, daß diese von Innenhaut zu Innenhaut, bzw. von Innenhaut zur Mittellamelle verliefen, woraus das Vorkommen einer Innenhaut sicher hervorgeht. Betrachtet man einen in Wasser liegenden Schnitt durch das Endosperm, so erscheint die Zellwand von einer stark glänzenden Schicht bekleidet, die sich deutlich von der Verdickungsschicht abhebt, sich in die Tüpfel fortsetzt und die Tüpfelmembran überzieht. Noch schöner tritt die Innenhaut hervor, wenn man Glycerin zum Präparat hinzusetzt. In Chlorzinkjod bleiben Innenhaut und Mittellamelle ungefärbt, die Verdickungsschichten färbten sich nicht blau, sondern gelb bis braun. Nach einiger Zeit änderte sich jedoch der Farbenton. Er ging in ein schmutziges Violett über, wobei eine Schichtung sichtbar wurde, die aus dunklen und hellen Schichten bestand. Tüpfelmembran und Tüpfelräume waren ebenso wie die sonstige Zellwand mit der weißen Innenhaut bekleidet. Zum weiteren Nachweis der Innenhaut habe ich Farbstoffe verwendet in der Erwartung, den einen oder anderen zu finden, der die Verdickungsschichten und die Innenhaut ungleichartig färben möchte.

Von den benutzten Farbstoffen wurde eine Färbung der Verdickungsschichten mit der wässrigen Lösung von Methylenblau und Safranin erzielt. Bei ersterem Farbstoff färbte sich die Innenhaut dunkelblau, wodurch sie sich scharf gegen die heller gefärbten Verdickungsschichten absetzte. Auch überzog sie als blaue Linie die Tüpfelmembran, in der die Mittellamelle zu sehen war, was in der übrigen Membran nicht der Fall war. Beim späteren Entfärben durch Glycerin verschwand die Färbung zuerst aus den Verdickungsmassen, erst später aus der Innenhaut, und am längsten hielt sie sich in dem Teil derselben, der die Tüpfel auskleidete, was auch für stoffliche Verschiedenheiten der Membran sprechen dürfte. Mit Safranin färbte sich die Verdickungsschicht rot, wenn auch nicht sehr intensiv. Nach längerem Aufenthalte der Schnitte in der Lösung trat auch die Mittellamelle rot gefärbt hervor, die Innenhaut hingegen blieb ungefärbt, setzte sich aber deutlich von der Verdickungsschicht

ab. Mit Delafieldschem Hämatoxylin, mit den wässerigen Lösungen von Kongorot, Anilinblau und Orseillin BB wurde keine Färbung, aber insofern eine Differenzierung erhalten, als in den drei ersten Lösungen wieder ein scharfer Kontrast zwischen Innenhaut und Verdickungsschicht festzustellen war.

Die Möglichkeit, daß die Innenhaut kieselsäurehaltig sein könnte, bestimmte mich, den Versuch zu machen, mit der Küsterschen Phenolprobe Kieselsäure nachzuweisen. Wenn nun auch dieser Versuch mißlang, so trat doch in sehr schöner Weise die Innenhaut als doppelt konturierte glänzende Schicht auch in den Tüpfeln hervor, während die Verdickungsschichten verschwunden zu sein schienen.

Setzt man zu in Wasser liegenden Schnitten 66,5 % Schwefelsäure hinzu, so wird wie in der Chlorzinkjodlösung eine Schichtung sichtbar, doch verquellen die Zellwände zu schnell, als daß eine Untersuchung möglich gewesen wäre. Wenn nun auch in 50 % Säure die Zellmembran zerstört wird, so geht das doch langsamer vor sich, so daß einige Feststellungen gemacht werden können. Infolge der Quellung ist eine Schichtung sichtbar geworden, die aus einem regelmäßigen Wechsel von hellen und dunklen Schichten besteht. Die dunklen Schichten sind in jedem Schichtenpaar breiter als die hellen und bestehen aus kleinen Kämmerchen, die durch schmale Wände getrennt sind. Diese Seitenwände sind schmaler als die tangentialen (Abb. 3, Fig. 5). Es kommen auch Fälle vor, wo die dunklen Schichten erheblich, etwa 2—3mal breiter sind als der Durchschnitt. In diesem Falle lagen die breiteren Schichten mehr nach außen, die schmälere mehr nach innen. In 25 % Säure war die Quellung geringer als in der 50 %, trotzdem trat auch hier die Schichtung deutlich hervor, und es waren in den dunklen Schichten die Kämmerchen zu erkennen. Auch in der Schwefelsäure war die Innenhaut zu sehen, wie sie sich scharf gegen die Verdickungsschichten absetzte.

Läßt man 5 % Kalilauge auf die in Wasser liegenden Schnitte einwirken, so wird auch hier die Schichtung mit den Waben in den dunklen Schichten sichtbar. Die Innenhaut hebt sich als stark glänzende weiße Schicht scharf von den matt aussehenden Verdickungsschichten ab.

Die Untersuchung zeigt also, daß in den Endospermzellen eine Innenhaut vorhanden ist, und daß den Verdickungsschichten eine wabige Struktur zukommt.

I d. *Coffea arabica* L.

Die Endospermzellen von *Coffea* sind bekanntlich stark verdickt; die Zellwände der äußeren Zelllagen haben keine Tüpfel und sind glatt. Die Wände der übrigen Zellen haben große Tüpfel, zwischen denen sich die verdickte Wand ins Zellinnere hineinwölbt.

Nach der makrochemischen Untersuchung von Reiß (39) bestehen die Verdickungsschichten aus Mannan. Gilson hat auf mikrochemischem Wege gefunden, daß daneben Cellulose vorkommt (4). Mit Farbstoffen erhält man folgende Reaktionen. Von Kongorot und Safranin werden die Verdickungsschichten intensiv rot, von Fuchsin rosa gefärbt. Die Färbung hält sich dauernd (Kongorot) oder längere Zeit (Fuchsin) in Glyzerin. Methylenblau färbt in

wässriger Lösung intensiv; auf Zusatz von Glycerin schwindet die Färbung wieder. Anilinblau, Rutheniumrot, Hämatoxylin und Orseillin BB färben die Zellwand nicht. Gegen die Jodreagentien verhalten sich die Zellmembranen folgendermaßen.

In wässriger Jodlösung werden die Zellwände gelb. Fügt man 50 % Schwefelsäure hinzu, wird die Färbung intensiver und geht in braun über. Nach einiger Zeit verschwindet diese Färbung. Es tritt nun eine Blaufärbung in den sich an die Innenhaut anschließenden Schichten der Verdickungsmasse auf. Die Mittellamellen treten scharf hervor und sind auf beiden Seiten von farbloser Membranmasse umgeben. Mit dem Farbwechsel tritt die Schichtung mit der Fächerung der dunklen Schichten deutlich hervor. Der Farbwechsel läßt sich wohl nur so erklären, daß durch die Säure eine Verbindung aus der Membran herausgelöst wird, die sich gelbbraun gefärbt und eine andere verdeckt hatte, die sich jetzt blau färben kann. Hatte man anstatt 50 % Säure 25 % genommen, dann blieb dieser Farbwechsel aus und die Verdickungsschichten blieben braun, was wohl zugunsten obiger Deutung spricht.

Ähnlich verhielt sich die Zellwand auch in Chlorzinkjodlösung, doch halte ich die Reaktion von Jod und Schwefelsäure für zuverlässiger, weil augenscheinlich die Zusammensetzung der Chlorzinkjodlösungen sehr wechselt, wie mir meine Erfahrungen mit zwei Chlorzinkjodlösungen gezeigt haben. Mit dem Chlorzinkjod, das ich von C. Grübler in Leipzig bezogen hatte, färbten sich die Zellmembranen sofort rotbraun. Die Nacht über blieben die Schnitte im Reagens liegen. Am folgenden Morgen war eine Farbenänderung eingetreten. Die Zellwand war blau geworden und zwar in denselben Schichten, die sich mit Jod und Schwefelsäure gefärbt hatten. Die dort ungefärbt gebliebene Zone zwischen den gefärbten hatte hier eine schwach violette Färbung angenommen. Mit einer Chlorzinkjodlösung von Schering, die nach einer Vorschrift von Behrens hergestellt sein sollte, erhielt man zunächst gar keine Färbung. Nach einiger Zeit trat ganz vereinzelt Blaufärbung auf. Am anderen Morgen war in dem stark glänzenden Zellgerüst eine zarte blaue Schicht mit Schichtung neben der Innenhaut zu sehen, die dem Teil entsprach, der durch Jod und Schwefelsäure blau gefärbt worden war, nur schien der ungefärbte Teil der Membran hier etwas schmaler zu sein als in dem Schwefelsäurepräparat. Daneben war aber ein dicker voluminöser Niederschlag aufgetreten, der aus den miteinander verbundenen blauen Kügelchen bestand. Augenscheinlich werden durch das Chlorzink Membranteilchen herausgelöst, die sich dann mit dem Jod blau färben. Die blau gefärbten Schichten waren stark gequollen und ließen die Schichtung mit ihren Fächerungen erkennen.

Eine Innenhaut ist, wie schon erwähnt, auch in den Endospermzellen der Kaffeebohne vorhanden. Man kann sie schon deutlich an den in Wasser liegenden Schnitten erkennen. Sie tritt sehr scharf hervor als verhältnismäßig breite Schicht, wenn man die Schnitte mit 5 % Kalilauge behandelt, ebenso bei einer Behandlung mit 66,5 % Schwefelsäure. Durch die Jodpräparate wird sie nicht gefärbt und hebt sich scharf von den blau gefärbten Schichten ab. Sehr deutlich trat sie in dem Safraninpräparat hervor, ebenso in einem mit Hämatoxylin

behandelten Präparat, obgleich sich nichts gefärbt hatte. Im Orseillinpräparat war die Innenhaut schwach rötlich gefärbt; die Verdickungsschichten waren ungefärbt. Im Kongorotpräparat setzte sich die Innenhaut gegen die Verdickungsschicht deutlich infolge ungleich intensiver Färbung ab, im Fuchsinpräparat trat sie auch deutlich hervor. Daß die Innenhaut eine selbständige Haut ist, kann für *Coffea* keinem Zweifel unterliegen.

Auch bei *Coffea* ist die wabige Struktur der Verdickungsschichten der Endospermzellen mit Sicherheit nachzuweisen, wie es schon beiläufig im Vorstehenden erwähnt wurde. Sie tritt in Form von konzentrischen Schichten auf, von denen die hellen die tangentialen Wände der in den dunklen Schichten vorhandenen Kämmerchen, den Waben, sind. Die Waben sind durch radiale Wände voneinander getrennt. Diese Struktur ist vielfach schon ohne Quellungsmittel in den Wasserpräparaten zu erkennen, so z. B. in den mit Hämatoxylin behandelten Schnitten bei Benutzung der Ölimmersion. Verläuft die Wand gerade, so auch die Schichtung; krümmt sich die Zellwand ins Innere der Zelle, so folgt die Schichtung dieser Krümmung. Die Seitenwände der Fächer stehen auf den Schichten senkrecht. In dem ursprünglich mit Methylenblau gefärbten Präparat trat auf Einwirkung von 5 % Kalilauge die Struktur so deutlich hervor, daß sie mit den Trockensystemen zu erkennen war. In Präparaten, die mit 50 resp. 66,5 % Schwefelsäure behandelt wurden, trat sehr bald die Schichtung hervor und wurde mit der Zeit so deutlich, daß mit den Trockensystemen sowohl der Schichtenverlauf wie die Fächerung sichtbar wurden. Auch in der durch das Scheringsche Chlorzinkjodpräparat blau gefärbten Schicht war die Struktur zu erkennen.

2. *Lupinus luteus* L.

Der Aufbau des Samens ist allgemein bekannt, so daß es nicht nötig ist, auf die anatomischen Verhältnisse näher einzugehen. In den Zellen des Keimlings sind kollenchymatische Verdickungen vorhanden, die nach E. Schulze und Mitarbeitern aus Hemicellulosen und zwar aus Galaktan und Araban bestehen. Mit Recht nimmt man sie wohl als Reservematerial für den Keimling in Anspruch. Nach Nadelmann (14) sollen sie bei der Keimung gelöst werden. Elfert (2) bestreitet das und behauptet, daß Nadelmann eigenartige Strukturen der Zellhaut für Lösungsbilder angesehen hätte. Eine Prüfung dieser Verhältnisse ist wünschenswert, wenn es nicht bereits geschehen ist.

Mit Kalilauge, Farbstoffen und der Küsterschen Phenolprobe läßt sich zeigen, daß auch hier eine Innenhaut vorhanden ist.

Läßt man zu den im Wasser liegenden Schnitten Chlorzinkjodlösung hinzutreten, dann färbt sich die Zellwand allmählich schwach blau. Nach langem Aufenthalt der Schnitte in dem Reagens ist die Färbung in der Verdickungsschicht sehr deutlich. Die Mittellamelle ist ungefärbt. Die Innenhaut ist nicht zu sehen, sei es, daß sie zerstört ist, sei es, daß sie wie die Verdickungsschicht gefärbt ist.

Setzt man zu mit Jodwasser gefärbten Schnitten 66,5 % Schwefelsäure, so tritt eine zarte blaue Färbung in der Zellwand auf, doch machen die Ver-

dickungsschichten keinen kompakten Eindruck; es ist als wenn etwas weg-gelöst wäre. Aus der Blaufärbung durch diese Reagentien darf nicht auf die Gegenwart von Cellulose geschlossen werden; denn Schulze gibt an, daß die Hemicellulosen wie Cellulose gefärbt würden, was Gilson (4) allerdings bestreitet.

Die Vermutung, daß das eigenartige Aussehen der Intercellularen auf die Gegenwart von Kieselsäure zurückzuführen sein möchte, veranlaßte mich, den Nachweis mit der Küsterschen Phenolprobe zu versuchen. Kieselsäure war nicht nachzuweisen, aber Mittellamelle und Innenhaut traten deutlich hervor, während die Verdickungsschichten verschwunden zu sein schienen.

Wurden Schnitte mit 1 % Kalilauge behandelt, so wurden sie stark auf-gehellt, da der Zellinhalt gelöst wurde und dadurch auch die Zellwände deutlicher erschienen. Ein weiterer Zusatz von 5 % Kalilauge rief eine starke Quellung der Membran hervor unter Hervortreten einer Schichtung. Da aber die Ver-dickungsschichten sehr durchsichtig wurden, so hob sich namentlich in den kollenchymatischen Ecken, die konvex nach innen vorspringen, die Innenhaut scharf ab und erwies sich damit als selbständige Haut.

Nur die Verdickungsschichten und nicht die Mittellamelle und die Innenhaut wurden von Methylblau blau, von Rutheniumrot rot, nicht allzu intensiv mit einem Ton ins Braune, von Fuchsin rot und von Kongorot intensiv ziegelrot gefärbt. Dahingegen hat Anilinblau die Mittellamelle und die Innenhaut intensiv, die Verdickungsschichten schwach blau gefärbt. Delafieldsche Hämatoxylin-lösung und die wässrige Lösung von Orseillin BB haben keinen Teil der Zellwand gefärbt. An dem Vorhandensein einer Innenhaut ist nicht zu zweifeln.

Die Untersuchung auf die wabige Struktur der Verdickungsschichten ist auch positiv ausgefallen. In Wasser erscheinen die Membranen ungeschichtet. Eine Schichtung tritt erst im Gefolge der Quellung auf; wenn sie ausgiebig genug ist, wird die Schichtung schon mit 500facher Vergrößerung sichtbar. Immer dasselbe Bild: regelmäßiger Wechsel von dunklen und hellen Schichten. In den dunklen Schichten sind wieder die kleinen Kämmerchen zu sehen mit ihren kleinen radialen Seitenwänden, die dünner sind als die tangentialen Wände. Die dunklen Schichten sind im allgemeinen etwas breiter als die hellen. Diese Verhältnisse waren deutlich in den mit 50 % Schwefelsäure, wie in den mit 5 % Kalilauge behandelten Präparaten zu sehen. Die Verdickungsschicht besteht aus radialen Reihen, die 10 Kämmerchen enthalten. Durch die regelmäßige Anordnung dieser Reihen kommt das Bild der konzentrischen Schichten zustande.

3a. *Tropaeolum majus* L.

In den Cotyledonarzellen ist Reservematerial für den Keimling als Wand-verdickung abgelagert. Die Substanz, aus der sie besteht, wird schon seit langem als Amyloid bezeichnet, weil sie sich mit Jod wie Stärke blau färbt, ohne aus Stärkesubstanz zu bestehen. Von seiner chemischen Natur weiß man heute soviel, daß es bei der Hydrolyse mit verdünnter Schwefelsäure Galaktose, Xylose und nebst anderen Zuckern wahrscheinlich auch etwas Dextrose liefert (26). Wegen der anatomischen und der Keimungsverhältnisse weise ich auf die Arbeiten von A. B. Frank und Reiß (29) hin.

Reiß gibt an, daß eine Innenhaut vorhanden sei. Ich habe diese Angabe bestätigen können. Ohne weitere Behandlung des Präparates kann man die Innenhaut erkennen. Läßt man Chlorzinkjod auf Schnitte einwirken, färben sich die Verdickungsschichten blau; das Blau geht nach einiger Zeit in Braun über. Mittellamelle und Innenhaut bleiben ungefärbt. Rutheniumrot färbt die Zellmembran rot, die Mittellamelle intensiver, die Innenhaut schwächer als die Verdickungsschichten. Mit Methylenblau färben sich die Membranen blau, die Mittellamelle dunkelblau, die Innenhaut auch dunkelblau, aber etwas schwächer als die Mittellamelle, die Verdickungsschichten heller blau. Mit Anilinblau färben sich Mittellamelle und Innenhaut blau, die Verdickungsschichten bleiben ungefärbt. Delafield'sche Hämatoxylinlösung färbt die Membran rot, Mittellamelle und Innenhaut intensiver als die Verdickungsschichten. Durch wässriges Kongorot wird die ganze Membran gefärbt, besonders intensiv die Innenhaut. In wässriger Fuchsinlösung färbt sich die Zellwand schön rot, die Mittellamelle intensiver. Die Innenhaut ist gleichfalls rot gefärbt, setzt sich aber trotzdem scharf gegen die Verdickungsschichten ab. Aus diesem Verhalten gegen die Farbstoffe geht deutlich hervor, daß die Innenhaut eine selbständige Membran ist.

Was nun die Struktur der Verdickungsschichten anbetrifft, so gelingt es, schon mit Trockensystemen, also mit 5—600facher Vergrößerung zu erkennen, daß sie wabig ist; noch deutlicher wird es bei Verwendung der Ölimmersionen bei 800—850facher Vergrößerung. Weiteres Detail kann man erkennen, wenn man Quellungsmittel anwendet. Sehr charakteristisch ist das Verhalten gegen Jodlösung. Bei schwächerer Vergrößerung erscheinen die Zellwände homogen blau gefärbt, bei stärkerer Vergrößerung erkennt man folgendes: eine blau gefärbte Grundmasse, in die dunkelblau gefärbte Kügelchen eingelagert und in Reihen angeordnet sind (Abb. 4, Fig. 5). Diese Reihen verlaufen von der Mittellamelle zur Innenhaut. Die dunkelblauen Kügelchen sind der Inhalt der Waben. Die Kügelchen sind von einer helleren Schicht umgeben. Die radialen Wände der Waben sind dicker als die tangentialen (Abb. 4, Fig. 4). Jene erscheinen manchmal schon bei schwächerer Vergrößerung als kräftige Striche. Alle diese Verhältnisse sind schon mit 600facher Vergrößerung zu sehen und zu erkennen. Diesen Aufbau der Verdickungsschichten kann man auch in der Chlorzinkjodlösung sehen. Oben wurde schon erwähnt, daß sich nur die Verdickungsschichten blau färben, und daß dies Blau in Braun übergeht, das sich mit der Zeit etwas aufhellt. Man sieht nun die blauen Kügelchen in dem braunen Substrat eingebettet. An entsprechend dünnen Stellen erkennt man dieselbe Anordnung der Waben wie in dem Jodpräparat, nur daß die Grundmasse und damit die Wände der Waben nicht blau, sondern braun sind.

Es wird angegeben, daß das Amyloid schon in gewöhnlicher Salpetersäure löslich sei. Das ließ erwarten, daß die Verdickungsschichten durch 44 % Calciumnitrat, das schon zu dem gleichen Zweck für die Stärkekörner empfohlen worden war, stark aufgehellt werden würden. Diese Erwartung ist nicht getäuscht worden. Der Aufbau war sehr deutlich zu erkennen, wie aus unserer Fig. 1 (Abb. 4) hervorgeht, die nach diesem Objekt gezeichnet ist. Die Zellwände zeigen in ihrer ganzen Ausdehnung den wabigen Charakter, der an einer Stelle

wiedergegeben ist. An manchen Stellen sind die radialen Wände sehr dick, was gleichfalls angedeutet wurde. Die beiden Figuren 2 und 3 zeigen die Anordnung der Wabenreihen an der Mittellamelle.

In dem mit Fuchsin schön gefärbten Präparat ließ sich die wabige Struktur auch schon mit Trockensystemen erkennen, besser natürlich mit der Ölimmersion. Man erhält dasselbe Bild wie beim Calciumnitratpräparat. Man konnte hier aber ganz deutlich erkennen, daß die Wabenreihen nur an die Innenhaut anstoßen, nicht in dieselbe eindringen, die Innenhaut also die Verdickungsschichten überzieht.

Sehr schön tritt die wabige Struktur hervor und kann auch wieder mit den Trockensystemen betrachtet werden, wenn man die Schnitte mit 1 % Kalilauge behandelt oder mit Kongorot färbt. Weniger deutlich sind die Verhältnisse

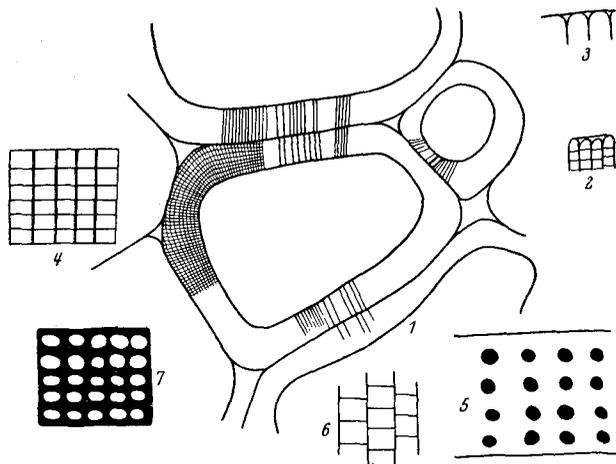


Abb. 4. Fig. 1—5. *Tropaeolum majus*. Fig. 1. Mehrere Zellen im Querschnitt. Wände teils mit starken radialen Linien, teils mit ausgesprochen gekammerter Struktur. Fig. 2 zeigt die Kammerung vergrößert gezeichnet. Fig. 3. Ansatz der radialen Wände an der Mittellamelle. Fig. 4. Fächerung mit stärkeren radialen als tangentialen Wänden. Fig. 5 soll das Verhalten der Schnitte in wässriger Jodlösung veranschaulichen. In einer scheinbar homogenen blauen Grundmasse sind dunkelblaue Kügelchen eingelagert. Fig. 6—7. *Impatiens Balsamina*. Fig. 6. Ein Beispiel dafür, daß die Kämmerchen nicht in allen Fällen zu vier in einem Punkt zusammenstoßen. Fig. 7. veranschaulicht die typisch wabige Struktur mit sehr starken Wänden der Waben.

in mit Orseillin BB rotgefärbten Präparaten zu erkennen. Hier muß man schon die Ölimmersion zu Hilfe nehmen. Augenscheinlich ist die Quellung geringer, wodurch die Waben kleiner erscheinen. An manchen Stellen, namentlich im inneren Teil der Verdickungsschichten, sind sie in tangentialer Richtung etwas gestreckt und können sogar einen taschenartigen Eindruck machen. In der Regel verlaufen die Wabenreihen senkrecht zur Innenhaut, doch kommen auch Anordnungen vor, wo sie unter einem spitzen Winkel stehen, wie das z. B. in dem mit Kalilauge behandelten Präparat beobachtet wurde, also etwa in der Weise, wie es für *Iris* abgebildet wurde (Abb. 3, Fig. 3).

Die verdickten Wände der Cotyledonarzellen von *Tropaeolum* erweisen sich als ein sehr geeignetes Objekt, um sich von der wabigen Struktur der Zellmembranen zu überzeugen.

3 b. *Impatiens Balsamina* L. (Rosen-Balsamine)

Das in den Cotyledonarzellen abgelagerte Reservematerial ist Amyloid. Anatomische Angaben finden sich bei Reiß (29) und Elfert (2).

Auch hier ist eine Innenhaut vorhanden, wie aus dem Verhalten gegen Farbstoffe hervorgeht. Mit Kongorot färben sich die Verdickungsschichten rot und erscheinen geschichtet. Die Innenhaut ist doppelt konturiert und intensiv rot gefärbt. Rutheniumrot färbt Mittellamelle und Innenhaut schwach, die Verdickungsschichten gar nicht. Diese setzen sich scharf gegen die Innenhaut ab. Anilinblau färbt nur die Mittellamelle und die Innenhaut blau. Safranin verhält sich ebenso, nur daß der Farbenton rot ist. Durch Methylenblau ist anfänglich die ganze Zellwand gefärbt. Bei längerem Aufenthalt in Glyzerin bleibt nur die Färbung in der Mittellamelle erhalten. Die Innenhaut setzt sich aber deutlich gegen die ursprünglich gefärbten Verdickungsschichten ab. Durch Hämatoxylin wird nur die Mittellamelle rötlich gefärbt, nicht die Verdickungsschichten und die Innenhaut, die sich trotzdem gegen jene scharf absetzt.

Mit wässriger Jodlösung färbt sich die Zellwand zunächst gelb. Nach langer Zeit tritt eine Blaufärbung von den Randzellen des Präparates her auf. Die Blaufärbung ist sehr schwach und verschwindet in Glyzerin wieder. Jetzt erscheint die Zellwand geschichtet. Zu unterscheiden voneinander sind Mittellamelle, Verdickungsschichten und Innenhaut nicht. Dies Verhalten ist insofern interessant, als es zeigt, daß es Fälle gibt, wo die Innenhaut sich nicht von den Verdickungsschichten abhebt, doch läßt das Verhalten gegenüber den anderen Reagentien keinen Zweifel, daß eine Innenhaut als besondere Hülle vorhanden ist.

Die wabige Struktur ist auch an diesem Objekt zu erkennen, und zwar mit starken Vergrößerungen schon in den Wasserpräparaten. Nach halbtägigem Aufenthalt der mit Methylenblau gefärbten Präparate in Glyzerin konnte man mit 800facher Vergrößerung deutlich von der Mittellamelle zur Innenhaut parallel laufende Streifen erkennen. Sehr schön war eine solche Streifung in dem Anilinblaupräparat bei der gleichen Vergrößerung zu erkennen. Mit etwa tausendfacher Vergrößerung machte es den Eindruck, als wenn die radialen Streifen durch feine tangential verlaufende Linien verbunden wären (Abb. 4, Fig. 6). Sehr deutlich war aber eine derartige Fächerung in dem mit Kongorot gefärbten Präparat bei 800facher Vergrößerung zu sehen. Die im Innern etwas abgerundeten Fächer sind durch verhältnismäßig breite Wände getrennt (Abb. 4, Fig. 7).

Das oben erwähnte Methylenblaupräparat in Glyzerin wurde am Nachmittag in 10 % Schwefelsäure gelegt und blieb dort bis zum anderen Morgen. Es wurde nun mit 1000facher Vergrößerung untersucht. Sehr deutlich trat nicht nur die Schichtung, sondern auch die Fächerung hervor. Die Wandungen der Waben sind auch hier verhältnismäßig dick.

3 c. *Cyclamen persicum* L.

Bei dieser Pflanze ist die aus Amyloid bestehende Wandverdickung in den Endospermzellen abgelagert. Für die anatomischen Verhältnisse verweise ich wieder auf die Arbeiten von Reiß und Elfert, die *Cyclamen europaeum* untersucht haben. Auch hier ist eine Innenhaut vorhanden. In den Wasserpräparaten setzt sich die Innenhaut scharf gegen die Verdickungsschichten ab. Bei Behandlung der Schnitte mit Anilinblau, Rutheniumrot, Methylenblau, Hämatoxylin und Kongorot hat sie sich nur stark in Kongorot und Anilinblau, vorübergehend in Methylenblau gefärbt. Die anfänglich gelbrötliche Färbung in Hämatoxylin verschwand beim Aufenthalt in Glyzerin, dafür trat aber die Innenhaut stark glänzend hervor. Auch hier sprechen die Reaktionen dafür, daß die Innenhaut eine selbständige eigenartige Schicht ist.

Die wabige Struktur der Verdickungsschicht ließ sich in dem mit Anilinblau gefärbten Präparat mit der Ölimmersion $\frac{1}{12}$ noch ziemlich unsicher, mit der Ölimmersion $\frac{1}{16}$ a deutlich erkennen.

4 a. *Tamus communis* L.

Die Endospermzellen von *Tamus communis* haben stark verdickte Wände ohne Tüpfel. Man darf wohl vermuten, daß sie als Reservematerial für den Keimling dienen. Mir ist nicht bekannt, ob das geprüft und die chemische Natur der Verdickungsmasse ermittelt ist. Untersucht wurden die Endospermzellen von Jungers (8) auf das Vorkommen von Plasmodesmen. Obgleich Tüpfel fehlen, fand er die Wände doch von zahlreichen Plasmodesmen durchsetzt, die seiner Ansicht nach eine eigenartige nicht zu erklärende Differenzierung der Zellwand andeuten, aber keine Plasmodesmen im Sinne Tangls sind.

Schon an in Wasser liegenden Schnitten kann man zahlreiche feine parallel und radial verlaufende Linien sehen und zwar in größerer Zahl, als Jungers Plasmodesmen abbildet. Ob diese Linien mit den von ihm beobachteten identisch sind, muß dahingestellt bleiben, da ich keine Nachprüfung mit den von ihm benutzten Reagentien vorgenommen habe, halte es aber für wahrscheinlich. Die von mir beobachteten Linien hängen jedenfalls mit der gekammerten Struktur der Zellwände zusammen.

Das Verhalten der Zellwände gegen Farbstoffe bietet keinen Anhalt zur Feststellung des Materials, aus dem die Verdickungsschichten bestehen. Die meisten der benutzten Farbstoffe geben keine Reaktion. So blieb eine Färbung aus mit Anilinblau, Methylenblau, Kongorot, Hämatoxylin, Rutheniumrot, Orseillin BB. Fuchsin und Safranin färbten zwar, aber die Färbung verschwand in Glyzerin wieder. Die Jodreagentien gaben folgende Reaktionen.

In Grüblerschen Chlorzinkjod nahmen die Schnitte bald nach dem Einlegen einen gelblich schmutzigen Farbenton an, der von einer Beimischung von Blau herrührte. Dabei wurde eine deutliche Schichtung sichtbar, auch trat die Innenhaut scharf hervor. An diesem Zustande änderte sich im Laufe von einigen Tagen nichts Wesentliches, nur wurde die Schichtung noch deutlicher und zahlreiche radiale Linien wurden sichtbar. Bei eingehenderer Untersuchung konnte man schon bei 600facher Vergrößerung deutlich die Fächer

erkennen, deren Seitenwände die beobachteten radialen Linien waren. Die Innenhaut hebt sich ungefärbt von den verfärbten Verdickungsschichten ab.

Anders ist das Verhalten der Schnitte in dem Scheringschen Präparat. Der Versuch wurde gleichzeitig mit dem am Vormittag ausgeführten Versuch mit dem Grübberschen Chlorzinkjodpräparat angestellt. Es trat keine Färbung der Membranen auf, vielmehr sahen sie glänzend weiß aus. Sie quollen stark, wodurch die Differenzierung weniger deutlich als im Grübberschen Präparat war. Es traten auch wieder radiale Linien hervor. Am Nachmittag waren die Zellwände noch nicht blau gefärbt. Einige Stunden später ist die Verdickungsschicht fast bis zum Verschwinden des Zellumens verquollen, schwach blau geworden und deutlich geschichtet. In manchen Zellen hat sich die Innenhaut losgelöst und ist als farblose Schicht zu erkennen. Die Mittellamelle erscheint glänzend weiß. Bei langem Liegen im Reagens wird sie zerstört, so daß die Zellen isoliert und auf die Verdickungsschichten, die einen schwach violetten Ton angenommen haben, reduziert sind und z. T. als Ringe in der Flüssigkeit herumschwimmen.

Mit Jod und Schwefelsäure wurden folgende Feststellungen gemacht. In wässriger Jodlösung färben sich die Zellwände nicht. Auf Zusatz von 50 % Schwefelsäure werden sie gelb ohne wesentliches Quellen der Verdickungsschichten. Am Nachmittag, da keine Veränderung eingetreten war, wurde 66,5 % Säure zugesetzt. Nun begann ein Quellen mit deutlichem Hervortreten einer Schichtung in den Verdickungsschichten. Dabei war die Innenhaut als weiße Schicht zu erkennen, die sich scharf gegen die Verdickungsschichten absetzte. Durch die Säure werden die Zellen isoliert und runden sich ab. Es scheint, als wenn an manchen von ihnen noch die Mittellamelle vorhanden wäre. Die Schichtung wird sehr deutlich. Sie besteht aus Schichten von wechselnder Breite. Auch radiale Linien, die von der Mittellamelle nach der Innenhaut verlaufen, sieht man in großer Zahl. Mit 800facher Vergrößerung erweisen sich diese Linien als die radialen Wände der Kämmerchen in den dunklen Schichten. Da die radialen Linien sehr dicht stehen, haben wir eine sehr feine und regelmäßige Kammerung. Man kann die ganzen Zellwände in dieser Weise gekammert sehen. Setzte man jetzt 75 % Säure hinzu, so wurden die Verhältnisse nicht wesentlich deutlicher, aber die Verdickungsschichten intensiv blau gefärbt.

In Schnitten durch das Endosperm, die nach Behandlung mit Eau de Javelle mit 66,5 % Schwefelsäure behandelt wurden, trat die Mittellamelle deutlich hervor, während die Innenhaut nicht zu erkennen war. In den Verdickungsschichten wurden eine konzentrische Schichtung und zahlreiche radiale Linien sichtbar, so daß die Membran wabig erschien. Bei längerer Einwirkung der Säure kommt ein Augenblick, wo die Kammerung prachtvoll deutlich zu erkennen ist. In ihrer Regelmäßigkeit erinnert sie an einen Holzquerschnitt der Coniferen. Später treten wesentliche Veränderungen auf. Aus den sekundären Verdickungsschichten verschwinden horizontal verlaufende Schichten und aus den zunächst übrig bleibenden werden radiale Stücke herausgelöst. Bald darauf verschwindet alles.

Setzt man zu noch nicht mit Säure behandelten Schnitten konzentrierte Schwefelsäure, so werden die Zellen sehr schnell isoliert und auf die blau gefärbten Schnitte reduziert. Aber auch diese werden nach einiger Zeit zerstört.

4 b. *Ornithogalum mutans*

Das Endosperm hat hinsichtlich der Art der Wandverdickung der Zellen sehr viel Ähnlichkeit mit *Phoenix*. Beschrieben sind die Verhältnisse für *O. umbellatum* von Strasburger (20).

Die Zellwand färbt sich mit Methylenblau und Kongorot. Letztere Färbung hält sich auch in Glycerin. Die Innenhaut setzt sich deutlich von den Verdickungsschichten durch die intensivere Färbung ab. Schon bei schwacher Vergrößerung konnte man in den Verdickungsschichten viele radiale Linien sehen. Mit stärkerer Vergrößerung ist deutlich die wabige Struktur zu erkennen. Die Kämmerchen haben rechteckige Gestalt mit dem Längsdurchmesser in tangentialer Richtung. An anderen Stellen stehen die radialen Linien nicht senkrecht auf den tangentialen, sondern unter einem spitzen Winkel. Die Kämmerchen haben dann die Gestalt von Rhomben.

Durch Chlorzinkjod werden die Verdickungsschichten, ohne daß Färbung auftritt, zerstört. Auf die Hälfte verdünntes Chlorzinkjod färbt die Zellwände rotbraun. Mit wässriger Jodlösung färben sich die Wände gleichfalls rotbraun. Auf Zusatz von 12,5 % Schwefelsäure scheint sich die Färbung etwas zu ändern, dabei wird die Innenhaut sehr deutlich sichtbar.

Also auch bei dieser Pflanze haben wir eine Innenhaut und wabigen Aufbau der Verdickungsschichten.

II. Die aus Cellulose bestehenden sekundären Verdickungsschichten

Da die aus so verschiedenen Materialien bestehenden Verdickungsschichten der Samen, wie wir im vorhergehenden Abschnitt gesehen haben, alle eine übereinstimmende Struktur haben, war zu erwarten, daß auch den aus Cellulose bestehenden sekundären Verdickungsschichten aller pflanzlichen Zellelemente, da es sich auch um ein Kohlenhydrat handelt, die gleiche Struktur zukommt. Im Nachstehenden teile ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Parenchymzellen, Gefäßen und Tracheiden, Libriformfasern, Bastfasern und Haaren mit.

1. Parenchymzellen

1. *Sambucus nigra*. Die Zellen, aus denen das Holundermark besteht, sind verhältnismäßig dünnwandig. Die Verdickungsschichten und die Tüpfelmembranen sind von der Innenhaut überzogen und die Tüpfelkanäle von ihr ausgekleidet. Sie sieht weiß aus, glänzt stark und setzt sich scharf gegen die Verdickungsschichten ab. Läßt man konz. Schwefelsäure auf die Zellen einwirken, quillt die Verdickungsschicht, und man kann dann schon mit den Trockensystemen (500—600fache Vergrößerung) die Schichtung mit der Kammerung erkennen.

2. Eine *Salix*-Art. Die Markzellen haben dünne Wände mit vielen kleinen Tüpfeln. Auf Zusatz von konz. Schwefelsäure quellen die Wände stark. Dabei löst sich meistens die Innenhaut los und bildet seltsam verschlungene Figuren, zuweilen bleibt sie aber auch an den gequollenen Verdickungsschichten haften. Beim Quellen nimmt die dünne Wand beträchtlich an Dicke zu. Trotzdem ist die Struktur schwierig zu erkennen, doch ließ sich schließlich immer mit entsprechender Vergrößerung Schichtung und Kammerung sicher nachweisen.

3. *Vaccinium myrtillus*. Die Markzellen sind verdickt. Auf Zusatz von 75 % Schwefelsäure ist die Innenhaut deutlich zu erkennen. Sie überzieht die Verdickungsschicht und kleidet die Tüpfelkanäle aus. Aber erst in konz. Schwefelsäure ist die Quellung stark genug, um die Struktur der Verdickungsschichten erkennen zu lassen. Sie sind geschichtet und gekammert. Teils sind die Kammern rechteckig, teils quadratisch.

4. *Corylus Avellana*. Querschnitt durch einen jungen Stengel. Die Markzellen sind dickwandig. Auf Zusatz von 75 % Schwefelsäure quellen die Verdickungsschichten stark genug, um den feineren Aufbau erkennen zu lassen. Es wird eine große Zahl von Schichten mit der Kammerung in den dunklen sichtbar.

5. *Fagus silvatica*. Querschnitt durch einen dreijährigen Zweig. Die Markzellen sind dickwandig und geschichtet. In 66 % Schwefelsäure ist die Quellung ungenügend. Erst auf Zusatz von 75 % Säure wurde die Schichtung deutlich und trat noch besser hervor, als konzentrierte Säure hinzugefügt wurde. Es sind 5 Schichten vorhanden mit deutlicher Kammerung in den dunklen.

6. *Fagus silvatica*. Steinzellen, untersucht in dem gemischten Sklerenchymring der Rinde des vorstehend erwähnten dreijährigen Zweiges. Durch konzentrierte Schwefelsäure werden die Zellen sehr schnell zerstört. Bei Anwendung von 66 % Schwefelsäure, deren Einwirkung durch Zusatz von etwas 75 % Säure gesteigert wurde, war zunächst deutlich die Innenhaut zu erkennen, die die Verdickungsschichten überzieht, die Tüpfelkanäle auskleidet und die Tüpfelmembran bedeckt. In der 75 % Säure tritt die Schichtung und in ihren dunklen Schichten die Kammerung bei 850facher Vergrößerung sehr deutlich hervor. Bei weiterer Quellung sieht man die Kämmerchen in radialen Reihen von der Mittellamelle nach der Innenhaut verlaufen. Die Kämmerchen haben mit ihrer Wand etwa einen Durchmesser von $1,4 \mu$, sind ungefähr quadratisch, manchmal etwas mehr rechteckig mit größerem tangentialen Durchmesser.

2. Gefäße und Tracheiden

Auch in den Verdickungsschichten der Gefäße ist die wabige Struktur nachweisbar. Es eignet sich allerdings nicht jedes Holz dazu, da entweder die Gefäßwände nur dünn sind, oder weil sie nicht genügend quellen. Besonders deutlich konnte man die Verhältnisse bei *Nerium Oleander* und *Ficus Carica* sehen. Bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure quollen die Wände so stark, daß sie auf dem Querschnitt das ganze Gefäßlumen ausfüllten, so daß die Innenhaut auf eine schmale weiße Schicht zusammengepreßt wurde. Die gequollene Verdickungsschicht erschien jetzt geschichtet. Man konnte wieder die Kämmerchen in den dunklen Schichten erkennen. Sie waren in radialen Reihen und in konzentrischen Schichten angeordnet; sie waren nicht genau quadratisch, sondern etwas in der Richtung des Schichtenverlaufes gestreckt.

Für die Tracheiden beschränke ich mich auf eingehende Besprechung der Tracheiden des Kiefernholzes. Ich benutzte für die Untersuchung das oben erwähnte Stammholz.

Querschnitte wurden mit konzentrierter Schwefelsäure versetzt. Dabei quollen die Wände so stark, daß fast der ganze Innenraum der Herbstholztracheide ausgefüllt wurde. In dieser gequollenen Masse konnte man mit 600-

facher, ja sogar schon mit 480facher Vergrößerung den Bau der Membran deutlich erkennen. Sie bestand aus fest aneinanderliegenden radialen Reihen von kleinen Kämmerchen, die von gleicher Größe zu sein schienen, wodurch der Eindruck einer Schichtung hervorgerufen wurde. Die dunklen Schichten waren die Reihen von Kämmerchen, die hellen Schichten ihre tangentialen Wände.

Am Rande des Präparates, wo die Lösung der Zellmembran schneller vor sich ging als im Innern, konnte ihre allmähliche Zerstörung gut beobachtet werden. Hier quollen die kleinen Kämmerchen in Reihen heraus und blieben zunächst noch zu Tafeln verbunden. Mit der Zeit zerfielen diese und die Reihen, und es entstand in einiger Entfernung von dieser Stelle ein voluminöser Niederschlag, der aus den, etwas abgerundeten, aber immer noch zusammenhängenden Waben bestand. Auch in diesem Zustande noch waren Inhalt und Wand zu unterscheiden. Auf Zusatz von wässriger Jodlösung färbte sich der Inhalt der Kämmerchen und der kleinen Waben blau, während die Wand farblos blieb.

Behandelt man radiale Längsschnitte mit Chlorzinkjodlösung (nach Behrens), so färben sich die Tracheiden mit Ausnahme der Mittellamelle und der Innenhaut blau. Letztere hat sich meistens abgelöst, erscheint unduliert, doppelt konturiert und ist ziemlich breit. Sie erscheint an manchen Stellen körnig. Die blaue Zellwand ist vielfach von hellen, unregelmäßig verlaufenden Linien durchzogen. An manchen Stellen ist die wabige Struktur sehr schön zu sehen. Bei fortschreitender Zerstörung der Membran tritt wieder der oben beschriebene blaue Niederschlag auf. Bei Einwirkung von konz. Schwefelsäure auf die radialen Längsschnitte beobachtet man längs verlaufende helle Streifen in den Tracheiden, also eine Schichtung. In den dunklen Streifen erkennt man Querwände, dasselbe Bild der Kammerung wie auf den Querschnitten. An anderen Stellen ist das Aussehen weniger regelmäßig. Die Waben erscheinen runder und größer.

Wie die Strangtracheiden verhalten sich auch die Markstrahltracheiden. Sie sind auf der Innenseite von einer weißen glänzenden Innenhaut überzogen. Die Mittellamelle sieht ähnlich glänzend aus. Die zwischen diesen Häuten liegenden Verdickungsschichten sind geschichtet. Die Schichten verlaufen den Konturen der Zellwand entsprechend. In den dunklen Schichten ist bei 850, z. T. bei 700facher Vergrößerung die Kammerung in den dunklen Schichten zu erkennen.

Wie bereits Sanio (30) angibt, ist die Hofwand der behöften Tüpfel verdickt und konzentrisch geschichtet. Ich habe nun geprüft, ob auch in dieser Schichtung ein wabiger Charakter zu erkennen ist. Wenn man auch den Eindruck bekommt, als wenn die Hofwand wie die Tracheidenwand geschichtet wäre, so habe ich doch, selbst mit 850facher Vergrößerung und Anwendung von konz. Schwefelsäure die wabige Struktur nicht mit absoluter Sicherheit sehen können. Es machte den Eindruck, als wenn etwas darüber läge, was das Erkennen beeinträchtigte. Vielleicht wirkt die Innenhaut störend.

Auf mit Essigsäure ausgekochtem Material habe ich die Küstersche Phenolprobe angewandt. Die Ränder der Tüpfelkanäle leuchteten auf, allerdings nicht an allen Tüpfeln. Die Basis der Hofwand sah weiß, die Hofwand selbst matt aus. Es ist vielleicht mit schwacher Verkieselung zu rechnen.

3. Libriformfasern

Für die Untersuchung der Libriformfasern dienten mir das oben erwähnte Stammholz von *Alnus glutinosa* und *Populus niger* und Querschnitte durch Stammabschnitte von *Quercus pedunculata*, *Alnus glutinosa*, *Tilia parvifolia*, *Fraxinus excelsior*, *Pirus communis* und *Acer pseudo-platanus*, die aus dem Kaukasus stammten.

1. *Alnus glutinosa*. Ein Querschnitt durch Stammholz vom 15. 7. 1885 wurde mit Chlorzinkjod behandelt. Die Verdickungsschichten quollen stark und färbten sich blau, während Mittellamelle und Innenhaut farblos blieben. Mit 800facher Vergrößerung konnte man in den Verdickungsschichten 6—10 Schichten unterscheiden; in den dunklen waren die Querwände zu erkennen, so daß wir also auch hier den gekammerten Zustand haben. Wenn man Querschnitte mit der Küsterschen Phenolprobe behandelte, so ließ sich freilich keine Kieselsäure nachweisen, aber Mittellamelle und Innenhaut traten als scharfe weiße Linien hervor. In manchen Zellen hatte sich die Verdickungsschicht teilweise losgelöst und ins Innere der Zelle hineingekrümmt, in der Weise, wie es die Figuren 2—4 unserer Abb. 2 für die Tracheiden von *Pinus silvestris* zeigen. Die Außenseite der abgelösten Massen schien auch von einer weißen Hülle begrenzt zu sein.

Es wurde noch ein Querschnitt von dem Kaukasusholz untersucht. Nach Beseitigung eines etwaigen Kalkgehaltes durch Salzsäure wurde ein Stück davon mit Jodwasser imprägniert und mit 75 % Schwefelsäure behandelt. Die Verdickungsschichten der Libriformfasern quollen stark und wurden grünblau. Die am Rande des Präparates liegenden Zellen quollen stärker als die mehr im Innern liegenden. Hier trat die Verdickungsmasse aus den Zellen heraus in Form von parallelen Reihen von kleinen blau gefärbten Räumen, die von einer weißen Hülle umgeben waren. Die blauen Räume entsprechen den Kämmerchen und enthalten, wie aus der Färbung hervorgeht, Cellulose. Mit 800facher Vergrößerung waren die Verhältnisse sehr deutlich zu sehen. Diese Räume sind in der Aufsicht rechteckig. Ihre Größe schwankt zwischen 2,5 und 4 μ im gequollenen Zustande. Mit der Zeit verschwinden sie und machen einem voluminösen Niederschlag Platz, der aus blauen Kügelchen mit weißer Hülle besteht, die in unregelmäßiger Weise miteinander verbunden sind. Die Kügelchen entsprechen den Kämmerchen.

Aber auch in den Zellen, wo die Quellung noch nicht so weit vorgeschritten war, daß der Inhalt heraustrat, sondern nur das Zellumen erfüllte, konnte man deutlich Schichtung und Kammerung erkennen.

2. *Populus nigra*. Ein Querschnitt von Stammholz vom 24. Juni 1885 wurde mit 5 % Kalilauge behandelt und mit Kongorot gefärbt. Es färbten sich die Mittellamellen und Innenhäute der Libriformfasern. In vielen Zellen löste sich der innere Teil der Verdickungsschicht infolge der starken Quellung los und wölbte sich in das Zellinnere hinein, wie es oben für *Alnus* beschrieben wurde. Dann trat auf der Außenseite dieser nach innen eingekrümmten Schichten eine Rotfärbung auf, so daß man vermuten mußte, daß zwischen den beiden Verdickungsmassen eine Haut wie die Innenhaut vorhanden wäre. Ich wünschte

nun, das präzise zu entscheiden und glaubte das mit Hilfe der Küsterschen Phenolprobe erreichen zu können, bei der die Mittellamellen und Innenhäute als stark glänzende Linien hervorzutreten pflegen. Leider war mein Versuch so gut wie erfolglos. Wiederum traten Mittellamelle und Innenhaut als scharfe weiße Schichten hervor, aber die Membranmasse zwischen ihnen sah matt aus und ließ in ihrer Mitte keine helle Linie erkennen. Nur in einzelnen Zellen sah man in den Verdickungsschichten noch eine besondere Linie verlaufen. So war die Sache also nicht zu entscheiden.

Ganz analoge Verhältnisse wie im Präparat mit Kongorot erhielt man auch, wenn man einen Schnitt mit Methylenblau färbte. Die Verdickungsschichten färbten sich blau, die Innenhaut blieb ungefärbt. Setzte man nun zu dem Präparat 5 % Kalilauge, dann löste sich in vielen Zellen der innere Teil der Verdickungsschichten los. Die Färbung verschwand freilich durch die Einwirkung der Kalilauge, aber auch im ungefärbten Zustande konnte man vielfach eine Schicht zwischen den beiden Teilen der Verdickungsschichten sehen. Man muß also doch mit der Möglichkeit rechnen, daß die Verdickungsschichten in zwei Phasen entstanden sind.

Auch mit Hämatoxylin ließ sich die Innenhaut nachweisen. Die Verdickungsschichten färbten sich rot, Mittellamelle und Innenhaut ebenfalls, aber mit einer anderen Nuance, so daß sich diese Häute deutlich gegen die Verdickungsschichten absetzten.

Im Schwefelsäurepräparat konnte man die Struktur der Verdickungsschichten sowohl im äußeren wie im inneren Teil mit 800facher Vergrößerung deutlich erkennen: Schichtung und Kammerung in den dunklen Schichten.

Die Innenhaut war auch in den Gefäßen zu sehen.

Das Pappelholz habe ich auch auf Längsschnitten von einem Stück Stammholz vom 22. Juli 1885 untersucht. Es fielen auf diesen Schnitten besonders die Gefäße mit den behöften und den großen einfachen Tüpfeln auf, mit denen sie den Markstrahlzellen anliegen. Auf dem radialen Längsschnitt erscheinen erstere wie bei *Pinus* als abgestumpfte Kegel, die sich aus einem weißen Ring erheben, und deren Öffnung auch mit einem weißen Saum umgeben ist. Das Auffallende ist aber, daß diese Tüpfel so dicht stehen, daß sie mit den weißen Ringen zusammenstoßen, so daß es manchmal wie ein aus eckigen Zellen bestehendes Gewebe aussieht. Die weißen Ringe halte ich für die Innenhaut, die die Zelle auskleidet und hier vielleicht besonders dick ist. Wie bei *Pinus* ist auch bei diesen Hoftüpfeln in der Mitte der Hofwand noch eine konzentrische Schicht vorhanden. Mit Sicherheit konnte ich auch hier nicht feststellen, ob der Wand die gekammerte Struktur zukommt, als ich das Präparat mit 75 % Schwefelsäure behandelte.

3. *Tilia parvifolia*. Kleine Stücke eines Querschnittes wurden zunächst mit Salzsäure behandelt, um den störenden Kalk zu beseitigen. Dann wurden sie mit Jodwasser getränkt und darauf teils mit 66,5 % und 75 % Schwefelsäure behandelt. In keinem der beiden Fälle war die Quellung ausreichend, um die Struktur sichtbar zu machen. Konz. Schwefelsäure hingegen wirkte wieder zu intensiv. Die Zellen wurden zerstört; es trat wieder ein voluminöser Nieder-

schlag auf von Kügelchen mit blauem Inhalt und weißem Saum. An manchen Stellen war noch der flächenartige Zusammenhang der Kügelchen, wie er für *Alnus* geschildert wurde, zu erkennen. Dies Verhalten beweist, daß auch den Libriformfasern von *Tilia* die gekammerte Struktur der Verdickungsschichten zukommt. Die Kügelchen waren etwa 1μ dick. Die blauen Kügelchen erschienen bei hoher Einstellung weiß, weil man dann auf die Hülle daraufguckte.

4. *Fraxinus excelsior*. Die entkalkten Stücke der Querschnitte wurden wie bei *Tilia* behandelt und lieferten das gleiche Ergebnis.

5. *Pirus communis*. Entkalkte Stücke eines Querschnittes wurden mit wässriger Jodlösung getränkt und mit 66,5 % Schwefelsäure behandelt. Da eine Reaktion ausblieb, wurde 75 % Säure zugesetzt. Jetzt färbten sich die Verdickungsschichten der Libriformfasern blau bzgl. grün. Nach einiger Zeit war ein Teil des Präparates zerstört und die Querschnitte der Libriformfasern als blaue oder grüne Gebilde isoliert. Sie waren aber so dick, daß in ihnen die Struktur nicht ermittelt werden konnte. Dahingegen hatte sich um das Präparat herum ein blauer Kranz des voluminösen Niederschlages gebildet. In der Nähe der hier verquollenen Zellen waren noch die Reihen der Kügelchen mit ihren weißen Hüllen zu sehen; mit wachsender Entfernung wurde die Anordnung immer unregelmäßiger. Aus diesem Verhalten geht hervor, daß auch diesen Zellen die typische Struktur zukommt. Innenhaut ist vorhanden.

Da bei *Tilia*, *Fraxinus* und *Pirus* die Struktur der Membranen nicht direkt zu erkennen war, habe ich später noch mehrjährige Zweige untersucht, und bei *Tilia* und *Pirus* bei Behandlung mit 50 % Schwefelsäure und bei *Fraxinus* bei Behandlung mit 75 % Säure mit der Ölimmersion, etwa mit 1000facher Vergrößerung die gekammerte Struktur feststellen können.

6. *Acer pseudo-platanus*. Entkalkte Querschnitte, mit wässriger Jodlösung getränkt und mit 75 % Schwefelsäure behandelt: die Verdickungsschichten der Libriformfasern quollen so stark, daß das Lumen verschwand. Mit 850facher Vergrößerung war die typische Struktur der Verdickungsschichten zu erkennen. Innenhaut vorhanden.

7. *Quercus pedunculata*. Auf den Querschnitten ist festzustellen, daß das Innere aller Zellformen (Gefäße, Tracheiden, Libriformfasern und Holzparenchym) mit einer Innenhaut ausgekleidet ist. Sowohl die einfachen wie die Hoftüpfel sind gleichfalls von der Innenhaut überzogen. Mit wässrigem Hämatoxylin färbt sie sich rot, ebenso färben sich die Zwickel zwischen den Zellen und vereinzelt auch die Mittellamellen. Bei längerem Aufenthalte der so gefärbten Präparate in Glyzerin wird die Innenhaut wieder entfärbt, dagegen ist die Mittellamelle jetzt rötlich gefärbt. Sie färbt sich auch mit Kongorot, was besonders deutlich in den Tüpfeln hervortritt. Die Verdickungsschichten färben sich nicht. Man kann aber in diesem gefärbten Präparat den feineren Aufbau der Libriformfasern mit 800facher Vergrößerung erkennen. Es ist eine Schichtung mit Kammerung sichtbar.

Mit Chlorzinkjod färbten sich die Verdickungsschichten der Libriformfasern blau, die Mittellamellen gelblich, während die Innenhaut farblos blieb. Nach längerem Aufenthalte des Präparates in der Lösung konnte man in den

Querschnitten der Zellen eine konzentrische Schichtung und in derselben wieder die Kammerung bei 800facher Vergrößerung erkennen. Den gleichen Aufbau konnte man auch in Präparaten feststellen, die mit 66,5 % Schwefelsäure behandelt worden waren. Die sekundären Verdickungsschichten quollen stark, und es trat bei der gleichen Vergrößerung der gleiche Aufbau, wie oben beschrieben, hervor. Der Versuch, die Struktur durch stärkere Quellungsmittel, z. B. 75 % Säure, noch deutlicher zu machen, mißlang, da die Verdickungsschichten durch die Säure zerstört wurden, und zwar so schnell, daß eine anhaltende Beobachtung ausgeschlossen war. Die Verdickungsschichten verschwinden eher als die Innenhaut. Sie ist gequollen und hat sich stark verlängert. Aber auch sie verschwindet mit der Zeit, und es bleiben nur die Mittellamellen und die Zwickel, die mit einer gelblichen Masse erfüllt sind, übrig. In der Flüssigkeit tritt ein blauer voluminöser Niederschlag auf.

4. Bastfasern

Von den Textilfasern habe ich die Bastfasern von Lein und Hanf untersucht. In ihrem Verhalten gegen Schwefelsäure zeigen sie viel Übereinstimmendes.

Legt man 1. eine Leinfaser in Jodwasser und setzt 66,5 % Schwefelsäure zu, so färben sich die Zellen rötlich, einige an ihren Enden blau, und bald ist das Gesichtsfeld mit kleinen runden Gebilden von verschiedener Größe erfüllt. Wo die Faser blau gefärbt ist, tritt ein blau gefärbter voluminöser Niederschlag auf. Das Blau geht bald in Rot über. Als die Lösung der Membran keine Fortschritte mehr zu machen schien, wurde etwas 75 % Säure zugesetzt. Nun trat ein sehr starkes Quellen auf, so daß sich das Objekt von 5 auf 30 Teile des Okularmikrometers verbreiterte, es wurde dabei intensiv blau. Die Zellen zerfielen in blaue Querscheiben (Abb. 5), die durch Linien oder Kränze von braunrötlich gefärbten Körnchen getrennt waren. Die blauen Massen verminderten sich mit der Zeit, ohne daß ein blauer Niederschlag sichtbar wurde. Eine Struktur konnte ich an diesen Scheiben nicht erkennen. Die Bastfasern des Leins lassen sich also durch konzentrierte Schwefelsäure in Querscheiben zerlegen. 2. Beim Hanf fand ich ähnliche Verhältnisse. Es wurden ein paar Fäden aus einem Bindfaden untersucht. Als zu einem solchen mit Jod-Jodkalium gefärbten Präparat 75 % Schwefelsäure hinzugesetzt wurde, trat auch hier eine Aufspaltung in blau gefärbte stark gequollene Querscheiben ein. Hatte man aber anstatt 75 % Säure konzentrierte genommen, so wurden diese Scheiben nicht sichtbar, da sie augenscheinlich zu schnell verquollen, dafür aber die verkrümmte Innenhaut, an der in bestimmten Abständen Schlingen hingen. Diese dürften den bei der Leinfaser erwähnten Kränzen entsprechen. Diese Schlingen müssen im ungequollenen Zustande Ringe sein. Die Bastfasern wenigstens des Leins und des Hanfs sind demnach aus Scheiben, die vermutlich durch eine andere Schicht getrennt sind, aufgebaut. Dafür spricht auch eine Angabe von Wiesner für Jute (25). Die Jutefaser konnte er mit seiner Zerstäubungsmethode in Querscheiben zerlegen. Er hat sie abgebildet und macht dazu folgende Angaben: „Eine sehr bemerkenswerte Besonderheit zeigt sich nach Einwirkung von Kalilauge und hierauf folgender Quetschung. Die be-

deutend aufquellende, schon infolge der Karbonisierung stark der Quere nach zerklüftete Faser zerfällt in Querscheiben, wie sich solche durch Querschnitte nicht vollkommener herstellen lassen (Fig. 3 C). Die äußerste Schicht dieser Querscheiben erscheint grobgekörnt.“ Letztere ist wohl die Mittellamelle.

Eine dieser Methode sehr ähnliche, aber generell auf die Pflanzenfasern anwendbare beschreiben M. A. el Kelaney und G. O. Searle, in „the chemical sectioning of plant fibres“ (9). Alle diese Beobachtungen sprechen zugunsten der Auffassung von Max Lüdtke (40), daß die Fasern aus Querscheiben bestehen, die durch Querlamellen voneinander getrennt sind.

An anderen mit Jod imprägnierten Fasern von Flachs und Hanf, wo die Aufspaltung in Querscheiben unterblieben war, konnte mit entsprechenden Vergrößerungen der wabige Aufbau der Verdickungsschichten festgestellt werden,



Abb. 5. Bastfaser des Leins, durch Behandeln mit 70 % Schwefelsäure in Scheiben zerlegt.

wenn sie mit 75 % oder konz. Schwefelsäure behandelt wurden. Wo die Säure an die Faser herantrat, quoll sie stark, und nun wurde die Struktur sichtbar: blaue Kämmerchen mit farbloser Hülle in parallelen radialen Reihen, die gleichsam fortfließen. In einiger Entfernung von diesem Punkte lösten sich die Reihen allmählich in einen blauen voluminösen Niederschlag auf.

1. *Urtica dioica*. Querschnitt durch einen grünen diesjährigen Stengel. Die Bastfasern haben einen großen Querschnitt mit großem Lumen. Auf Zusatz von 75 % Schwefelsäure quellen die Verdickungsschichten soweit, daß ihre Struktur deutlich zu erkennen ist. Von ihnen hebt sich die Innenhaut durch ihr anderes Aussehen scharf ab. Sie ist weiß und glänzend, ob gekörnelt, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Um die Quellung noch zu steigern, wird konz. Schwefelsäure zu dem Präparat hinzugesetzt. Jetzt quillt besonders die Innenhaut und löst sich in Maschen nach innen los, so daß Hohlräume zwischen ihr und den Verdickungsschichten entstehen, woraus einwandfrei hervorgeht, daß die Innenhaut eine selbständige Hülle ist. Bei 800facher Vergrößerung ist die Struktur deutlich zu erkennen: Schichtung mit der Fächerung in den dunklen Schichten.

2. *Tilia parvifolia*. Querschnitt durch die Rinde eines jungen Zweiges. Die Bastfasern haben einen kleinen Querschnitt und sind sehr stark verdickt. Das Lumen ist sehr klein. Ein Präparat wurde mit Jod-Jodkalium gefärbt und mit α Schwefelsäure versetzt. Mit entsprechender Vergrößerung ist die Kammerung in radialen Reihen und die sich daraus ergebende Schichtung deutlich zu sehen.

3. *Sambucus nigra*. Querschnitt durch einen mehrjährigen Stengel. Der Querschnitt der Bastfasern ist verhältnismäßig groß. Nach der Behandlung mit 66 % Säure ist bei 800facher Vergrößerung Schichtung und Kammerung deutlich zu erkennen. Das Lumen der Zellen ist sehr klein; Innenhaut vorhanden.

4. *Spartium scoparium*. Querschnitt durch die Rinde eines mehrjährigen Stengels. Die Bastfasern haben einen kleinen Querschnitt. Das Präparat wurde

mit 75 % Schwefelsäure behandelt. Waren auch die Verhältnisse schwierig zu erkennen, so waren doch mit starker Vergrößerung, etwa 1000facher, Schichtung und Kammerung zu sehen.

5. *Vinca minor*. Isolierte Fasern wurden untersucht. Bei Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure sieht man spiralig verlaufende Linien, die von einem anderen System spiraliger Linien gekreuzt werden. Bei eingehender Untersuchung mit genügend starken Vergrößerungen erkennt man, daß die parallelen hellen Linien miteinander durch senkrechte Linien verbunden sind, daß sie also die dunkle Schicht mit den Kämmerchen begrenzten. Die Verhältnisse waren schon deutlich mit den Trockensystemen zu sehen.

5. Baumwolle

Ein Wattebausch wurde einige Tage in 50 % Schwefelsäure gelegt. Die Haare wurden nicht gelöst. Betrachtet man sie unter dem Mikroskop, so kann man mit den Ölimmersionen eine Schichtung der Wand feststellen, aber nicht mit Sicherheit in den dunklen Schichten die Kammerung. Tränkt man eine kleine Partie der mit 50 % Schwefelsäure behandelten Baumwolle mit Jod-Jodkalium und läßt unter dem Mikroskop 70 % Schwefelsäure einwirken, so färben sich die Haare blau, und zwar beginnt die Färbung von der Seite her, von der die Säure eindringt, und zerfallen in ähnlicher Weise in blaue Querscheiben, wie es für die Leinfaser beschrieben wurde. Daneben fanden sich viele braune Körnchen, die entweder aus dem Zellinhalt oder aus der zerstörten Kutikula und Innenhaut stammten. Wurden diese blauen Scheiben zufällig gequetscht, dann lösten sie sich in einen blauen voluminösen Niederschlag auf, der aus kleinen blauen, von einem weißen Saum umgebenen Kügelchen von 1,25 μ Durchmesser bestand. Wo die Quellung weniger energisch war, unterblieb die Scheibenbildung, dafür löste sich die Faser, wie es schien, in zahlreiche spiralig verlaufende Fibrillen auf, die von einem anderen System von Fibrillen gekreuzt wurden, so daß Rhomben entstanden. Einen Zerfall dieser Fibrillen in Ketten von Kügelchen, was man nach Th. Hartig erwarten sollte (5), habe ich nicht beobachtet.

Auf Zusatz von konz. Schwefelsäure quollen bis dahin unbehandelte Haare von den unteren Enden her und schienen sich in Bündeln von Fibrillen aufzuspalten. Bei näherer Untersuchung stellte sich aber heraus, daß es sich nicht um Fibrillen, also einem Bündel von Fäden handelte, sondern um die geschichtete Wandmasse, die herausquoll. Die vermeintlichen Fibrillen waren die hellen Schichten, zwischen denen die dunklen mit den Kämmerchen lagen. Eine Auflösung dieser Schichten in Kügelchen im Sinne von Hartig war nicht zu beobachten. Dahingegen war wieder der oben erwähnte voluminöse Niederschlag zu sehen. Ich möchte vermuten, daß Hartig dasselbe gesehen hat, was ich hier beschreibe, nur daß er die Verhältnisse nicht ganz richtig erkannt hat, vielleicht weil er nicht mit genügend starker Vergrößerung untersuchte. Bei den oben mit 70 % Schwefelsäure behandelten Zellen „erwähnten Fibrillen“ dürfte es sich um die gleichen Verhältnisse handeln.

Behandelt man im Reagenzglas einen Wattebausch mit 70 % Schwefelsäure, so löst er sich vollständig auf, ohne einen Rückstand zu lassen. Untersucht

man einen Tropfen dieser ziemlich dünnflüssigen Lösung unter dem Mikroskop, so besteht er aus einem voluminösen Niederschlag. Bei 800facher Vergrößerung kann man seine Beschaffenheit deutlich erkennen: runde Gebilde von wechselnder Größe, die auf Zusatz von etwas Chlorzinkjod blau werden, aber von einem farblos bleibenden Saum umschlossen bleiben. Diese Gebilde hängen miteinander zusammen und verzweigen sich gleichsam nach allen Richtungen des Raumes. Vergleicht man diese Beobachtungen mit denen an den mikroskopischen Präparaten, so ist eine Übereinstimmung zwischen den Kügelchen und den Kämmerchen nicht zu verkennen. Die Wände der Kämmerchen entsprechen dem farblosen Saum, ihr Inhalt dem Inhalt der Kügelchen.

Die Untersuchung der sekundären Verdickungsschichten der Parenchymzellen, der Gefäße, Tracheiden, Librifasern, Bastfasern und des Haares der Baumwolle hat ergeben, daß in allen Zellformen eine Innenhaut vorhanden ist, und daß die sekundären Verdickungsschichten ebenso wie die der Endosperm- und Cotyledonarzellen eine wabige oder gekammerte Struktur haben. Ebenso wie dort war es notwendig, die Zellwände zum Quellen zu bringen, um die Struktur sichtbar zu machen. Hierzu eignet sich am besten die Schwefelsäure, wenn sie in verhältnismäßig hoher Konzentration, 66—75 % oder gar als konz. Schwefelsäure benutzt wird. Eine Schädigung der Zellwandsubstanz tritt zunächst nicht ein. Bei langer Einwirkung löst sich allerdings alles bis auf die Mittel lamelle auf; denn auch die sehr widerstandsfähige Innenhaut wird schließlich zerstört. Diese Zerstörung schreitet so langsam fort, daß der ganze Vorgang unter dem Mikroskop verfolgt werden kann. Im allgemeinen vollzieht sich der Quellvorgang folgendermaßen. Er beginnt damit, daß die gequollene Masse den Zellraum ausfüllt, wobei eine Schichtung sichtbar wird, wenn sie nicht schon vorher sichtbar war. Die Schichten verlaufen konzentrisch zum äußeren oder inneren Umriß der Zelle und bestehen aus dunklen und hellen Schichten. Bei weiterer Aufhellung erkennt man in den dunklen Schichten die durch kleine radiale Wände getrennten Waben oder Kämmerchen, deren tangentialen Wände die hellen Schichten sind. Bei fortschreitender Quellung tritt die gequollene Masse aus dem Zellquerschnitt heraus, und die Kämmerchen erscheinen nun in radialen Reihen angeordnet, die unmittelbar aneinanderschließen. Meistens stoßen in einem Punkt 4 Kämmerchen zusammen. War vor Einwirkung der Schwefelsäure Jod zum Präparat zugesetzt worden, dann färbte sich der Kern der Kämmerchen blau, während die Umrahmung ungefärbt blieb; er besteht demnach aus Cellulose und ist von einem chemisch anderen Stoff umgeben, über dessen Natur sich nichts aussagen läßt. Allmählich löst sich die Ordnung der Kämmerchen auf, und sie gehen unter Abrundung in einen voluminösen Niederschlag über, der aus blauen Kügelchen mit heller Hülle besteht. Die blau gefärbten Teile entsprechen der Cellulose der Kämmerchen, ihre helle Hülle der Wand derselben.

Die Strukturverhältnisse der aus Cellulose bestehenden Verdickungsschichten sind dieselben wie die der Verdickungsschichten der Endospermzellen¹⁾.

¹⁾ Diese Strukturverhältnisse sind schon von anderen Forschern gesehen, besonders von Strasburger (32) beachtet, wenn auch nicht in ihrer vollen Bedeutung erkannt worden.

Ergebnisse

Da in allen untersuchten Fällen, in sehr verschiedenen Zellformen, das Vorhandensein einer Innenhaut nachzuweisen ist, darf angenommen werden, daß in allen Zellen, wenigstens in denen, wo sekundäre Verdickungsschichten auftreten, eine Innenhaut vorhanden ist. Bei der hohen Bedeutung der Innenhaut für die Bildung der sekundären Verdickungsschichten dürfte es angezeigt sein, zusammenzufassen, was wir auf Grund der Angaben in der Literatur und meiner eigenen Feststellungen über Beschaffenheit und Natur der Innenhaut wissen.

Die Angaben über die Innenhaut in der Literatur sind spärlich. Nach Th. Hartig (6) und Sanio (17) soll sie im allgemeinen eine dünne zarte Haut sein. Freilich hat Sanio auch Fälle beschrieben, wo sie dick und geschichtet war, doch hat er später diese Angaben als irrig widerrufen (18). Es lag hier eine Verwechslung mit einem Teil der Verdickungsschichten vor. Sanio gibt ferner an, daß die Innenhaut der Libriformfasern verholzt sei (30, S. 82). Pfurtscheller (16) gelang es mit Hilfe von konz. Schwefelsäure aus den Holzmarkstrahlzellen die Innenhaut zu isolieren, was auf eine große Widerstandskraft gegen Schwefelsäure schließen läßt. Aus diesen Angaben ist nicht zu ersehen, aus welchem Stoff die Innenhaut besteht, und leider haben auch meine Untersuchungen das nicht ermitteln können. Da bei verschiedenen Pflanzen die

Auf S. 574 erwähnt er, „daß in geschichteten Zellhäuten die dünneren, schwächer lichtbrechenden Lamellen oft nachweislich aus radial gestellten Stäbchen bestehen“. Er bezeichnet diese Schichten als „Stäbchenschicht“. Mit seinen Stäbchenschichten identifiziert er die Stäbchenschicht in der Exine von Pollenkörnern, die eingehend von H. Fischer beschrieben und abgebildet ist (33). Die dichten Lamellen der geschichteten Zellwände bestehen nach Strasburger nicht aus solchen stäbchenförmigen Elementen. „Der Nachweis, daß die schwächer lichtbrechenden dünnen Schichten in geschichteten Zellhäuten Stäbchen besitzen, ist in manchen Fällen sicher zu führen.“ „Die Körnchenreihen, die Mikosch (13) auf Querschnitten durch Sklerenchymfasern von *Apocynum Venetum* nach Schwefelsäurebehandlung zwischen den breiteren Schichten abgebildet hat, decken sich mit den von mir geschilderten, aus Stäbchen aufgebauten Lamellen.“ Die Stäbchenschicht ist eine Schicht von kleinen Kammern. Auch Correns (34) hat in den Bastfasern von *Apocynum andraeseifolium* in bestimmter Richtung eine Kammerung festgestellt, die er aber anders deutet. An den Markzellen von *Clematis Vitalba* konnte Strasburger auf Querschnitten, wenn sie sehr zart waren, oft den stäbchenförmigen Aufbau der Stäbchenschicht deutlich erkennen. Er beobachtete allerdings mit sehr starken Vergrößerungen, bis 1600facher. Die Stäbchen können auch von ungleicher Länge sein; daß sich die Stäbchenschichten bei der Quellung wie zusammenhängende Häutchen verhalten, „dürfte wohl durch Einlagerung bestimmter Substanzen zwischen ihre Stäbchen veranlaßt sein“. Noch eine Bemerkung von Strasburger möge hier Platz finden: „Correns, der Sklerenchymfasern nach dem His-Recklinghausenschen Verfahren mit 2 % Silbernitratlösung imbibierte und dann mit 0,75 % Kochsalzlösung behandelte, fand, daß die dünneren dunklen Linien, welche die dickeren, hellen in der Streifung und auch in der Schichtung der Membran trennen, mehr Silbersalz aufnehmen. Sie zeichneten sich in der heller oder dunkler gelbbraunen Membran als schwarze Linien ab, welche sich bei sehr starker Vergrößerung in Punktreihen auflösten. Diese Übereinstimmung der Punktreihen in der Schichtung und Streifung macht es mir wahrscheinlich, daß auch die dunklen Streifen der Streifung Stäbchenreihen sind und der Silberniederschlag die Räume zwischen diesen Stäbchen füllt“ (S. 569). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Strasburgersehen Stäbchenschichten identisch sind mit meinen Schichten von Kämmerchen.

Innenhaut auf die verschiedenen Reagentien sehr ungleich reagiert, wird man der Ansicht zuneigen, daß die Innenhaut eine sehr verschiedene Zusammensetzung haben kann. Man kann nicht einmal entscheiden, ob sie anorganischer oder organischer Natur ist. Es liegt nahe, das Verhalten der Innenhaut gegen organische Farbstoffe auf organische Natur zu deuten. Wie verschiedenartig sie sich gegen diese Farbstoffe verhalten kann, geht aus folgender Zusammenstellung hervor. Es färben sich mit

Kongorot	<i>Iris, Asparagus, Tropaeolum, Impatiens, Cyclamen, Ornithogalum, Strychnos nux vomica</i> (nach Gilson), <i>Populus nigra</i> .
Anilinblau	<i>Asparagus, Lupinus, Tropaeolum, Impatiens, Cyclamen</i> .
Methylenblau	<i>Iris, Phoenix, Tropaeolum, Cyclamen</i> .
Fuchsin	<i>Tropaeolum</i> .
Safranin	<i>Coffea, Impatiens</i> .
Hämatoxylin	<i>Tropaeolum, Quercus pedunculata, Populus nigra</i> .

Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß sich auch anorganische Verbindungen mit organischen Farbstoffen färben können. Ich erinnere an die Untersuchungen von Kny über die Bildung von Kristallen von oxalsaurem Kalk, wo sich die Kristalle gefärbt aus den mit organischen Farbstoffen versetzten Lösungen niederschlugen (10). Ich selbst fand, daß sich die Hüllen der Sphärite von Kadmiumhydroxyd mit Anilinblau färbten (23). Da Werner (31) für die Cystolithen der Urticales angibt, daß ihre Hülle aus Kieselsäure bestände, habe ich geprüft, ob nicht auch die Innenhaut eine Kieselsäuremembran sein könnte. Die Prüfung mit der Küsterschen Probe auf Kieselsäure fiel jedoch negativ aus. Die Innenhaut erscheint ebenso wie die Mittellamelle wie ein stark glänzender weißer Saum, wodurch sich die Probe sehr gut zum Nachweis der Innenhaut eignet. Auf die Jodpräparate reagiert nach meinen Erfahrungen die Innenhaut nicht, was schon Sanio gegenüber Th. Hartig feststellte, der behauptet hatte, daß sie sich blau färbt. Allerdings gibt Gilson (4) an, daß sich die Innenhaut der Endospermzellen von *Phytelephas macrocarpa* und *Strychnos nux vomina* mit Chlorzinkjod blau färbte. Daß die Innenhaut gegenüber Schwefelsäure sehr, wenn auch nicht absolut widerstandsfähig ist, wurde schon erwähnt. Auch von Kalilauge wird die Innenhaut nicht zerstört, tritt sogar deutlicher hervor, besonders, wenn noch Glyzerin hinzugesetzt wird. Mit Rutheniumrot färbte sich die Innenhaut bei *Tropaeolum* und *Impatiens*. Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß unsere Kenntnis von der Innenhaut noch sehr lückenhaft ist.

Wenn es auch nicht eine besondere Eigentümlichkeit der Innenhaut ist, so wirft es doch ein sehr bezeichnendes Licht auf ihre Bedeutung, daß sich die Bildung einer Innenhaut in einer Zelle mehrmals wiederholen kann, was ich an einigen Beispielen zeigen werde.

Daß Strasburger (20) so großes Gewicht auf die Verhältnisse der stark verdickten Markzellen von *Clematis vitalba* legt, veranlaßte mich, auch meinerseits diese Zellen zu untersuchen. Zwar hatte ich kein so altes Material wie er, aber ich erwartete, die von ihm geschilderten Verhältnisse auch schon an jüngeren Stengelteilen zu finden. An dem mir zur Verfügung stehenden Sproß untersuchte ich zunächst etwa das zwanzigste Internodium, von der Spitze aus ge-

rechnet. Da ich nur bezweckte nachzuweisen, daß auch hier die Verdickungsschichten wabigen Bau haben, behandelte ich die Schnitte, um ein angemessenes Quellen zu erzielen, sofort mit konzentrierter Schwefelsäure. Hierbei erwies sich aber die Verdickung als nicht homogen, sondern bestand aus vier durch andere Schichten getrennte Ablagerungen. Unsere Abb. 2, Fig. 6 gibt eine derartige Zelle wieder. Die konzentrischen schwarzen Linien sind die trennenden Schichten, die, nach dem Aussehen zu urteilen, die gleiche Beschaffenheit haben wie die Innenhaut. Diese Beobachtungen scheinen mir darauf hinzudeuten, daß die verschiedenen Ablagerungen zu verschiedenen Zeiten, in verschiedenen Entwicklungsstadien des Stengels gebildet werden. Es konnte erwartet werden, daß verschieden alte Internodien eine verschiedene Anzahl von Ablagerungen aufweisen würden. Es wurde zunächst ein jüngeres Internodium, in dem die Membran schon verdickt war, untersucht. Hier war nur eine Ablagerung vorhanden, begrenzt von der Innenhaut. Die Untersuchung eines mittleren, etwa des zehnten Internodiums, zeigte zwei solche Ablagerungen, die durch eine Innenhaut getrennt waren. Es entstehen also diese Ablagerungen zu sehr verschiedenen Zeiten, und jede Ablagerung ist an eine Innenhaut gebunden. Es hört demnach unter bestimmten Umständen, die nicht erkennbar sind, das Dickenwachstum der Membran auf. Eine Wiederaufnahme desselben ist mit Bildung einer neuen Innenhaut verbunden. In den gequollenen Verdickungsschichten ist Schichtung mit der Kammerung in allen Fällen in den Ablagerungen zwischen den Innenhäuten deutlich schon mit den Trockensystemen zu sehen. Es ist dies ein zwar sehr charakteristisches, aber nicht das einzige Beispiel für wiederholte Innenhautbildung. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich in den Bastfasern von *Clematis*. Sie sind, auf Querschnitten untersucht, geschichtet, und diese Schichtung tritt besonders deutlich bei Einwirkung von konz. Schwefelsäure hervor, hierbei zeigt sich aber, daß die Verdickungsschichten aus zwei durch eine Haut getrennte Ablagerungen bestehen. Jede Ablagerung enthielt ca. 5 Schichten oder richtiger Schichtenpaare, von denen jedes etwa $1,25 \mu$ breit war. In den dunklen Schichten war die Kammerung schon bei 500facher Vergrößerung deutlich zu sehen. Auf Zusatz von Jod-Jodkalium färbten sich die Bastfasern im Säurepräparat nicht blau, sondern gelb. Die wabige Struktur war aber in diesem Präparat sehr schön zu sehen. Auch in den Bastfasern von *Populus nigra* und *Nerium Oleander* schienen mir die Verdickungsschichten aus zwei Ablagerungen zu bestehen, doch ist es mir nicht gelungen, die trennende Wand mit Sicherheit nachzuweisen. Bei Einwirkung von konz. Schwefelsäure trat bei *Populus* in beiden aus Cellulose bestehenden Ablagerungen die Schichtung hervor. Mit 800facher Vergrößerung konnte man die rechteckigen, in tangentialer Richtung gestreckten Kämmerchen deutlich sehen. Bei *Nerium Oleander* quollen die Verdickungsschichten schon bei 70 % Schwefelsäure genügend, so daß die gekammerte Struktur in beiden Ablagerungen zu erkennen war. Ähnliche Verhältnisse wie bei den Markzellen von *Clematis* sind auch bei denen von *Spartium scoparium* zu beobachten. Die den Gefäßbündeln genäherten sind dickwandig. Die Verdickungsschichten quollen bei Zusatz von konz. Schwefelsäure stark und lassen dann mehrere durch weiße, an die Innenhaut erinnernde Häute getrennte Ablagerungen erkennen. Es kamen zwei oder drei Ablagerungen

mit entsprechenden Trennungsschichten vor. Sehr wahrscheinlich kommt eine wiederholte Innenhautbildung auch in den Libriformzellen von *Populus nigra* vor. Ich verweise auf meine auf S. 223 mitgeteilten Beobachtungen. Ich möchte annehmen, daß die wiederholte Innenhautbildung gar nicht so sehr selten ist. Für diese Ansicht sprechen nicht nur meine eigenen Beobachtungen, sondern auch Angaben in der Literatur. So hat Th. Hartig (6) einen sehr interessanten Fall beschrieben und abgebildet von den Bastzellen eines Palisanderholzes (wahrscheinlich von einer Palme herrührend). Die sekundären Schichten bestehen aus vier Ablagerungen (Formationen), die durch Häute gleich der Innenhaut getrennt sind. Die einzelnen Ablagerungen sind geschichtet. Jede trennende Haut soll aus zwei Schichten bestehen, von denen die eine die äußere Ablagerung von der Innenseite, die innere Ablagerung von der Außenseite bekleidet. Diese beiden Schichten stehen nach Hartig in Verbindung miteinander. Demnach wären die Verdickungsschichten allseitig von einer Hülle umgeben wie die Stärkekörner.

Ein weiterer hierher gehöriger Fall scheint mir folgender zu sein. De Bary bildet auf S. 134 seiner „Vergleichenden Anatomie“ eine Steinzeile aus der Wurzelknolle von *Dahlia variabilis* ab, deren sekundäre Verdickungsschichten aus zwei angeblich durch einen Spalt getrennte Schichten bestehen. Es wäre zu prüfen, ob dieser angebliche Spalt nicht eine Haut ist. Auch Sanio (18) gallertig-knorpelige Verdickungsschicht in den Libriformfasern vieler Hölzer und in den Bastfasern einiger Pflanzen scheint mir zu dieser Kategorie von Erscheinungen zu gehören. Ich vermute, daß sie von den vorausgehenden Schichten durch eine Haut getrennt ist. Ich hätte das gerne geprüft, doch konnte ich bisher kein passendes Material finden. Das Vorkommen dieser gallertig-knorpeligen Massen soll nach Sanio außerordentlich unregelmäßig sein. In meiner Auffassung werde ich durch Angaben von Sanio bestärkt. Zunächst soll sich diese Schicht sehr leicht von den vorausgehenden Verdickungsschichten lösen und sich dann als lose, unregelmäßig gefaltete Membran im Zellumen finden. Ursprünglich hat Sanio diese Schicht als tertiäre Membran (Innenhaut) bezeichnet, diese Auffassung aber aufgegeben, als er bei *Sophora japonica* feststellte, daß sich die Innenhaut zwischen den verholzten sekundären Verdickungsschichten und der innersten gallertartigen Schicht befand. Es ist zu erwarten, daß diese letztere Schicht auf der Innenseite auch von einer Haut überzogen ist. Aus neuerer Zeit kann noch eine Angabe von Tobler für die Bastfasern von *Ginkgo biloba* und von *Ephedra vulgaris* und *altissima* angeführt werden (21). Die sekundären Verdickungsschichten bestehen aus zwei Ablagerungen, die durch eine Haut getrennt sind. Diese färbt sich mit Chlorzinkjod gelb, während die Verdickungsschichten blau werden. Tobler hat ferner beobachtet, daß sich die innere Schicht ungewöhnlich häufig von der äußeren löst, und er erinnert dabei an seine Untersuchungen über die Bastfasern in den Kartoffelstengeln (22), die mit schwefelsaurer Kalimagnesia gedüngt worden waren, wo vollständige oder teilweise Loslösung der Verdickungsschichten die Regel war.

Ähnlich wie Sanio und Tobler habe auch ich die teilweise oder völlige Loslösung der Verdickungsschichten in manchen Fällen beobachtet. In der Abb. 2, Fig. 2—4, führe ich dafür Zellen aus den Tracheiden von *Pinus silvestris*

vor. Die Innenhaut ist überall deutlich zu sehen, es konnte aber nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob die abgelösten Partien auch auf der Außenseite von einer besonderen Haut überzogen waren. In Fig. 1 liegt ein Fall vor, wo die Verdickungsschicht nur einen Teil des Umfanges der Zelle einnimmt. Würde die kahle Stelle noch nachträglich verdickt worden sein, so würden wir eine geschlossene Verdickungsschicht erhalten haben, die von radialen Strängen durchzogen wäre, ein ähnliches Bild wie die in Fig. 5 (Abb. 2) abgebildeten Querschnitte von Librifasern von *Alnus glutinosa*. In diesen Zellen sind die Verdickungsschichten durch einen bzw. mehrere Stränge radial durchsetzt, die aussehen wie die Innenhaut, und die ich auch für Innenhaut halte. Um Tüpfel dreht es sich nicht. Meiner Ansicht nach erklären sich diese Figuren so, daß die Verdickungsschichten stückweise entstanden sind, etwa in der Reihenfolge 1, 2, 3, 4 in der einen Zelle. Zu solcher Annahme ist man berechtigt, wenn man in der Fig. 1 sieht, daß die Ablagerung der Verdickungsschichten unvollständig sein kann.

Die wiederholte Bildung einer Innenhaut in einer Zelle ist geeignet, auch andere Erscheinungen, die keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Membranwachstum haben, verständlich zu machen. Schimpers (19) Angriff auf die Nägelische Intussusceptionstheorie der Stärkekörner gründete sich auf die Beobachtung, daß in Lösung begriffene Stärkekörner sich wieder von neuem mit Stärkeschichten umgaben, was seiner Meinung nach nach jener Theorie unerklärbar war. Man wird annehmen dürfen, daß die Bedingungen zur Bildung einer neuen Hülle gegeben waren, innerhalb der nun wieder normal Stärke entstehen konnte. Zur Stütze dieser Auffassung läßt sich eine Beobachtung von A. Zimmermann (27) heranziehen. Er hat in den Blättern einer unbestimmten Art von *Cyperus* Sphärite von Calciumphosphat gefunden, die eine Hülle hatten und in ihrem Innern eine von einer besonderen Hülle umgebene Druse von oxalsaurem Kalk enthielten. Diese kann nur so in den Sphäriten gekommen sein, daß sie beim Zusammentreffen der beiden reagierenden Lösungen eingeschlossen wurde. Analog müssen wir uns die Schimperschen Stärkekörner entstanden denken.

Da die Innenhaut in allen Zellen auftritt, wo sekundäre Verdickungsschichten gebildet werden, und diese Innenhaut sehr zeitig auftritt, so entstehen die Verdickungsschichten innerhalb derselben aus einer wässerigen Lösung, die durch sie hindurch eindringt. Wir haben es also mit Intussusceptionswachstum zu tun. Die an den Verdickungsschichten festgestellte Struktur weist darauf hin, daß sie aus einem Niederschlag hervorgehen.

Ich habe zeigen können, daß bei der Bildung anorganischer Niederschläge in vielen Fällen nicht Kristalle, sondern kugelige Gebilde von wechselnder Größe auftreten, die ich als Sphärite bezeichnet habe. Sie haben eine Hülle, eine Niederschlagsmembran, innerhalb der der eigentliche Niederschlag, der wieder aus kleinen Sphäriten besteht, auftritt. An größeren Sphäriten kann man diese Verhältnisse verfolgen (23). Durch Bildung der Niederschlagsmembran wird zunächst die eine Substanz von der anderen abgeschlossen. Indem nun die äußere tropfenweise durch die Membran eindringt, wird sie von der eingeschlossenen Substanz tropfenweise gefällt. Die entstehenden kleinen Sphärite

legen sich aneinander und flachen sich unter dem herrschenden Druck gegeneinander ab, so daß kubische oder ähnlich gestaltete Körper entstehen, die sich in Reihen und Schichten anordnen. Daher sind die Sphärite der Niederschläge geschichtet und wabig. Daß auch organische Verbindungen Niederschlagsmembranen und mithin auch Niederschläge wie die anorganischen Verbindungen bilden, ist bekannt, ich brauche nur auf die Niederschlagsmembran von gerbsaurem Leim hinzuweisen, die Pfeffer als besonders geeignet zum Studium der Niederschlagsmembranen in der ersten Auflage seines Handbuches der Pflanzenphysiologie hervorhebt. Solchen Niederschlägen schließen sich die Stärkekörner an, von denen ich an anderer Stelle ausgeführt habe, daß sie Sphärite sind (24). Vermutlich ist dieser Bildungsmodus vielfach in der organischen Welt anzutreffen. Es ist dann wohl auch nicht mehr sehr überraschend, wenn die Untersuchung ergibt, daß die Membranstoffe Cellulose, Reservecellulose, Hemicellulosen, Amyloid, Pektinstoffe u. a. m. auch durch einen derartigen Niederschlag entstehen.

Wenn die sekundären Verdickungsschichten aus einem Niederschlage hervorgehen, so setzt das voraus, daß sich die eine Komponente innerhalb, die andere außerhalb der Innenhaut befindet. Wie jene hinter die Innenhaut gelangt, bleibt zunächst Geheimnis. Hierüber lassen sich nur Vermutungen aussprechen. Nehmen wir an, daß die Verdickungsschichten nach Art eines Sphärits entstehen und die Innenhaut eine typische Niederschlagsmembran ist, so müssen wir uns den Vorgang etwa folgendermaßen vorstellen. Im Protoplasma in der Nähe der primären Membran wird die eine Komponente in Gesellschaft des einen Membranogens gebildet, während die andere in Gesellschaft des anderen Membranogens im Innern des Protoplasmas entsteht. Wenn diese letzteren Verbindungen nach dem Rand des Protoplasmas diffundieren, so muß zunächst beim Zusammentreffen der Lösungen die Niederschlagsmembran, die Innenhaut, gebildet werden, wobei sie die eine Niederschlagskomponente gegenüber der anderen abschließt. Auf diese Weise würde jene hinter die Innenhaut gelangen und hier zunächst als kleiner Vorrat liegenbleiben, der nun die eindringende Lösung bis zur Erschöpfung fällt. Wir müssen uns dann weiter vorstellen, daß an den Tüpfeln die Membranogene der Innenhaut zugegen sind, aber eine der beiden Membrankomponenten fehlt oder nur in sehr geringer Menge vorhanden ist, so daß die Verdickungsschicht ausbleibt oder sehr gering ist, wie ich es für *Iris* beobachtet habe. Tüpfel sind nicht die unverdickt gebliebenen Stellen in der Membran, sondern sind Stellen, die unverdickt bleiben, um den regelmäßigen Verkehr zwischen benachbarten Zellen zu ermöglichen.

Infolge des Wachstums der Verdickungsschichten muß auch die Innenhaut an Umfang zunehmen. Ihr Wachstum wird man am leichtesten verstehen, wenn man annimmt, daß sie eine Niederschlagsmembran ist. Durch den Druck des entstehenden Niederschlages wird sie dauernd gedehnt und wächst wie eine Ferrocyankupfermembran, wenn die erforderlichen Membranogene vorhanden sind.

Aus den Tropfen des Niederschlages innerhalb der Innenhaut gehen kubische, parallelepipedische, gelegentlich auch rhomboidische Gebilde hervor, die im allgemeinen in tangentialen Schichten und radialen, lückenlos aneinanderschließenden, von der primären Membran zur Innenhaut verlaufenden Reihen

angeordnet sind. Sie haben eine Hülle und einen Inhalt, einen Kern. Ich habe sie vielfach als Waben bezeichnet, doch scheint mir die Bezeichnung als Kämmerchen besser, weil das mehr den Eindruck wiedergibt, den sie machen, doch ist auch diese Bezeichnung nicht ganz befriedigend. Tatsächlich handelt es sich um einen festen, von einer Hülle umgebenen Block. Welche Beschaffenheit dieser Block hat, ist nicht zu entscheiden. Es steht nichts im Wege anzunehmen, daß es ein Kristall oder ein Bündel von Kriställchen ist. Die Hülle ist kein Einwand dagegen, da behütete Kristalle vorkommen (23, S. 84). Die von mir ermittelte Struktur der sekundären Verdickungsschichten würde dann in gutem Einklang stehen mit der durch die Polarisationsverhältnisse ermittelte kristallinische Natur der Membranen. Die Waben oder Kämmerchen haben im gequollenen Zustande im allgemeinen einen Durchmesser von 1—1,25 μ ; gelegentlich werden etwas größere Werte beobachtet.

Die sekundären Verdickungsschichten haben die gleiche Struktur wie die Stärkeköerner.

Für die hier entwickelte Auffassung, daß die Kämmerchen aus Tropfen hervorgehen, spricht auch die Beobachtung, daß unter Einwirkung der Schwefelsäure ihr Gefüge gelockert wird und sie in einen aus Kügelchen bestehenden Niederschlag übergehen. Die aus Cellulose bestehenden Membranen — die aus anderen Materialien bestehenden Membranen wurden daraufhin nicht eingehend untersucht — verhalten sich in dieser Hinsicht ebenso wie die Stärkeköerner (24), bei denen auch das Auftreten solcher voluminöser Niederschläge unter Einwirkung verdünnter Schwefelsäure beobachtet wurde.

Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die gleiche Struktur, die hier für die sekundären Verdickungsschichten geschildert wurde, auch dem Skelett der Cystolithen zukommt. Eine Abhandlung darüber von mir ist im Druck und wird im „Protoplasma“ erscheinen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Fitting in Bonn meinen verbindlichsten Dank für freundliche Unterstützung mit Untersuchungsmaterial auszusprechen.

Literatur

1. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
2. Th. Elfert, Über die Auflösungsweise der sekundären Zellmembranen der Samen bei ihrer Keimung. Bibliotheka botanica, Heft 30, 1894.
3. A. Frey-Wyssling, Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und Tiere, 32. Bd.
4. Gilson, La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. La Cellule, T. IX, 1893.
5. Th. Hartig, Untersuchungen über den Bestand und die Wirkungen der explosiven Baumwolle mit besonderer Berücksichtigung des mikroskopischen Nachweises vor, während und nach der Explosion. Braunschweig 1847.
6. —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenzelle. Bot. Ztg., 1855.
7. —, Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims, dessen Stoffbildung während des Vorganges des Reifens und des Keimens. Leipzig 1858.

8. V. Jungers, Recherches sur les plasmodemes chez les végétaux. La Cellule, T. XL, 1930/31.
9. M. A. el Kelaney and G. O. Searle, The chemical sectioning of fibers. Proc. Royal Society of London, Series B, Vol. CVI, 1930, S. 357.
10. Kny, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1885.
11. Max Lüdtkke, Annalen der Chemie, 456, S. 204, 1927.
12. —, Das Hautsystem der pflanzlichen Zellmembran und seine Bedeutung für technische und biologische Probleme. Technologie und Chemie der Papier- und Zellstoff-Fabrikation. Wochenblatt für Papierfabrikation, 30. Jahrg., Nr. 5, 1933.
13. C. Mikosch, Über die Membran der Bastzellen von *Apocynum Venetum* L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. IX, 1891.
14. H. Nadelmann, Über die Schleimendosperme der Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 21, 1890.
15. C. Nägeli, Über den inneren Bau vegetabilischer Zellmembranen. Sitzber. d. bayer. Akad. d. Wiss. 1864, Bd. I und II.
16. P. Pfurtscheller, Über die Innenhaut der Pflanzenzelle nebst Bemerkungen über offene Communication zwischen den Zellen. 9. Jahresber. über das k. k. Franz-Joseph-Gymnasium in Wien, 1883.
17. C. Sanio, Einige Bemerkungen über den Bau des Holzes. Bot. Ztg. 1860.
18. —, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg., 1863.
19. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. Bot. Ztg., 1881.
20. Ed. Strasburger, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
21. F. Tobler, Beobachtungen über den Bau einiger Bastfasern, I und II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 56, S. 230, 1938.
22. —, Weitere Beobachtungen über die Wirkung einzelner Stoffe und den Bau der Bastfasern. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 78, S. 304, 1933.
23. A. Wieler, Über Sphärite. Koll. Z., Heft I, 1935.
24. —, Die Sphäritnatur der Stärkekörner und einiger anorganischer Verbindungen. Protoplasma, 31. Bd., 1938.
25. Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitz. ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Abt. I, Bd. 93, 1886.
26. C. van Wisselingh, Die Zellmembran. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. X, III/2, Lief. II (I, I C).
27. A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. 1. Bd. Tübingen 1893. Über Calciumphosphat in der lebenden Zelle.
28. E. Küster, Die anatomischen Charaktere der Chrysobalaneen, insbesondere die Kieselablagerungen. Bot. C., 69. Bd., 1897.
29. R. Reiß, Über die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. Diss. Erlangen 1889.
30. C. Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). Jahrb. f. wiss. Bot., 9. Bd., 1873/74.
31. G. Werner, Haar- und Cystolithenscheiben im Blattgewebe bei *Urticales*, bei *Bryonia* und *Zexamenia longipetiolata*. Österreich. Bot. Zeitschr., Bd. 80, 1931.
32. E. Strasburger, Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31, 1898.
33. Hugo Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau 1890.
34. C. Correns, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 23, 1891.