SCHENCK, H.

Untersuchungen über die bildung von
centrifugalen wandverdickungen an pflanzen-
haaren und epidermen.

1884.

QK
731
S324
1884
Bot.

81

5- 731
5324
1884
Bot

Untersuchungen

über die Bildung von

centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

bei

der hohen philosophischen Facultät

der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

eingereicht und mit den beigefügten Thesen vertheidigt

am 27. Juni 1884, 12 Uhr

von

Heinrich Schenck

aus Siegen.

Opponenten:

Dr. W. Schimper, Privatdocent.

Dr. Fr. Johow, Assistent am bot. Institut.

Aug. Brauer, cand. zool.

Bonn, 1884.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi.

581.4781
.S32

Seinen lieben Eltern

aus Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser.

Die mikroskopische Forschung der letzten Jahre hat unsere Vorstellungen über die feinere Structur der Pflanzenzelle und ihrer Bestandtheile wesentlich erweitert und berichtigt; sie hat uns den complicirten Aufbau des Zellkerns und die noch complicirteren Gestaltungsvorgänge bei der Theilung derselben kennen gelehrt, sie hat uns vertraut gemacht mit den verschiedenen Formen und Functionen und der Vermehrung der Farbstoffträger, ferner mit den Stärkekörnern bezüglich deren Entstehung und Wachsthum. Aber auch die Zellwandung ist in Angriff genommen, und der bisher gültigen Nägeli'schen Intussusceptionstheorie vom Wachsthum der Zellhäute eine andere, die mehr auf beobachtete Thatsachen aufgebaute Appositionstheorie gegenübergestellt worden. Diese letztere Theorie ist ausführlich begründet durch Schmitz¹⁾ und durch Strasburger²⁾, nachdem schon vorher Schimper³⁾ das Wachsthum der Stärkekörner, welches nach Nägeli ebenfalls durch Intussusception geschehen sollte, als einen Appositionsvorgang in den Stärkebildnern erkannt hatte. Die Intussusceptionstheorie erklärt das Wachsthum der Zellwandung sowohl in die Dicke als in die Fläche durch die Annahme, dass die im Plasma gebildeten neuen Cellulosemicellen zwischen die schon vorhandenen eindringen, dass Schichtung und Streifung durch nachträgliche Umlagerung und Differenzirung des Wassergehalts zu Stande kommen.

¹⁾ Schmitz: Sitzungsberichte der niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn 6. Dec. 1880.

²⁾ Strasburger: „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute.“ Jena 1882.

³⁾ Schimper: Bot. Ztg. 1880.

Die Appositionstheorie, gestützt auf thatsächliche Beobachtungen, fasst dagegen den Vorgang des Dickenwachsthum auf als eine Anlagerung neuer von dem Plasmawandschlauch gebildeter Lamellen und Schichten an die zuerst entstandenen; das Flächenwachsthum aber soll nach ihr auf Dehnung der vorhandenen Schichten durch den Turgor der Zelle und auf Verschmelzung der neuen Lamellen mit den gedehnten beruhen.

Es ist nun ohne Weiteres einleuchtend, dass die Untersuchung gerade solcher Wandverdickungen für die Entscheidung zu Gunsten der einen oder der anderen Theorie von grossem Belang ist, welche im Sinne der Nägeli'schen Ansicht durch centrifugales Dickenwachsthum der Membranen entstehen sollen, also aller Vorsprünge, welche sich auf der Aussenfläche von freien Zellwandungen, von Epidermiszellen, Haarzellen, Pollenkörnern, Sporen, einzelligen Algen (bes. Desmidiaceen) etc. in den mannichfaltigsten Formen erheben.

Für die Stachel- und Höckergebilde auf den Pollenkörnern hat nun Strasburger in seinem citirten Werk¹⁾ zweifellos constatirt, dass sie von dem Plasma der Tapetenzellen als Perinium der glatten primären Pollenkornwandung aufgelagert, also apponirt werden. In gleicher Weise werden der glatten primären Wandung der Sporen von Equisetum von dem sich umwandelnden Plasma der aufgelösten Tapetenzellen die körnige Mittelschicht und die Elaterenbänder aufgelagert. Die Sporen von Marsilia und Salvinia erhalten ebenfalls ihr Epispor von dem Tapetenzellenplasma aufgesetzt und es dürfte, nach den Untersuchungen Strasburgers zu schliessen, fast gewiss sein, dass in allen Sporangien und den ihnen homologen Pollenfächern der Gefässkryptogamen resp. der Phanerogamen die äussere Haut der Sporen- resp. Pollenkörner mit ihren mannichfachen Hervorragungen als eine vom Plasma der Tapetenzellen gebildete Auflagerung entsteht.

Die Sporen der Pilze zeigen auf ihrer Aussenfläche ebenfalls häufig Protuberanzen. Für diejenigen der Perono-

¹⁾ l. c. pg. 86 ff.

sporeen geht aus De Bary's Untersuchungen ¹⁾ hervor, dass ihr Epispor als Auflagerung aus dem Epiplasma entsteht. Dagegen bedürfen die Sporen der übrigen Pilze (Zygomyceten bes.) bezüglich ihrer Höckerbildungen auf der Aussen-seite noch genauerer Untersuchungen.

Bei den Desmidiaceen begegnet uns eine ganze Reihe von massiven Höckerchen, Zähnchen, Dornen, deren Entstehung und Wachsthum ohne Weiteres nicht mit der Appositionstheorie sich in Einklang bringen lässt. Zwar gibt De Bary in seinem Werke über die Conjugaten (1858) an, dass die Dornen der Zygosporen als hohle Ausstülpungen der Membran entstehen, welche erst allmählig ausgefüllt und solid werden. Dies gilt aber, wie Hofmeister²⁾ richtig bemerkt, nur für die erste Anlegung der einfachen Dornen, nicht für ihre spätere Ausbildung und für ihre Auszweigung an den Enden. „Die kleinen, warzenförmigen Hervorragungen der Aussenfläche (von *Cosmarium Botrytis*, *Euastrum verrucosum* z. B.) oder die soliden Dornen der Ecken der grösseren Lappen der Zellen (wie sie z. B. bei *Micrasterias rotata*, *Xanthidium aculeatum* und *armatum* sich finden) entstehen später durch örtliche centrifugale Verdickung der Haut. Ihre Hauptmasse ist Cellulose; sie sind, gleich den nicht verdickten Stellen der Haut, von einer nur äusserst dünnen Cuticula überzogen. Das Nämliche gilt von den Enden und Verzweigungen der Dornen der Zygosporen der *Cosmarien* und *Staurastron*, welche Fortsetzungen der äussersten, aus Cellulose bestehenden Membran derselben sind.“ Diese Angaben stehen im Widerspruch zur Appositionstheorie. Indessen ist Prof. Schmitz, welcher demnächst seine Untersuchungen über diese Bildungen veröffentlichen wird, zur Ueberzeugung gelangt, dass auch für diese complicirten Fälle ein Wachsthum durch Apposition, freilich modificirt und sehr verwickelter Natur, angenommen werden kann.

In die Kategorie der centrifugalen Wandverdickungen sind ferner die höchst eigenthümlichen, zarten Cellulose-

¹⁾ Beiträge zur Morphol. und Physiol. der Pilze. 4. Reihe. 1881.

²⁾ Hofmeister: Pflanzenzelle. Leipzig 1867. pg. 186.

balken und Fortsätze zu rechnen, welche Lürssen¹⁾ in den Lacunen des Schwammparenchyms der Marattiaceenblätter und anderer Farnblätter aufgefunden hat. Auch diese Gebilde sind noch nicht näher bezüglich ihrer Entstehung untersucht. Höchst wahrscheinlich dürften sie feinen, die Zellwand durchsetzenden Plasmacilien ihren Ursprung verdanken; eine andere Entstehungsweise ist kaum annehmbar.

Wenn wir nun endlich all' diesen mannigfaltigen Wandverdickungen noch die auf Haaren und Epidermen sehr allgemein auftretenden Höckerchen und Falten anschliessen, so hätten wir die wichtigsten centrifugalen Bildungen der Zellwand angegeben.

Ich habe mich in der vorliegenden Arbeit nur auf die letztere Klasse von Wandverdickungen beschränkt und bin darin zu der Ansicht gekommen, dass auch diese bezüglich ihrer Bildung nicht im Widerspruch zu der von Schmitz und Strasburger vertheidigten Appositionstheorie stehen.

Ich unterscheide nach der verschiedenen Entstehungsweise der Protuberanzen vier Kategorien:

1) Bildung von Vorsprüngen durch Ausbuchtung der primären Zellwand und Ausfüllung der hohlen Buchten.

2) Bildung von Höckern und Leisten als locale Verdickungen oder Falten der Cuticula.

3) Bildung von Höckern durch Differenzirung eines mit Sekrets substanz erfüllten Höckerlumens.

4) Bildung von Höckern durch Anlagerung von Krystallen oxalsauren Kalkes an die Innenfläche der primären Wandung und nachheriges Einschliessen der ausgebildeten Krystalle durch Celluloseschichten.

Wir wollen diese vier Bildungsmodi in Folgendem gesondert darstellen.

¹⁾ Chr. Lürssen: Ueber centrifug. locales Dickenwachsthum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1873. Sp. 641 u. ff.

Erster Abschnitt.

Höckerbildung durch Ausbuchtung der primären Zellwandung.

Der denkbar einfachste Modus der Höckerbildung besteht darin, dass die noch dünne, jugendliche Zellwand sich local aussackt, nach aussen also in Form eines Höckers, welcher mannigfache Gestaltung annehmen kann, vorspringt. Entweder bleibt nun ein so gebildeter Vorsprung hohl oder er wird durch spätere, dem inneren Contour desselben in seinem Verlaufe folgende Verdickungsschichten ausgefüllt. In letzterem Falle kann man bei Betrachtung des fertigen Haares leicht zu der irrthümlichen Ansicht kommen, es seien die Höcker durch centrifugales Wachsthum der Cellulosewandung entstanden. Der genannte Bildungsmodus ist trotz seiner Einfachheit nicht allzu sehr verbreitet; er tritt bei systematisch sehr weit auseinanderstehenden Pflanzen auf. Strasburger ¹⁾ hat denselben an den mit rundlichen Höckern besetzten Haaren der Marsiliafrucht und an den Angelborsten der Fruchtwandung von *Cynoglossum officinale*, also an 2 Pflanzen, die sicher weit genug von einander im System gerückt sind, zuerst nachgewiesen. Es gelang mir, obige Höckerform bei einer Reihe anderer Objecte aufzufinden. Zunächst sei erwähnt die in Italien vorkommende

Medicago arborea (Fig. 1). Die jungen Zweige und Blätter sind hier bedeckt mit einem anliegenden, dichten, feinen und seidenglänzenden Filz, welcher aus mässig langen, bandförmig comprimierten, oben zugespitzten Haaren sich zusammensetzt. Diese Haare tragen sowohl an ihren Kanten als auch auf der Fläche massive, flache Höcker; ihre Wandung ist stark verdickt (Fig. 1, c). Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die jugendlichen Haare am Vegetationskegel sehr dünnhäutig und mit vollkommen glatter Aussen- und Innenwand versehen sind (Fig. 1, a). Im Ver-

¹⁾ l. c. S. 144 ff. Vergl. auch die dazu gehörigen Fig. 42—49.

laufe des Wachstums während der Streckung zur späteren Länge beginnt nun die Höckerbildung dadurch, dass sich die dünne Zellhaut local ausbuchtet (Fig. 1, b). Nach erfolgter Streckung tritt die Verdickung der Wandung durch Anlagerung innerer Celluloseverdickungsschichten ein, welche dem inneren Contour der Ausbuchtungen folgen und diese nach und nach ausfüllen; die späteren Verdickungsschichten verlaufen dann ganz glatt, so dass der innere Contour des ausgebildeten Haares gerade ist. So ergeben sich die massiven Cellulosehöcker, über welche die primäre, dünne Zellhaut hinwegzieht. Diese primäre Zellhaut ist cuticularisirt, denn sie färbt sich mit Chlorzinkjod gelblich, die nachträglichen Verdickungsschichten dagegen nehmen mit diesem Reagenz auch noch an den älteren Haaren intensiv blaue Farbe an und bestehen somit aus reiner Cellulose. Die Dicke der Cuticula scheint von den frühesten Stadien bis zum ausgebildeten Trichom stets dieselbe zu sein. Ich konnte nicht constatiren und es dürfte auch nicht wahrscheinlich sein, dass noch nachträglich nach erfolgter Verdickung Ausbuchtung der Wandung sich vollzieht. Es scheint vielmehr dieser Vorgang wesentlich auf die dünne, ganz cuticularisirte, primäre Haarwandung beschränkt zu sein. Die ausgebildeten Haare verlieren ihr Plasma, drehen sich schraubig und die Wandung schlägt Falten: wohl nur eine Folge des Vertrocknens.

Clianthus puniceus (Fig. 4), eine Papilionacee Neuseelands, schliesst sich enge an *Medicago* bezüglich der Trichombildung an. Die Haare haben ähnliche bandförmige Gestalt, ihre Höcker stehen aber dichter, sind kleiner, schärfer abgehoben und rundlich. Sie entstehen ebenfalls durch locale Ausbuchtung der primären Wandung und nachheriges Ausfüllen mit Cellulose.

Onobrychis montana (Fig. 2) besitzt scharf zugespitzte und wohl abgesetzte Höcker, welche als kleine, spitze Kegel aus der Aussenfläche hervorragen. Sie bilden sich wie die *Medicagohöcker*. Die Haare selbst sind cylindrisch und bis auf ein enges Lumen verdickt. Es treten an den jungen Haaren die Höckerbuchten erst ziemlich spät, wenn schon eine bedeutende Länge erreicht ist, auf.

Thermopsis lanceolata, eine Papilionacee aus Sibirien, schliesst sich ebenfalls an *Medicago* an, nur sind die Haare cylindrisch, die Höcker grösser.

Es scheint, dass überhaupt bei Papilionaceen dieser Höckerbildungsmodus ein ziemlich verbreiteter und vielleicht für diese Familie in ähnlicher Weise charakteristisch ist, wie für die Boragineen die glatten, starkverdickten Borsten- und Stachelhaare, für die Cruciferen die mannigfach verzweigten oder sternförmigen, einzelligen Trichome mit ihren noch zu schildernden, eigenthümlichen Höckerbildungen.

Indessen besitzen auch gewisse Papilionaceen (wie *Spartium radiatum*, *Chorizema Manglesii* etc.) Cuticularknötchen und andere wiederum ganz glatte Zellwände der Blatthaare (so *Lupinus perennis*, *Trifolium striatum* etc.).

Hydrangea arborescens. (Fig. 3.) An den Blättern sitzen lange cylindrische Schlauchhaare mit abgerundeter Spitze, mässig stark verdickt und bedeckt mit zerstreut stehenden, scharf abgesetzten, rundlichen Höckern. Auch diese Hervorragungen entstehen am jugendlichen Haar als locale Ausstülpungen der Zellwandung und durch nachheriges Ausfüllen mit Cellulose.

Omphalodes longiflora, eine Boraginee, entwickelt an den Früchten ähnliche Angelborsten wie *Cynoglossum* (s. oben). Aus den Epidermiszellen des Trägers der Widerhaken spriessen seitlich zerstreut stehende Höckergebilde hervor, deren Entwicklung in derselben Weise durch Ausbuchtung geschieht, wie bei letzterer Gattung. Es scheint, dass dieser Höckerbildungsmodus überhaupt die Boragineen, speciell deren Fruchtepidermen in ähnlicher Weise auszeichnet wie die Haare der Papilionaceen.

An einer anderen Boraginee, der *Amsinckia intermedia*, waren die Früchte zunächst bedeckt mit ziemlich dicht stehenden Würzchen, welche durch Verlängerung und Hervorwölbung bestimmter Epidermiszellgruppen sich gebildet hatten. Sowohl auf diesen, als zwischen ihnen sassen nun kleine, rundliche Höckerchen, welche ganz massiv erschienen. Nicht nur die

Aussenwandung, sondern auch die Radialwände der Epidermiszellen waren sehr stark verdickt, letztere zugleich hin und her gefaltet, die engen Lumina in Folge dessen in dem Gewirr der Linien nur schwer zu erkennen. Ursprünglich besass auch hier die Aussenwandung vollkommen glatten Contour. Nach Anlage der Epidermiswarzen aber buchtete sich die primäre Wandung überall local aus, so dass die Oberfläche sich mit dicht aneinander gedrängten, rundlichen, hohlen Höckerchen überzog. Mit der zunehmenden Verdickung der Aussenwand wurden die Höcker ausgefüllt und sassen schliesslich als massive Gebilde der Oberfläche auf. Nachträgliche Entstehung neuer Höcker schien nicht stattzufinden.

Auch die Frucht von

Lithospermum arvense besitzt auf der Oberfläche zahlreiche kleine Wärzchen; dieselben entstehen aber durch Hervorwölbung der einzelnen Epidermiszellen und nachträgliche starke Verdickung der Aussenwandung. Es schliesst sich diese Bildung direct an das Verhalten der Epidermiszellen auf der Blattunterseite von

Taxus baccata an. Die Betrachtung des ausgebildeten Zustandes derselben lässt es unentschieden, ob nicht die dicken Hervorwölbungen über den einzelnen Epidermiszellen in Folge der nachträglichen Cuticularisirung der Aussenwand entstanden sind. Es ist nämlich hier, wie sich mittelst Färbung der Schnitte durch Haematoxylin ergibt, der grösste Theil der Aussenwandung und auch ein Stück der Radialwandung bis auf die innerste, an's Lumen angrenzende Zellstoffschicht stark cuticularisirt. Jüngere Stadien lehren aber, dass wir es auch hier, wie in so vielen anderen Fällen nur mit der Ausfüllung einer schon früher angelegten Epidermispapille zu thun haben.

Das vorzüglichste Beispiel für den obigen Modus der Bildung von Vorsprüngen treffen wir an bei den zierlich gebauten und mannigfach wechselnden Haargestalten von

Loasa und *Cajophora*. (Fig. 5.) Auf den Blättern dieser Pflanzen finden sich viererlei verschiedene Haarformen¹⁾ vor:

¹⁾ Vergl. De Bary, Vergl. Anat. pg. 64.

1) lange, glattwandige Brennhaare;

2) kurze, schief gerichtete Brennhaare mit Wirteln kleiner mehr oder weniger spitziger, nach oben gerichteter Höcker;

3) kleine schmale Haare mit einem Kranz rückwärts gerichteter Stacheln am stumpfen Ende und mehreren solcher an den Seiten; diese Haare sitzen mit verschmälertem Fusse in der Epidermis (Fig. 5, a, b, c);

4) kürzere zweizellige, oben keulig angeschwollene, glatte Drüsenhaare.

Die Formen 2 und 3 entwickeln nun ihre Spitzchen und Höcker ganz in derselben Weise wie die obigen Papilionaceen, von denen *Onobrychis* sich am engsten durch seine spitzen Auswüchse anschliesst. Die hohlen Ausbuchtungen werden später massiv, Schichtung lässt sich an den Stachelchen wegen der starken Lichtbrechung nicht erkennen, wohl aber ist dieselbe sehr deutlich in der Masse, welche bei manchen ausgebildeten Haaren das Zelllumen grösstentheils ausfüllt (Fig. 5, d); sie zeigt eine ganze Folge trichterartig ineinander geschachtelter Lamellen. Auch an den Blumenblättern kommen Haare von der Form 3 vor¹⁾, aber mit weit grösseren Stacheln, welche sich nach derselben Entwicklungsweise wie die der Blatthaare bilden, aber hohl zu bleiben scheinen.

Der hier geschilderte, einfachste Modus der Höckerbildung steht nicht isolirt da, er schliesst sich direct an die an Pflanzenzellen so ausserordentlich häufigen und in mannigfachster Weise auftretenden Bildungen von hohlen Vorsprüngen an, wie wir sie z. B. in den zierlichsten Formen bei den Desmidiaceen erblicken (ich meine nur die hohlen, nicht die massiven Fortsätze, welche andere Entwicklung zeigen). Es schliessen sich ferner hier ohne Weiteres die Zinkenbildungen der verzweigten Sternhaare der Cruciferen und anderer Pflanzenhaare an. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass eine solche Zinke nach ihrer

¹⁾ Vergl. Abbildg. bei Weiss: Anatomie d. Pflz. 1878. pg. 28.

Anlage sofort das Längenwachsthum abschliesst, durch die nachträglichen Celluloseschichten ausgefüllt wird, dass alsdann die weiteren Verdickungsschichten glatt unter ihr weglaufen und wir haben unsere Papilionaceenhöcker. In der That fand ich solche Uebergangsformen bei *Aubrietia deltoidea* (Fig. 8) vereinzelt vor.

Es gehört endlich hierher eine ganze Anzahl von Haaren, an denen die Ausbuchtungen in Gestalt grösserer, flacherer, zeitlebens hohl bleibender Hervorwölbungen der Zellenwandung erscheinen. Ich führe als Beispiel an

Hablitzia tamoides, eine Amarantacee (Fig. 6), welche sehr lange, aus gestreckten Zellen sich aufbauende Gliederhaare mit dünner Wandung trägt. Dieselbe ist überall in Form von grossen, flachen Ausbuchtungen aufgetrieben. Desgleichen sind zu erwähnen die langen Schlauchhaare im Schlunde der Blumenkrone von

Viola tricolor (Fig. 7), welche in ihrer oberen Hälfte über und über bedeckt mit mächtigen, kugeligen Auftreibungen erscheinen; ferner die Haare am Gipfel des Griffels von

Vinca major (Fig. 18a) mit ebenfalls ausgebauchter Wandung, und viele Andere.

Man sieht ein, dass die oben beschriebenen Höcker bezüglich ihrer Entstehung nicht im Widerspruch zu der Appositionstheorie stehen.

Ich konnte nicht constatiren, ob beim Hervorwölben der Höckeranlage ein Zerreißen der gedehnten Membran stattfindet, halte es vielmehr für wahrscheinlich, dass die dünne primäre Wandung durch irgend welchen Einfluss des Protoplasmas an den betreffenden Stellen etwas erweicht wird und dass dann der Turgor der Zelle die erweichte Stelle hervorwölbt. Die primäre Zellwand lässt noch keine Schichtung erkennen, sie ist homogen und cuticularisirt.

Zweiter Abschnitt.

Cuticularknötchen und Falten.

Auf der Aussenfläche der Wandung treten bei ausserordentlich vielen Pflanzenhaaren kleine, rundliche oder längliche Knötchen auf, welche als reine Cuticularbildungen aufzufassen sind. Strasburger¹⁾ hat davon ein Beispiel in den Knötchenhaaren von *Coleus* genauer beschrieben.

Behandlung mit Schwefelsäure, welche die gesammten Celluloseschichten weglöst und nur die Cuticula unversehrt zurücklässt, ergibt nun, dass diese Knötchen massiv sind und aus Cuticulasubstanz bestehen. Es ist anzunehmen, dass bei der Cuticularisirung die Membran an den betreffenden Stellen mehr Cutin aufgenommen und so zur Bildung dieser massiven Körner Veranlassung gegeben hat. Worauf es nun beruht, dass gerade an ganz bestimmten Stellen die Cutinisirung eine stärkere ist, ob dieses Verhalten etwa auf irgend einer vom Plasma ausgehenden, physikalischen oder chemischen Veränderung der unter der Cuticula sich befindlichen Celluloseschichten an den Höckerstellen basirt, wird man wohl kaum ausfindig machen können.

Die Knötchenhaare erscheinen an den Blättern und Blüthentheilen von Pflanzen aus den verschiedensten Familien. Besonders häufig findet man sie bei den Labiaten vor. Als Beispiele nenne ich:

Pelargonium roseum,	Lamium maculatum,
Plantago Psyllium,	„ flexuosum etc.,
Centaurea caucasica,	Calamintha rotundifolia,
Royena lucida,	Betonica rustica,
Spartium radiatum,	Glechoma hederacea,
Chorizema Manglesii,	Dracocephalum sibiricum,
Delphinium formosum,	Veronica chamaedrys,
Silene fimbriata,	Calceolaria glutinosa,
Androsace spec.,	Galium cruciatum,
Weigelia amabilis,	Datura spec.,
Philadelphus latifolius,	Ribes grossularia etc.

¹⁾ l. c. pg. 149.

Wie schon Hugo von Mohl in seiner Abhandlung über die Cuticula¹⁾ bemerkt, zeigen die Körner auf den Haaren häufig eine spiralförmige Anordnung und gehen nicht selten in dem unteren Theile des Haares durch Streckung in schief verlaufende Längsstreifen über, woraus er folgert, dass die erhabenen Linien, welche sehr verbreitet auf den Epidermen der Pflanzen, zumal der Blumenblätter auftreten und die isolirten Körner-Bildungen gleicher Art sind und sich nur durch ihre Form von einander unterscheiden. Es mag dies für gewisse Haare der Fall sein; wohl aber die meisten der Knötchenhaare besitzen massive Höcker, was sich leicht mit Schwefelsäure nachweisen lässt, während die Cuticularfalten von einer überall gleichdicken Cuticula geworfen werden. Nur insofern sind beide Bildungen als gleichartige anzusehen, als sie einer Volumenvergrößerung der Membran bei der Cuticularisirung ihre Entstehung verdanken.

Es ist auch möglich, dass die massiven Höcker erst durch Cuticularfältchen vorgebildet werden und nachträglich in Folge weiterer Cuticularisirung der unter dem Fältchen liegenden Cellulose ihre definitive Structur erhalten. Indessen dürfte der Nachweis eines solchen Verhaltens wohl schwierig wegen der Kleinheit der Objecte zu erbringen sein.

Die schon erwähnten Streifen, Leisten, Falten sind ein sehr gewöhnliches Vorkommniss auf den Epidermen. Vor allem treten sie auf an denen der Blumenblätter der meisten Pflanzen und zwar so verbreitet, dass man glatte Epidermen selten antrifft. (*Leucojum aestivum* z. B. hat glatte Wandung.)

Hugo von Mohl²⁾ äussert sich über diese Bildungen: „Die Untersuchung der Epidermis in verschiedenen Altersperioden zeigt, dass die Epidermiszellen jugendlicher Organe völlig glatt sind, und dass erst nach Ablagerung von secundären Zellschichten in denselben und nach Umwandlung ihrer Oberfläche in eine charakteristische Cuticula jene Erhabenheiten in Form von fortlaufenden Linien oder

¹⁾ Hugo von Mohl: Verm. Schrift. 1845. pg. 262.

²⁾ l. c. pg. 266.

von isolirten Körnern sichtbar sind. Die Entstehung derselben ist also die Folge eines erst bei vorgeschrittener Entwicklung in den äusseren Schichten der Epidermis eintretenden partiellen Wachstums. Dieses Wachstum und die Erhebung der äusseren Fläche in Papillen und Streifen scheint in engem Zusammenhange mit der chemischen Metamorphose, welche die Zellmembran bei ihrer Umwandlung zur Cuticula erleidet, zu stehen, wenigstens spricht hierfür der Umstand, dass bei manchen Aloëarten, z. B. *Aloë margaritifera*, die innere Seite der Cuticula in ähnliche Warzen, wie sonst die äussere Fläche, erhoben ist, während die innerste, durch Jod nicht färbbare Schichte vollkommen eben ist. Da nun mit dem Alter die Cuticula an Dicke zunimmt, und da diese Zunahme nur durch Umwandlung der in Schwefelsäure auflöslichen Schichten in Cuticulamasse vor sich gehen kann, so scheint diese Umwandlung nicht bloss in einer chemischen Metamorphose der Zellmembran zu bestehen, sondern auch mit einer Structurveränderung verbunden zu sein.“

Auch Strasburger kommt bei der Besprechung der Knötchen an den Haaren von *Coleus* zur Ansicht, dass bei der Cuticularisirung eine Volumvergrösserung stattfindet. Wie solle man die nachträgliche Entstehung der Knötchen über den Querwänden der Coleushaare anders erklären? Eine Ernährung der betreffenden Stellen durch Cellulosemoleküle sei nicht gut annehmbar. Schwendener¹⁾ hat gefunden, dass Faltungen cuticularisirter Membranen durch die Eigenschaft derselben, sich nicht in dem Maasse wie reine Cellulose zu contrahiren, hervorgerufen werden können. Die cuticularisirten Radialwände der Schutzscheidenzellen zeigen auf Tangentialschnitten Wellung, welche nach Schwendener dadurch zu Stande kommt, dass der Turgor der Zelle durch die Verletzung derselben aufgehoben wird, dass sich in Folge dessen die vorher gespannte Wandung zusammenzieht und die cuticularisirten Streifen derselben der Contraction der nicht cuticularisirten, mit ihnen fest verbundenen Membran nicht nachfolgen, sondern sich

1) Schwendener: Schutzscheide, Acad. d. Wiss. Berlin 1882.

falten. Tritt die Wellung schon im lebenden Organ auf, so beruht sie ebenfalls auf Turgescenzänderungen.

Ich will die Möglichkeit nicht bestreiten, dass an älteren Epidermiszellen beim Nachlassen des Turgors die Contraction der Aussenwandung nicht auch eine Faltung der Cuticula bei geradem Verlaufe der Celluloseschichten hervorrufen könnte. Indessen muss ich ein solches Verhalten für die kleinen Cuticularknötchen und Fältchen auf Haaren und Blumenblattepidermen entschieden bezweifeln, weil diese Gebilde sämtlich schon angelegt werden, wenn die gesammte Zelle noch in Streckung und Dehnung begriffen ist, also Turgescenz zeigt; von einer Contraction der Wandung kann da nicht die Rede sein.

Ich untersuchte die Entwicklung der Falten auf den Epidermiszellen der Blumenkrone verschiedener Pflanzen und fand, dass die Aussenwandung in jugendlichen Stadien durchaus glatt ist (Fig. 9, a, b). Erst nachdem dieselbe etwas verdickt ist, beginnt die Faltung der Cuticula, wie sich auf Querschnitten leicht beobachten lässt (Fig. 9, c). Bei

Syringa persica (Fig. 9) erscheinen an der ausgebildeten Blumenkrone die Falten auf den lang gestreckten Epidermiszellen als kürzere oder längere, auch über die Querwände hinziehende Längsleisten, bei

Narzissus Tazetta sind sie bedeutend feiner und zeigen sich als ein sehr zierliches, feines, verworrenes Netzwerk auf den papillenartig vorspringenden Epidermiszellen. Ueberhaupt herrscht in der Anordnung und Form der Leisten die grösste Mannigfaltigkeit.

Ein sehr schönes Beispiel solcher Cuticularfalten liefert auch die Blatt- und Carpellepidermis von

Helleborus foetidus (Fig. 10). Die Faltung beginnt erst nach Anlage der Celluloseverdickungsschichten, sie wird stärker mit dem Wachsthum der Cuticula in die Dicke, welches darin besteht, dass die äussersten Celluloseschichten cuticularisirt werden und mit der Cuticula mehr oder weniger verschmelzen. Hie und da erkennt man noch deutlich die primäre Cuticula. Hier scheint Cuticularisierung und Leistenbildung augenfällig in einem gewissen Zusammenhang zu stehen.

Noch charakteristischer dürften die Falten auf den Hüllschuppen der Dolden von

Cornus mascula (Fig. 11) sein. Zarte Querschnitte durch die Epidermis zeigen wiederum die jugendlichen Epidermiszellen glatt. Die Faltung beginnt erst, nachdem die Aussenwandung schon beträchtliche Dicke erlangt hat. Je mehr nun die homogen erscheinende Cuticula nach innen an Durchmesser gewinnt, desto stärker werden die Falten und ergeben an günstigen Stellen oft eigenthümliche Querschnittsbilder (Fig. 11, b, c, d). Zugleich bemerkt man, dass die Cellulose in die Falten der Cuticula hineinzieht, und es scheint mir, dass auch die zunächst unter der Cuticula gelegenen äussersten Celluloseschichten durch die Cuticularisirung und Faltung irgendwie afficirt werden, da sie der letzteren folgen. Die weitere Verdickung der Cuticula geschieht nun in der Weise, dass sich dieselbe gleichsam in die Cellulose hineinkerbt, in ähnlicher aber nicht so ausgeprägter Form wie die Aloë-Cuticula (Fig. 11, c, d, e). Besonders deutlich zeigt sich dies Verhalten an der mit sehr dicker Cuticula überzogenen Epidermis der Doldenstielchen (Fig. 11, e).

Alle diese Cuticulargebilde entstehen also durch chemische Metamorphose der äusseren Zellwandschichten, durch Aufnahme von Cutin in dieselben; sie geben mithin kein Argument ab gegen die Appositionstheorie von Schmitz und Strasburger.

Dritter Abschnitt.

Bildung von Höckern durch Auftreten einer Substanz zwischen Cuticula und Celluloseschichten.

Die complicirteste Entwicklung und Structur zeigen die Höcker einer dritten grossen Reihe von Trichomen. Ich werde im Nachfolgenden zunächst die untersuchten Objecte beschreiben und dann erst vom allgemeinen Gesichts-

punkt aus betrachten. Am deutlichsten ausgeprägt erscheint dieser Höckerbildungsmodus bei

Cornus mascula (Fig. 12). Diese Pflanze besitzt an der Aussenseite der Doldenknospenschuppen, sowie an den Blütenstielchen und Kelchen, endlich auf den Blättern Höckerhaare von eigenthümlicher Form. Die spiessförmigen, an ihren beiden Enden zugespitzten Trichome liegen flach auf der Epidermis in paralleler Längsanordnung; ihre Anheftung geschieht vermittelst eines in die Oberhaut eingesenkten Fusses, welcher sich im Mittelpunkte des Spiesses nach unten erstreckt. Die jungen Haare, sowie diejenigen der Blütenstiele, Kelche und Blätter sind glashell, die älteren an den Schuppen dagegen nehmen eine gelbliche bis gelbbraune Färbung an. Auf der Oberfläche sitzen grosse, wohlausgebildete, ziemlich dicht gestellte Höckergebilde, deren Innensubstanz hie und da eine deutliche, feinkörnige Structur zeigt. Bis auf ein kleines Lumen an der Basis erscheinen die Haare in Folge nachträglicher innerer Verdickung der Wandung massiv.

Ich behandelte die Haare zunächst mit Säuren, um über die Elemente der Wandung klar zu werden. Concentrirte Schwefelsäure löst die gesammte echte Cellulose durch Umwandlung derselben in Amyloid hinweg (Fig. 12, e); es restirt erstens die äussere Cuticula und diese zeigt sich über und über mit grossen, hohlen Ausbuchtungen, die den Höckern entsprechen, besetzt; zweitens die innerste, das Lumen auskleidende Wandschicht, welche also ebenfalls cuticularisirt sein muss, sich übrigens am frischen Haar recht deutlich als dicke, innere Grenzhaut markirt. Salpetersäure bewirkt nur ein Abheben der Cuticula mit ihren Höckerbuchten, so dass dieselbe als weite, lose Umhüllung die Cellulosewand umgibt (Fig. 12, d). Der Contour der Cellulose nach aussen erscheint dabei glatt, zwischen ihr und der Cuticula liegt die stark aufgequollene Höckersubstanz, welche also weder cuticularisirte Cellulose noch reine Cellulose zu sein scheint. Ich vermurthe, dass der Inhalt der Höcker eine Art Gummi oder Pflanzenschleim, oder auch ein Harz vorstellt. Salzsäure lässt die Haare wenig verändert, nur die Cellulose quillt etwas auf. Chromsäure

erzeugt nach längerer Einwirkung dasselbe Resultat wie die Schwefelsäure.

Recht dünne Querschnitte durch die Haare¹⁾ zeigen zunächst die zarte Cuticula als dünnes Häutchen über den Höckern; der äussere Contour der Celluloseschicht erscheint als glatter Kreis, die innere Cuticula als excentrischer, innerer Ring, da die Haare nach der Epidermis zu weniger stark als nach der entgegengesetzten Richtung verdickt sind (Fig. 12, c); der Höckerinhalt endlich erfüllt als eine, das Licht schwach brechende, besondere Masse die hohlen Cuticulaausbuchtungen. Auch ohne Behandlung mit Reagenzien erkennt man, dass die Höcker nicht etwa zur Cellulosewandung als Emergenzen derselben gehören, denn die gelbbraune Färbung (in der Figur durch Schraffirung angedeutet) ist nur an die äusseren Celluloseschichten gebunden, die sich scharf contourirt unter dem ungefärbten Höcker hinziehen. So ersetzt hier die natürliche Färbung der Cellulose sehr gut die Anwendung irgendwelchen Tinctiionsmittels. Uebrigens werden alle diese Structurverhältnisse besonders deutlich, wenn die ganzen Haare längere Zeit in Glycerin gelegen und sich hinreichend aufgehellt haben (Fig. 12, b).

Die Entwicklungsgeschichte der Haare studirte ich an *Cornus sibirica*, da bei obiger Art im Winter, zu welcher Zeit ich die Untersuchung anstellte, keine jugendlichen Stadien an den Knospen auftreten. *Cornus sibirica* hat genau dieselben Höckerhaare auf den Knospenschuppen. Jüngere Stadien findet man an den von diesen eingeschlossenen, noch unentwickelten Laubblättern vor. Wie alle einfachen Trichome entstehen die Gebilde auch hier durch Hervorwölbung einer Epidermiszelle. Bald sackt sich die Papille nach den beiden Enden des Spiesses hin aus und

¹⁾ Am besten erhält man dieselben durch Schneiden der Haare in einem noch nicht ganz erhärteten Tropfen Gummi arabicum, den man vorher zur leichteren Eintrocknung und besseren Handhabung auf ein kleines Stück Holundermark gebracht hat. Es ist beim Einlegen der Haare in den Tropfen darauf zu achten, dass keine Luftblasen im Gummi bleiben.

wächst zur späteren Länge heran. Die Wandung bleibt bis dahin gleichmässig dünn und glatt contourirt, sie lässt keine Schichtung erkennen und ist in ihrer ganzen Dicke cuticularisirt, welches Verhalten sich leicht mit Chorzinkjod und mit Schwefelsäure constatiren lässt. An diese primäre Zellwand, welche die Cuticula des ausgebildeten Haares vorstellt, legen sich nun nach innen die Celluloseschichten an. Die Höcker entstehen erst, wenn die Verdickung etwas vorgeschritten ist, als kleine, locale Auftreibungen der Cuticula, welche nach und nach zur endgültigen Grösse heranwachsen und ihre besonders differenzirte Inhaltsmasse immer deutlicher erkennen lassen. Woher diese eigenthümliche Masse stammt, ob sie hervorgeht durch locale Aufquellung oder chemische Umwandlung der Cellulose, oder ob sie durch die Zellwand hindurch vom Protoplasma her vordringt und so die locale Flächenausdehnung der Cuticula bewirkt, wage ich nicht zu entscheiden. Es wird sich nur äusserst schwierig der eine oder der andere Vorgang nachweisen lassen.

Vielleicht lässt sich diese locale Auftreibung und Abhebung der Cuticula mit dem Verhalten der Drüsenhaare homologisiren, bei denen das Sekret zwischen der Cellulosewand und der Cuticula eingelagert erscheint und letztere in Form einer Blase unter Flächenausdehnung abhebt. Wie schon erwähnt, erfolgt mit Säuren eine Ausdehnung der Cuticula in die Fläche, möglich also, dass der Höckerinhalt von saurer Beschaffenheit ist.

Auf einem Glimmerplättchen gegläht, lassen die Haare ein feines, weisses, den Höckercontour beibehaltendes Skelet, welches sich in Salzsäure löst, zurück. Die ungeglähten Haare entwickeln mit Salzsäure lebhaft Gasblasen, welche aus der Basis entweichen; sie enthalten somit kohlen-sauren Kalk eingelagert. Da derselbe keine deutlichen Kryställchen bildet, sondern gleichmässig im ganzen Haare eingebettet erscheint, so glaube ich nicht, dass derselbe irgend welchen Einfluss auf die Bildung der Höcker besitzt. (Vergl. auch weiter unten bei *Alyssum*.)

***Cineraria amelloides*.** (Fig. 13.) Hier sitzen die Höckerhaare auf den Blättern in Gestalt mehrgliedriger

(bis 9gld.), ziemlich stark verdickter Trichome. Die untersten drei oder vier Zellen des Haares sind kurz, scheibenförmig; es folgen auf sie längere Glieder und das Endglied schliesslich beträgt ungefähr die halbe Länge des gesamten Haares. Die Höcker finden sich nicht auf den scheibenförmigen Basalzellen, wohl aber auf den übrigen Gliedern und zwar in ziemlich dichter Anordnung und von rundlicher Gestalt. Gegen die Haarspitze hin nehmen die Höcker an Grösse ab, sind aber dafür desto zahlreicher vorhanden (Fig. 13, c).

Behandelt man solche Haare mit Salzsäure, so hebt sich die Cuticula in Blasen hie und da ab und man bemerkt, dass die darunter liegende dicke Zellwand einen ganz glatten Contour besitzt, während allein die abgehobene, als gleichmässig dünnes Häutchen erscheinende Cuticula die Höcker als Ausbuchtungen trägt (Fig. 13, d). Die Reaction zeigt klar, dass die Höcker von einer Substanz ausgefüllt sind, die weder cuticularisirter Zellstoff, noch echte Cellulose ist, sondern eine in Säuren stark aufquellende Masse vorstellt. Auch ohne dieses Reagenz erkennt man dieselben Structurverhältnisse, wenn die Haare längere Zeit in Glycerin gelegen haben. Von oben gesehen, lassen die Höcker ein kleines, ringförmig eingefasstes Lumen durchblicken.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt dieselbe Entstehungsweise der Höckergebilde, wie sie für *Cornus* gültig erscheint. Die Haare erreichen auch hier erst ihre definitive Grösse, verdicken dann ihre Wände durch Celluloseschichten von innen, bevor die Höcker als kleine Auftreibungen der Cuticula angelegt werden (Fig. 13, a). Zuerst entstehen letztere an der langen Endzelle, wo sie klein bleiben (Fig. 13, b), dann an der nächst unteren Zelle und so fort.

Campanula medium. (Fig. 14.) Die Blätter dieser Pflanze tragen an ihren Rändern und zerstreut auf der Oberfläche ziemlich lange, einzellige, fast ganz massive Borstenhaare, denen ziemlich grosse, rundliche Höcker aufsitzen. In den jüngsten Stadien stellen diese Haare einfache Ausstülpungen von Epidermiszellen dar, welche aber bald sich strecken und an der Spitze fortwachsend

die spätere Länge erreichen (Fig. 14, a, b, c). Dabei bleibt die Zellhaut dünn und die Reactionen ergeben, dass sie eine einfache Cuticula mit glattem Contour darstellt. Die Dicke dieser Cuticula ist beim gestreckten Haar dieselbe, wie bei dem eben sich bildenden und wie auch am ausgebildeten Haare. Die Höckerbildung schreitet von unten nach oben vor und zwar beginnt sie erst dann, wenn die Anlagerung der inneren Celluloseverdickungsschichten an die Cuticula von der Basis aus vor sich geht. So sieht man häufig Haare, die an der Spitze noch geraden Contour haben ohne Celluloseverdickung, unten aber hat die Celluloseanlagerung und die Höckerbildung schon stattgefunden. Die Höcker entstehen auch hier durch Ausbuchtung der Cuticula, indem sich zwischen dieselbe und die Cellulose eine Masse einlagert. Am ausgebildeten Haare sieht man ganz genau, wie die Cellulosewand glatt unter den Höckern herläuft und wie der Höckerinhalt zuweilen körnige Structur besitzt (Fig. 14, d, f). Salzsäure bewirkt Auftreiben der Cuticula (Fig. 14, e). Die Haare enthalten wie bei *Cornus* eine feine Skeleteinlagerung von Calciumcarbonat, welche die Höckerbildung indessen nicht zu beeinflussen scheint. Dieselben Höcker sitzen auch auf allen Blütenhaaren, auch auf den sehr langen, bandförmigen Haaren der Blumenkrone, an denen sie ganz besonders scharf contourirt auftreten.

Campanula trachelium schliesst sich direct bezüglich der Haar- und Höckerbildung an obige Art an¹⁾.

Bellis perennis. An den Blütenstielen und an den Blättern sitzen ziemlich lange, mässig verdickte, mit verlängerter, zugespitzter Endzelle versehene Gliederhaare, deren Glieder dicht mit flachen, rundlichen, an den Basalzellen länglichen, mehr oder weniger regelmässig in schiefen Reihen angeordneten Höckerchen besetzt sind. Dieselben sind hier im Vergleich zu denen der obigen Arten bedeu-

¹⁾ Die Haare dieser Pflanze zeichnen sich ferner noch dadurch aus, dass der Zellkern einen langen, stabförmigen Proteinkrystall enthält, ähnlich wie der Kern der Borstenhaare von *Urtica urens* (vergl. die Abhdlg. v. Kallen in Flora 1882. Tf. III.)

tend kleiner. Behandlung mit Salzsäure bewirkt hie und da Abhebung der Cuticula, welche als gleichmässig dünnes Häutchen die Höcker überzieht; man bemerkt glatten Contour der Celluloseschichten. Die Höcker entstehen auch hier, nachdem die primäre, cuticularisirte Zellwand von innen durch eine Celluloseschicht verdickt ist, durch locale Auftreibungen und zwar werden sie an der zuerst ausgebildeten Endzelle auch zuerst angelegt und erscheinen dann an den nach und nach sich streckenden und verdickenden nächst unteren Gliederzellen, bis sie das ganze Haar bekleiden. Die Entstehung ist also hier entgegengesetzt zu *Campanula medium* eine basipetale im Zusammenhang mit dem basalen Wachsthum des Haares, genau ebenso wie bei *Cineraria amelloides*.

Bei den hier beschriebenen Höckerhaaren von *Cornus*, *Cineraria*, *Campanula*, *Bellis* entstehen die Höcker also stets erst nach der Anlagerung der inneren Celluloseschichten an die cuticularisirte primäre Zellwandung. Anders ist die Entstehungsweise bei *Deutzia scabra*, *Alyssum*, *Cheiranthus*, wenn auch die Höcker selbst im ausgebildeten Zustande sich durch nichts von denen der erstgenannten Pflanzen unterscheiden.

Deutzia scabra (Fig. 15) besitzt auf den Knospenschuppen und jungen Blättern sehr typische Höckerhaare von zierlicher, sternförmiger Gestalt mit grossen Höckern, welche eine körnige Substanz enthalten und sich gegen Säuren, überhaupt in jeder Beziehung, wie bei *Cornus* verhalten. Das junge Haar entsteht durch Hervorwölben einer Epidermiszelle, die sich dann flach über der Epidermis zur Bildung der Strahlen in rundliche Taschen sternförmig aussackt (Fig. 15, a). Die Zellwandung ist in diesen jugendlichen Stadien, in denen sie sich in Streckung befindet, sehr dünn und cuticularisirt (Fig. 15, b). Wenn die Strahlen nun eine gewisse Länge erreicht haben, so erscheinen an der primären Zellwand von der Basis nach den Strahlenspitzen hin fortschreitend hohle Höckerausbuchtungen, in

welche das Protoplasma sich hineinzieht (Fig. 15, c). Ein weiter vorgerücktes Stadium zeigt nun die innere Celluloseschicht angelagert und man erkennt deutlich auch ohne Anwendung von besonderen Reagentien, wie der äussere Contour derselben unter den Höckern glatt vorbeizieht, wie die Höcker von einer anders lichtbrechenden Substanz von feinkörnigem Aussehen erfüllt sind (Fig. 15, d, e, f). Ob der Höckerinhalt vom Protoplasma ausgeschieden und dann von den Celluloseschichten überdeckt wird, oder ob er nachträglich durch Verquellen derselben innerhalb der Höcker hervorgeht, liess sich nicht beobachten. Nach Differenzirung des Höckerlumens aber verhalten sich die Höckerhaare von *Deutzia scabra* genau so, wie diejenigen von *Cornus mascula* und *sibirica*, weichen also bezüglich ihrer Entstehung nur durch die frühzeitige Anlage an der primären Zellwand von ihnen ab. Es schien mir, dass alle später vorhandenen Höcker auf die eben geschilderte Weise angelegt werden, dass also keiner mehr nachträglich durch Substanzzwischenlagerung zwischen Cuticula und Cellulose hervorgeht.

Alyssum alpestre (Fig. 16), *A. rupestre*. Auf den Blättern sitzen ausgezeichnete Höckerhaare, welche mit kurzer Basis eingefügt, sich flach über die Epidermis sternförmig unter wiederholter Gabelung der Strahlen ausbreiten. Die Höcker sitzen besonders dicht und gross an der Basis der Strahlen; gegen die Spitzen der Zinken hin erscheinen sie zerstreuter und bei *Alyssum rupestre*, welches überhaupt weniger Höcker als *Alyssum alpestre* zeigt, lassen sie die Gabelspitze glatt. Im ausgebildeten Zustande sind die Haare stark verdickt, das Lumen ist bis auf einen kleinen Raum an der Basis geschwunden und die Gabeläste sind massiv (Fig. 16, b). Schichten und Lamellen der Wandung verlaufen parallel dem Aussencontour. Die Höcker sind genau so beschaffen, wie bei *Deutzia*, was sich leicht mit Schwefelsäure, Salpetersäure (Fig. 16, c) resp. Salzsäure nachweisen, auch schon am frischen Haar unschwer erkennen lässt.

Auch die Entwicklung der Haare und Höcker ist die-

selbe wie bei *Deutzia* (Fig. 16, a). Die Höcker werden durch Ausbuchtungen der primären Zellwand vorgebildet.

Den Haaren ist ein Skelet von Calciumcarbonat, welches nach dem Glühen die Contouren der Höcker beibehält und aus feinen Partikelchen besteht, eingelagert. Dasselbe hat keinen Einfluss auf die Entstehung der Höcker, denn man erhält von anderen Cruciferenhaaren mit glatter Wandung ein ähnliches Skelet von kohlensaurem Kalk, aber mit glattem Aussencontour, so z. B. von *Farsetia*-haaren.

Cheiranthus Cheiri, alpinus (Fig. 17) schliessen sich bezüglich der Bildungsweise der Höcker an *Alyssum* an, nur die Form der Haare ist eine andere. Wir sehen hier einfache, in der Mitte eingefügte und der Längsaxe des Blattes in ihrer Längsrichtung parallel angeordnete Spiesshaare.

Erysimum aureum hat dreistrahlige Sternhaare, dicht besät mit kleinen Höckerchen. Ueberhaupt scheinen die Höckerhaare für viele Cruciferen charakteristisch zu sein; sie sind aber nicht typisch für die ganze Familie, denn vollkommen glatte Stern- oder Gabelhaare trifft man wohl noch häufiger an. Höckerlos sind z. B. die Haare von

<i>Arabis alpina</i> ,	<i>Raphanus niger</i> ,
<i>Vesicaria utriculata</i> ,	<i>Farsetia clypeata</i> ,
<i>Aubrietia deltoidea</i> ,	<i>Draba rupestris</i> ,
<i>Bunias orientalis</i> ,	<i>Matthiola</i> u. a. m.

Es gelang mir nicht, mit irgend einem der bekannteren Tinctionsmittel den Inhalt der Höcker allein für sich zu färben, ich kann nur von ihm aussagen, dass er eine das Licht schwächer als die Cellulose brechende, in Säuren stark aufquellende Substanz vorstellt, welche vielleicht als eine Art Gummischleim oder Gummiharz angesehen werden dürfte. Hämatoxilin färbt die gesammten Haare mit Ausnahme der Cuticula intensiv blauviolett, aber nur solche mit Bruchstellen. Hier und da erhielt ich an älteren Haaren von *Cheiranthus alpinus* mit diesem Farbstoff die Höckersubstanz allein intensiv gefärbt. Indessen zeigten

die nämlichen Haare an anderen Stellen, wo sie geborsten waren, auch die Celluloseschichten gefärbt. Es ist wohl anzunehmen, dass in jenen Fällen die Cuticula der sich färbenden Höcker nicht mehr intact gewesen war, vielleicht einen kleinen Riss besessen hatte, denn die unverletzte Cuticula färbt sich weder mit Hämatoxylin, noch lässt sie diesen Farbstoff durchdringen. Chlorzinkjod bewirkt starkes Aufquellen der Celluloseschichten, der Höckerinhalt ist als solcher in der gequollenen und blaugefärbten Masse nicht mehr zu erkennen, die Cuticula erscheint gelblich. Safranin tingirt die Cuticula röthlich, die Höcker bleiben ungefärbt. Alcanna und Hanstein's Anilinviolett erwiesen sich zur Tinction ebenfalls nicht recht brauchbar.

Dass aber die Höckersubstanz andere chemische Beschaffenheit besitzt als die Cellulose und die Cuticula, ist mir zweifellos und namentlich spricht hierfür auch das Verhalten der älteren gelblichen Haare von *Cornus masc.*, die, wie schon erwähnt, ihre natürliche Färbung nur an die äusseren Celluloseschichten gebunden zeigen.

An die hier beschriebenen Haare schliesst sich nun noch eine Anzahl von Blüthenhaaren an, welche mit einigen Abweichungen dieselben Verhältnisse zeigen. Ich nenne zunächst

Vinca major (Fig. 18). Der Griffel dieser Pflanze ist über die scheibenförmige Narbe hinaus etwas verlängert und trägt daselbst eine Bürste von weissen, abstehenden Haaren, welche den Eingang zur Blumenkronenröhre und zum Honig ungerufenen Gästen verwehrt. Die Haare sind einzellig, lang, mässig verdickt; sie zeigen höchst eigenthümliche, scharf umgrenzte und besonders an der Spitze sehr hervorragende Höcker, theils in Form länglicher Wülstchen, theils in Form ovaler bis rundlicher Gebilde, alle in spiraligen Linien angeordnet. Es ist nicht leicht, am ausgebildeten Haar die Structur der Wandung zu erkennen. An günstigen Stellen aber (am besten, nachdem die Haare in Essigsäure oder Glycerin gelegen haben) sieht man, wie die Cuticula, welche eine beträchtliche Dicke

besitzt, über die Höcker hinwegzieht, die darunter liegende Cellulosewandung aber mit glattem Contour unter ihnen herläuft, so dass also wie an den Haaren von *Alyssum* ein deutliches und scharf umschriebenes, von anderer Substanz erfülltes Lumen zu sehen ist. Von oben gesehen zeigen die ovalen und rundlichen Höcker deutlich einen doppelten concentrischen Contour, weniger deutlich die länglichen Wülste (Fig. 18, c, d). Schwefelsäure löst die innere Wandung hinweg, es restirt die dicke Cuticula mit den hohlen Hervorstülpungen (Fig. 18, e); Chromsäure und kochendes Kali bewirken Verquellen der unter der Cuticula gelegenen Schichten, die innersten Schichten bleiben mit glatten Contouren erhalten.

Die Bürstenhaare bieten in jugendlichen Stadien einen eigenthümlichen Anblick, indem ihre Wandung starke Biegungen und grosse hohle Auftreibungen bildet, welche am ausgebildeten Haare schwächer erscheinen (Fig. 18, a). Die Wandung ist ursprünglich sehr dünn, sie färbt sich mit Chlorzinkjod gelb und dürfte demnach ganz cuticularisirt sein. Die Wülste und Höcker werden schon vor dem Auftreten der Celluloseverdickung angelegt, man sieht auf jungen, mit primärer Wandung versehenen Haaren schon feine, spiralig gestellte Längsfalten (Fig. 18, b). Es war mir unmöglich, den eigentlichen Vorgang der Differenzirung der mit durchsichtiger Substanz erfüllten Höckerrumina, wie wir sie am fertigen Haare erkennen, zu beobachten. Die hier auftretenden Höcker scheinen mir eine Verbindung zwischen den Cuticularfältchen und den für *Cornus* typischen Höcker herzustellen.

Jasminum fruticans. Der Blumenkronenschlund ist dicht bekleidet mit langen, einzelligen, oben abgerundeten, wenig verdickten Haaren, welche über und über bedeckt mit grossen, gedrängt stehenden und unregelmässig angeordneten Höckerchen von rundlicher oder länglicher Gestalt erscheinen. Jüngere Stadien lehren dieselbe Entwicklungsweise, wie wir sie soeben an *Vinca major* verfolgt haben. Am ausgebildeten Haare erkennen wir wiederum bei richtiger Einstellung die Structur der Höcker als localer Erhebungen der Cuticula über der glatten Cellulosewandung.

Genau ebensolche Haare bilden auch die Bürste an dem zu einem Staminodium reducirten fünften Staubgefäß der Blüthe von

Pentstemon laevigatum. Die stark lichtbrechenden Höcker sind in spiraligen Linien angeordnet, an der Basis des Haares länglich, oben mehr rundlich. Besonders schön lässt sich ihre Structur an dem abgerundeten Haar-ende erkennen.

In dieselbe Kategorie gehören ferner die langen, einzelligen, an ihrer Spitze kolbig erweiterten dünnwandigen Haare im Rachen der Blumenkrone von

Antirrhinum majus. Gerade hier sind die Höcker besonders deutlich als Blasen der Cuticula über der äussersten Celluloseschicht auch ohne Reagenzien zu erkennen. Mit Salpetersäure schwellen sie noch mehr an. An der Spitze des Haares erscheinen die Gebilde von rundlicher Form, nach der Basis zu werden sie länglich bis strichförmig. Man erkennt die Basalränder der Höcker, von der Fläche besehen, als runde, scharfe Contouren.

Ein weiteres Beispiel liefern die Haare auf der Unterlippe von

Chelone barbata. Dieselben haben die Form sehr langer, schwach verdickter, einzelliger Schläuche, an deren oberen Enden die Höcker rundlich und mit wohlausgebildetem Lumen auftreten. Weiter abwärts aber gehen sie allmählig über in kurze Längsfältchen der Cuticula, an denen ein Lumen nicht mehr wahrnehmbar ist. Wir hätten hier an demselben Haare also einen directen Uebergang der Cuticulafältchen in die abgehobenen, mit anderer Substanz erfüllten Cornus-Höcker. Zum Schluss will ich den hier angeführten Beispielen noch die sehr typischen Haare anreihen, welche sich in der Blume von

Delphinium formosum (Fig. 19) auf denjenigen zwei Kronblättchen vorfinden, die mit ihren Spreiten als Decke für das Androeceum fungiren. Die betreffenden Trichome bilden auf der Oberseite derselben ein Kleid von langen, einzelligen, stark verdickten und gelblich gefärbten Haaren, welche dicht mit mächtigen Höckergebilden, an der Basis in Form länglicher, dicker Wülste, gegen die

Spitze hin von rundlicher, unregelmässiger Gestalt und bedeutenderer Grösse, zum Theil zu starken Quervülsten zusammengedrängt, besät sind (Fig. 19, a). Betrachtet man die Hervorragungen bei richtiger Einstellung, so erkennt man zunächst, dass die Cuticula dieser eigenthümlichen Haare ausserordentlich dick ist im Vergleich zu der Cuticula der bisher betrachteten Haare, dass sie ferner überall den gleichen Querdurchmesser hat, dass sie über die Höcker hinwegzieht, dass die innere dicke Celluloseschicht sowohl glatten Innen- als Aussencontour besitzt und das Lumen des mit einer besonderen Substanz erfüllten Höckers also scharf abgegrenzt erscheint. Diese Structurverhältnisse sind am deutlichsten an der Spitze des Haares, nach abwärts lassen sie sich nicht so leicht klar stellen und es scheint mir auch an diesen Haaren ein Uebergang zwischen Cornushöckern und Cuticularfältchen vorhanden zu sein. Möglich auch, dass hier die Cuticularisirung, welche mit Volumenvergrösserung verbunden ist, zugleich mit der Zwischenlagerung der Höckersubstanz bei der Bildung der Hervorragungen betheiligt ist. Es spräche dafür die Thatsache, dass an den Delphiniumhaaren, an denen die Cuticula so ausserordentlich dick ist, auch die Höcker so enorme Ausbildung erfahren haben.

Bezüglich der Entwicklungsgeschichte ist wiederum zu bemerken, dass anfangs die Zellhaut ganz glatt ist (Fig. 19, a). Dann zeigt sie feine Längscuticularfältchen (Fig. 19, b), verdickt sich, die ersten Verdickungsschichten scheinen mitgefalten zu werden. Weitere Stadien aber lassen schon die spätere Structur erkennen. Die Cuticullarrunzeln können an diesen Haaren auch nicht etwa dadurch entstanden sein, dass der Turgor der Zelle sich gemindert und diese Minderung eine Contraction der Zellwandung mit sich gebracht hat. Es wäre allerdings, wenn dies wirklich stattfände, auch eine Runzelung der Cuticula zu erwarten, denn die Cuticula ist nach den Untersuchungen Schwendener's nur in geringem Grade (bis ca. 2 %) dehnbar, kann sich also nicht so stark contractiren wie die Cellulose und muss sich demgemäss in Falten werfen, wenn sie sich nicht überall ablöst. Diese Art der

Falten- und Höckerentstehung scheint mir, wie schon oben auseinandergesetzt, nicht bei Haaren in Anwendung zu kommen. Wie sollte man denn auch danach die Bildung von regelmässigen rundlichen Ausbuchtungen der Cuticula sich erklären! Man dürfte nur Quer- und Längsfalten erwarten. Die Höckeranlage findet ferner statt, wenn die Haare noch im Wachsthum begriffen sind, also Turgescenz besitzen, mithin eine Contraction der Wandung nicht gut denkbar ist.

Die Haare vertrocknen beim Abblühen allmählig und sterben ab. Dabei treten natürlich die Runzeln noch kräftiger hervor. Die Eintrocknung ist aber nicht die primäre Ursache der Bildung.

Keineswegs repräsentirt die eigenthümliche Bildung von Vorsprüngen, wie wir sie an den oben beschriebenen Haaren kennen gelernt haben, eine im Pflanzenreich unvermittelt dastehende Erscheinung. Ich bin allmählig zur Ueberzeugung gelangt, dass im Gegentheil dieselbe sich direct an das Verhalten der mannigfaltig gestalteten Drüsenhaare, Leimzotten etc., kurz aller Hautdrüsen anschliesst, bei denen eine Abhebung der Cuticula in Form von Blasen durch das zwischen ihr und der darunter liegenden Celluloseschicht auftretende Harz-, Gummi- oder Schleimsekret zu bemerken ist. Ich erinnere an die Drüsenhaare von *Primula*, *Pelargonium* und ähnliche. Es beginnt bei ihnen die Harzbildung an der Spitze der kopfig angeschwollenen Endzelle, indem sich unter der Cuticula, zwischen ihr und der Celluloseschicht Harz einlagert. Die Wandung verdickt sich also hier centrifugal, es entsteht eine rundliche Erhabenheit, welche in ihrer ganzen Structur von den Höckern der oben geschilderten Haare nicht abweicht, abgesehen davon, dass die chemische Beschaffenheit des Höckerinhalts, welche ich an den Haaren nicht aufzuklären vermochte, vielleicht eine etwas andere sein könnte. Die Drüse scheidet immer mehr Harz ab, welches die Cuticula schliesslich in Form einer grossen kugeligen Blase hervorwölbt, in analoger Weise, wie durch den Ein-

fluss von Salz- oder Salpetersäure an den obigen Höckerhaaren in Folge der erzeugten Quellung des Höckerinhalts auch ein blasiges Abtreiben der Cuticula hervorgerufen wird. Die Homologie der Drüsenhaare mit den Höckerhaaren würde noch eydenter sein, wenn sich ein Drüsenhaar auffinden liesse, an welchem der Beginn der Harz- oder Gummibildung nicht auf eine einzige Stelle der Wandung derselben Zelle beschränkt wäre, sondern an mehreren Orten zugleich einträte. Etwas Derartiges findet sich nun in der That an den von Hanstein¹⁾ so genau geschilderten Leimzotten von *Rumex Patientia*, wenn auch der von denselben gebildete Gummischleim nicht mit dem Höckerinhalt obiger Haare identisch sein dürfte. Diese Leimzotten haben die Form von länglichen, nach beiden Seiten verschmälerten, in der Mitte aus vier nebeneinander liegenden Zellreihen bestehenden Läppchen. „Bei voller Vegetation und genügendem Wasserzutritt erblickt man nun auf den nach aussen gekehrten Seitenwänden der Zellen blasenförmige Auftreibungen, die bald einen Theil, bald die ganze Wand einnehmen, bald auf einzelnen, bald auf fast allen Zellen desselben Läppchens zugleich erscheinen. Dieselben werden durch Abheben einer Cuticula von der darunter liegenden Zellhautschicht mittelst einer sich verflüssigenden und dabei aufblähenden Substanz hervorgerufen.“ Die Substanz ist ein gummiartiger, schleimgebender Körper. Bezüglich der Entstehung derselben theilt Hanstein Folgendes mit: „Die Entstehung des Schleimes findet offenbar innerhalb der Zellmembranen statt. Oft ist die Schleimbeule nicht allein nach aussen zu von einer scharf umschriebenen Cuticula umgeben, sondern auch gegen den Zellraum hin durch eine wirkliche, von doppelter Linie gezeichnete Membran umgrenzt. Zuweilen aber auch verschwindet die innere Zellhautschicht gegen den Schleim und die Umgrenzung des Protoplasmas zu allmählig ohne scharfen Umriss. In anderen Fällen sieht man die Blasenbildung dadurch eingeleitet, dass die äussere Wand einer Zottenzelle sich durch feine Längsspalten in zwei Blätter

¹⁾ Hanstein. Bot. Ztg. 1868. pg. 699 und Tafel XI. Fig. 1—12.

zu theilen beginnt, die alsdann auseinandertreten. Nimmt man hierzu den Umstand, dass bei Behandlung mit Chlorzinkjod zuweilen die innere Lage der aufquellenden Zellohaut bis zu einer scharfen Grenzlinie gebläut wird, während die äussere Hälfte, d. h. die sich entwickelnde Schleimmasse farblos bleibt, so erhellt eben, dass die schleimgebende Substanz, das Collagen, zunächst als eine mittlere Zone in der Wand auftritt.“ „Es kann dies nun so geschehen, dass eine zusammenhängende mittlere Zellwandlage zwischen der äusseren Cuticularschicht und einer inneren dauernden Celluloseschicht selbst sich aus einer Zellstoff-Modification bildet, welche fertig differenzirt als Collagen aufquillt, oder so, dass eine fertig gebildete derartige Substanz molekülweise aus dem Zellraum durch die reine Cellulosewand dringt und vor der Widerstand leistenden Cuticula abgelagert — vielleicht auch eine Schicht von Cellulosemolekülen selbst zwischengelagert — sich sofort in Schleim umwandelt, den Widerstand brechend austritt und die beiden anderen Zellwandschichten getrennt zurücklässt.“

Hanstein entscheidet sich für die erstere Ansicht, er sagt pg. 759 in der oben citirten Arbeit: „Das Gummi entsteht am liebsten aus Aufquellung von Zellwandschichten, die meist von Anbeginn eigenartig hierzu abgelagerte Collagenlagen sind und nur seltener zuerst als wahre Cellulose erzeugt, später in jene verwandten Formen übergeführt werden.“

Karsten¹⁾ und Wigand²⁾ sind der Meinung, dass auch die Harze eine ähnliche Bildung aufzuweisen hätten, während N. J. C. Müller³⁾ behauptet, dass dieselben im Wesentlichen als Sekret zunächst im Zellinnern gebildet und alsdann hinaus in's Freie oder in besonders dazu hergerichtete Behälter secernirt zu werden pflegen. Die Wahrheit scheint in der Mitte zu liegen. Beide Modi sind mög-

1) Karsten: Bot. Ztg. 1857 pg. 313.

2) Wigand: Bot. Ztg. 1850 pg. 426 u. Pringsh. Jb. II 117.

3) N. J. C. Müller: Verth. d. Harze etc. Pringsh. Jb. V 387.

lich, wie denn auch Hanstein¹⁾ an den Stipularzotten von *Viola* das Durchtreten von im Plasma gebildeten Harztropfen durch die Cellulosewand beobachtet hat.

A. de Bary²⁾ ist der Ansicht, dass die Frage nach der Entstehung und der Herkunft des Sekrets zu ihrer Beantwortung noch genauerer Untersuchungen bedürfe. Es sei aber jedenfalls eine unrichtige Vorstellung, an eine „Ausschwitzung“ im Sinne eines Durchtretens grösserer, optisch nachweisbarer, im Inneren der drüsigen Zelle gebildeter Massen durch die Membran zu denken. Wo es gelänge, Drüsen mit harzigem Sekret während der intensivsten Sekretbildung im intacten Zustande genau zu beobachten, da finde sich im Inneren der Cellulosewand wasserklarer Zellsaft und auffallend homogenes oder sehr feinkörniges Protoplasma und keine Spur von optisch nachweisbaren Harztröpfchen, deren Vorhandensein doch bei der gewöhnlichen Ausschwitzungsvorstellung vorausgesetzt werde. Hanstein's Angabe von dem direct zu sehenden Durchtritt vorgebildeter Harztropfen durch die Cellulosewand sei ihm, soweit sie für das noch nicht im Absterben begriffene Drüsenhaar gelten solle, noch zweifelhaft. De Bary glaubt, dass das Sekret, zunächst das harzige, gleich dem Wachs erst in der Wand selbst entsteht, wenn auch zugegeben ist, dass das Material für seine Entstehung in letzter Linie aus dem Protoplasma der drüsigen oder einer anderen Zelle stammen wird und muss.

Wenn ich auch nicht einsehe, weshalb nicht in gewissen Fällen wie an den von Hanstein beschriebenen Stipularzotten von *Viola* eine Vorbildung des Sekrets im Plasma statthaben könnte (ich erinnere zugleich an die von Behrens³⁾ untersuchten Nectarien von *Ranunculus Ficaria*, *Alchemilla vulgaris*, *Polygonum fagopyrum* etc., bei welchen der aus den Zersetzungsproducten des Metaplasmas bzw. der transitorischen Stärke gebildete Nectar vermittelt Wanddiffusion durch die aussen cuticulafreie

1) Hanstein: Bot. Ztg. 1868.

2) A. de Bary: Vergl. Anat. pg. 98.

3) Dr. W. J. Behrens: „Die Nectarien der Blüten.“ Flora 1879.

Cellulosewandung frei nach aussen dringt), so wird doch wohl die Anschauung de Bary's für die überwiegende Mehrzahl der Drüsen die richtige sein. Auch für die oben beschriebenen Höckerhaare halte ich fest, dass die Höcker-substanz in der Wandung selbst zuerst auftritt, nirgends konnte ich vorgebildete Sekrettröpfchen oder etwas ähnliches in dem Plasma auffinden. Es scheint mir, dass der Höckerinhalt bezüglich seiner chemischen Beschaffenheit den Harzsekreten sich anschliesst; da er nicht in Wasser quillt, ist er von dem Gummischleim der Polygonaceen verschieden, wenn er auch ähnliche Entstehung aufzuweisen hat.

Die fraglichen Höcker entstehen und wachsen auf jeden Fall durch Intussusception, sei es nun, dass irgend eine Flüssigkeit vom Protoplasma her durch die Wand bis unter die Cuticula vordringt und die Cellulose umwandelt und aufquellen lässt, sei es, dass der fertig gebildete Höckerinhalt als solcher vom Plasma her vordringt, was mir nicht wahrscheinlich ist. Aber dennoch steht diese Bildung nicht im Widerspruch zu der von Schmitz und Strasburger vertheidigten Appositionstheorie, welche nur ein Durchdringen von echten, unveränderten, aus dem Plasma abgespaltenen Cellulosemolekülen durch schon vorhandene Schichten bestreitet.

Vierter Abschnitt.

Höcker, gebildet durch vorspringende Kryställchen von Calciumoxalat.

Nymphaea, Nuphar. In den Luftkanälen der Blattstiele und Stengel von *Nymphaea* (Fig. 20) und *Nuphar* begegnen uns jene merkwürdigen vielarmigen, starkverdickten Sternhaare, über deren Function die Ansichten noch getheilt sind. Höchst wahrscheinlich dürfte es sein, dass sie die mechanische Rolle der Aussteifung der dünnen Lufthöhlenscheidewände übernehmen, zumal da man häufig einige der Arme der Haare sich flach über diese Wände

ausbreiten sieht. Nach aussen sind die Trichome ziemlich dicht besetzt mit kleinen vorragenden, wohlausgebildeten Krystallen von Calciumoxalat, die wir wohl, wie überhaupt den oxalsauren Kalk in der Pflanze, als Abscheidungsproduct des Stoffwechsels betrachten dürfen (Fig. 20, g).

Behandelt man fertig ausgebildete Haare mit Salzsäure, so werden die Kalkoxalat-Kryställchen weggelöst, es bleiben die Gruben, in denen sie sich befanden, zurück und man bemerkt bei richtiger Einstellung, dass ein feines Häutchen dieselben überdeckt (Fig. 20, h). Die Krystalle ragen also mit ihren Flächen nicht in's Freie, sondern sind in der Wandung eingebettet. Hans Molisch¹⁾ gibt zwar an, dass sie aussen frei seien; ich kann diese Angabe nicht bestätigen.

Schwefelsäure lässt das ganze Haar aufquellen, es bleibt eine feine äussere Haut mit den hohlen Krystallhöckerbuchten zurück; nirgends zeigt dieselbe Löcher, sie ist als dünn entwickelte Cuticula des Haares anzusehen. Die inneren Schichten lösen sich nicht ganz, verbiegen sich, färben sich grüngelb und erscheinen mit zahlreichen, neugebildeten Gipskörnchen, meist zu zweien nebeneinander, besät (Fig. 20, i).

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass diese vielarmigen Sternhaare durch Aussackung von einzelnen Scheidewandzellen hervorgehen (Fig. 20, a). Die Membran der jungen Zelle ist noch sehr dünn (Fig. 20, b) und sie verdickt sich auch nur sehr wenig, bis die Arme ihre spätere Länge durch Spitzenwachsthum erreicht haben. Die Kalkoxalatkryställchen werden nun an die Innenseite der dünnen primären Wandung vom Protoplasma aus abgelagert (Fig. 20, c, d), sie wachsen nach innen zu bis zu ihrer späteren Grösse und werden dann, wenn das Haar sich verdickt, von den Verdickungsschichten eingeschlossen (Fig. 20, e, f), dabei auch etwas nach aussen vorgedrängt, so dass sie wirkliche Höcker bilden. Entsprechend dem Spitzenwachsthum der Haararme werden die Krystalle von der Basis

¹⁾ Hans Molisch: Oestr. bot. Ztg. 1882 Nr. 12; Referat von Sanio Bot. Centrbl. 1883 pg. 47.

nach der Spitze zu angelegt und eingeschlossen. Es scheint mir sicher zu sein, dass nachträglich keine neuen Kryställchen mehr eingelagert werden. Auch wachsen die Krystalle nach dem Einschliessen nicht mehr oder wenigstens nur sehr unbedeutend, da kaum ein Grössenunterschied zwischen den eben eingeschlossenen Krystallen und denen des ausgewachsenen Haares existirt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, auf einige ähnliche im Pflanzenreich vorkommende Bildungen, welche das Vorkommen des oxalsauren Kalkes in Zellmembranen betreffen, hinzuweisen. Wir besitzen über diesen Gegenstand zwei grössere Arbeiten, die eine von Solms-Laubach¹⁾, die andere von Pfitzer²⁾. Aus den Darstellungen Beider geht hervor, dass der oxalsaure Kalk auf zweifache Weise in die Zellhaut gelangen kann, einmal dadurch, dass sich kleine Körnchen im Inneren der Wand ablagern, in welchem Falle das oxalsaure Salz in gelöstem Zustande in die Wandung eindringen muss, oder aber dadurch, dass das Protoplasma Krystalle an die Innenseite der Zellwandung ausscheidet und sie nachher mit Zellstoff einschliesst.

Das erstere Verhalten treffen wir nach Solms-Laubach im Baste von Cupressineen, so z. B. von *Biota orientalis* an. Die Körnchen sind am Orte ihres ersten Auftretens in der Zone, in welcher der Uebergang der vom Cambium abgeschiedenen Bastelemente in Dauergewebe erfolgt, punktförmig klein und sparsam vertheilt, nach der Rinde zu nehmen sie rasch sowohl an Zahl als an Grösse um ein Beträchtliches zu, so dass sie von einer gewissen Zone ab auswärts die mit fortschreitendem Alter gleichfalls an Breite zunehmende Mittellamelle stets gleichmässig erfüllen. Da die Körnchen nur in dieser auftreten, so haben wir es hier mit einer nachträglichen Einlagerung zu thun und nicht wie bei *Nymphaea* mit einem Einschliessen fertig gebildeter Krystalle. In Uebereinstimmung mit dieser ver-

¹⁾ Graf zu Solms-Laubach: Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsr. Kalkes in leb. Zellmembranen. Bot. Ztg. 1871 Nr. 31.

²⁾ Dr. E. Pfitzer: Ueber die Einlagerung von Kalkoxalatkrystallen in d. pflzl. Zellhaut. Flora 1872.

schiedenen Entstehungsweise scheint mir auch die verschiedene Ausbildung der Einschlüsse, im ersten Falle unregelmässige, rundliche oder ovale, undeutlich krystallisirte Körnchen, im zweiten Falle wohl ausgebildete Krystalle mit scharfen Kanten und Ecken, zu stehen; denn es ist a priori unwahrscheinlich, dass in Folge des Druckes der Cellulosemoleküle innerhalb der Membran, falls dieselbe nicht chemisch verändert wird, sich regelmässige Kryställchen ablagern können.

Die in den äusseren Verdickungsschichten von *Welwitschia mirabilis* auftretenden grossen Krystalle von oxalsaurem Kalk scheinen mir nach der Beschreibung von Solms-Laubach nach dem zweiten Modus gebildet, also nachträglich eingeschlossen zu sein, obgleich die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde noch unbekannt ist. Auch der Verlauf der sich im Bogen um die Krystalle herumziehenden und zwischen ihnen sich erbreiternden Verdickungslamellen spricht hierfür. Pfitzer bringt in seiner Arbeit ein überzeugendes Beispiel für nachträgliche Einbettung von im Plasma gebildeten Krystallen in der Bildung der Krystalle von *Citrus vulgaris* und ist der Ueberzeugung, dass für diesen und ähnliche Fälle Appositionswachsthum stattfindet. Direct an die Einschlüsse der *Nymphaea*-Haare schliessen sich die von Pfitzer beschriebenen Krystalle in den Krystallzellen von *Salix aurita*, *Populus italica*, *Celtis australis*, *Fagus sylvatica*, *Rhamnus* *Frangula* etc. an, bei denen die Krystalle ursprünglich auch frei in das Zelllumen hineinragten und durch Apposition neuer Celluloseschichten eingeschlossen wurden.

Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind, wo nicht besonders angegeben, verkleinerte Copieen von Zeichnungen, die mit dem Zeichenprisma bei 350- oder 800-facher Vergrößerung entworfen sind. Die meisten Haare sind im optischen Längsschnitt dargestellt.

Fig. 1, a—c. Medicago arborea. *a* junges glattwandiges Haar; *b* weiteres Stadium mit hohlen Höckerbuchten; *c* Spitze eines fertig gebildeten Haares.

Fig. 2, a—c. Onobrychis montana. *a, b* zwei aufeinanderfolgende Stadien der Höckerbildung; *c* fertige Haarspitze.

Fig. 3, a—d. Hydrangea arborescens. *a, b, c* drei Entwicklungsstadien der Höckerhaare; *d* hohle Höckerbuchten von oben und von der Seite, stärker vergrößert.

Fig. 4. Clianthus puniceus. *a* junges Haar mit hohlen Höckerbuchten; *b* fertiges Haar mit massiven Höckerchen.

Fig. 5, a—d. Loasa. Blatthaare. *b* von der Fläche gesehen; *a, b, c, d* Hakenbildung an der Wandung; *d* massives Stachelhaar mit basalen Spitzen und innerer Schichtung im optischen Querschnitt.

Fig. 6. Hablitzia tamoides. Blatthaar mit gewellter Wandung.

Fig. 7. Viola tricolor. Obere Hälfte eines Blumenblatthaares mit hohlen Auftreibungen und zahlreichen Cuticularfältchen, von oben gesehen.

Fig. 8. Aubrietia deltoidea. Theil eines Blatthaares mit massivem Stachel.

Fig. 9, a—d. Syringa persica. Blumenkronenepidermis. *a* junge Epidermiszelle mit glatter Cuticula von oben; *b* im Querschnitt; *c* ältere mit gewellter Cuticula; *d* Flächenansicht einer Epidermiszelle mit längsverlaufenden Falten.

Fig. 10, a—d. Helleborus foetidus. *a* junge Epidermiszelle eines Blattes mit glatter Cuticula im Querschnitt; *b* die ausgebildeten Cuticularfalten von der Fläche gesehen; *c* Querschnitt durch die Cuticula und Cuticularschichten, stärker vergrößert; *d* Querschnitt durch die gefaltete Cuticula der Carpellegipidermis.

Fig. 11, a—e. Cornus mascula. *a, b, c, d* Querschnitte durch die Epidermis von Doldenschuppen mit verschiedener Ausbildung der Cuticula-falten; *cu* Cuticula; *e* Epidermis eines Blütenstiels mit starker Cuticula *cu*; *ce* Celluloseschicht.

Fig. 12, a—e. Cornus mascula. Höckerhaare von den Doldenschuppen und Kelchen. *a* Höcker am verdickten Haar angelegt, von der Fläche; *b* ausgebildetes Haar im optischen Längsschnitt; *c* Querschnitt, stark vergrößert und etwas schematisirt, die Gelbfärbung erscheint nur an die äusseren Celluloseschichten gebunden und ist

durch Schraffirung angedeutet, der innere excentrische Ring stellt den Querschnitt der inneren Cuticula dar; *d* Basaltheil eines Haares nach Behandlung mit HNO_3 , die äussere Cuticula mit den hohlen Höckerbuchten abgehoben, die innere Cuticula und die gequollene Cellulose sichtbar; *e* Haar mit H_2SO_4 behandelt, von der Fläche, äussere und innere Cuticula restirend.

Fig. 13, a—d. Cineraria amelloides. Blatthaare mit Höckern. *a* schon verdicktes, aber glattwandiges Haar; *b* Gliederhaar mit Höckern an der obersten Zelle; *c* desgleichen mit Höckern an den zwei obersten Zellen, weiteres Stadium von *b*; *d* Haarstück mit HCl behandelt, Cuticula abgehoben, Cellulose etwas gequollen.

Fig. 14, a—f. Campanula medium. Blatthaare. *a, b, c* glattwandige Jugendstadien; *d* Höcker am ausgebildeten, verdickten Haar, von der Fläche; *f* im optischen Längsschnitt, stärker vergrössert, Höckerinhalt körnig; *e* Haar mit HCl behandelt, Cuticula aufgetrieben.

Fig. 15, a—f. Deutzia scabra, Sternhaare der Blätter. *a* junges Haar, die Strahlen als rundliche Taschen vorgebildet; *b* das Haar mit weiter ausgebildeten Strahlen; *c* ein einzelner Strahl mit hohlen Ausbuchtungen der Cuticulamembran, von der Fläche gesehen; *d* desgl. mit eingetretener Verdickung der Wandung; *e* desgl. ausgebildet, Höcker mit feinkörnigem Inhalt; *f* ein einzelner Höcker im optischen Schnitt stark vergrössert.

Fig. 16, a—c. Alyssum alpestre. *a* jugendliches Sternhaar von den Blättern, mit glattwandigen Zinken; *b* ausgebildete Zinke mit Höckern; *c* Theil eines Haares mit HNO_3 behandelt, Cellulose etwas gequollen, Cuticula abgehoben.

Fig. 17, a—e. Cheiranthus alpinus, f Cheiranthus Cheiri. *a, b, c, d* glattwandige Jugendstadien; *c* von oben, der innere Kreis stellt den Basalcontour dar; *e* junges Haar mit ausgebuchteter Wandung; *f* ausgebildetes Haar mit HCl behandelt, Cuticula abgehoben, Cellulose mit glattem Contour.

Fig. 18, a—e. Vinca major. Haare vom Gipfel des Griffels. *a* glattwandiges, mit grossen Auftreibungen versehenes junges Haar; *b* feine spiralig geordnete Längsfältchen der Cuticula, von der Fläche; *c* fertige Haarspitze mit Höckern und Fältchen von oben; *d* Structur der Höcker im optischen Längsschnitt; *e* Haarspitze mit H_2SO_4 behandelt, von der Fläche; es restirt nur die dicke Cuticula mit hohlen Hervorragungen.

Fig. 19, a—d. Delphinium formosum. Blumenblatthaare. *a* junges glattwandiges Stadium; *b* die späteren Wülste des fertigen Haares *c* sind in Form von feinen Fältchen vorgebildet; *d* Höcker im optischen Längsschnitt, Cuticula sehr dick.

Fig. 20, a—i. Nymphaea alba. Krystallhaare aus den Luftkanälen des Blattstieles. *a* glattwandige Anlage eines Krystallhaares;

b Ast eines jungen glattwandigen Haares, Wand cuticularisirt; *c* von der Fläche, der Wandung sind kleine Krystalle von Calciumoxalat angelagert; *d* weiteres Stadium; *e*, *f* Einschluss der ausgebildeten Krystalle durch Cellulose; *g* fertiges Haar mit stark verdickter Wandung; *h* Haarspitze mit HCl behandelt, die Krystalle weggelöst; ihr Lumen bedeckt die cuticularisirte dünne primäre Wandung; *i* Haarstück mit H_2SO_4 behandelt; man sieht aussen die wellige feine Cuticula mit hohlen Buchten, die deformirten inneren Schichten mit zahlreichen Kryställchen von Gips, welche sich durch die Einwirkung der H_2SO_4 auf die Kalkoxalatkrystalle gebildet haben; die Gipskörnchen meist zu zweien nebeneinander gelagert.

Bonn, Botanisches Institut 1884.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Johann Heinrich Rudolf Schenck, evangelischer Confession, als Sohn des Dr. med. Martin Schenck und der Johanna Schenck, geb. Dresler, am 31. Januar 1860 zu Siegen in Westfalen, woselbst meine Eltern gegenwärtig noch leben. Meine Schulbildung genoss ich auf der Elementarschule und auf der Realschule I. Ordg. (jetzigem Realgymnasium) zu Siegen, welch' letztere ich Ostern 1879 mit dem Zeugniß der Reife verliess, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Von Ostern 1879 bis Herbst 1880 studirte ich in Bonn, genügte alsdann in Marburg beim hessischen Jägerbataillon Nr. 11 meiner einjährigen Dienstpflicht und setzte nach deren Absolvirung mein Studium im Winter 1881/82 in Berlin und nach einer durch eine militärische Uebung bedingten Unterbrechung im Winter 1882/83 wiederum in Bonn fort. Hier bin ich seitdem Mitglied des botanischen Instituts, in welchem auch vorliegende Arbeit entstanden ist.

Vorlesungen hörte ich bei folgenden Herren Professoren und Privatdocenten:

in Marburg bei Bergmann;

in Berlin bei Ascherson, Dames, Eichler, Liebermann, Schwendener;

in Bonn bei Bertkau, Clausius, von Hanstein, Hertwig, A. Kekulé, von Lasaulx, von Leydig, Lipschitz, J. B. Meyer, Neuhäuser, vom Rath, Rein, Ribbert, von Richthofen, Schimper, Schlüter, Schmitz, Strasburger, Troschel, Wallach.

Allen diesen hochverehrten Lehrern, besonders aber Herrn Hofrath Professor Dr. Strasburger bin ich für die gütige Leitung meiner Studien zu hohem Dank verpflichtet.

Thesen.

1. Die Samenknospen und Sporangien sind als Organe sui generis aufzufassen.

2. Die Pilze haben sich sehr frühzeitig von den Algen als parasitische oder saprophytische Formen abgezweigt.

3. Die Bildung des Eiapparats und der Antipoden im Embryosack der Angiospermen ist als Beginn einer Prothalliumbildung anzusehen.

4. Engelmann's Behauptung von der Existenz chlorophyllhaltiger, assimilirender Vorticellinen ist anzufechten.

5. Die Ursache des zerschlitzten, schlaffen Laubes der untergetauchten Wasserpflanzen ist höchst wahrscheinlich in der grösseren motorischen Kraft des Wassers zu suchen, welche eine grosse Flächenentwicklung der assimilirenden Organe nicht zulässt.

6. Die Peridinen sind von den Infusorien zu den Thallophyten in die Nachbarschaft der Diatomeen als besondere Gruppe zu setzen.

7. Die Rotatorien gehören in den Verwandtschaftskreis der Plathelminthen.

*Lablitzia
maides.*

Fig. 8.
Aubrietia.

Fig. 7. *Viola tricolor.*

Fig. 14. *Campanula
medium.*

Fig. 13.
Vinca major.

Fig. 19.
Delphinium formosum.

Fig. 20.
*Nymphaea
alba.*

pus alpinus, Cheiri.

Fig. 1. *Medicago arborea*.

Fig. 2. *Anubrychis montana*.

Fig. 3. *Hydrangea arborescens*.

Fig. 4. *Ceanothus puniceus*.

Fig. 5. *Loasa*.

Fig. 6. *Halitja tamoides*.

Fig. 7. *Viola tricolor*.

Fig. 14. *Campanula medium*.

Fig. 9. *Syringa persica*.

Fig. 11. *Cornus mascula*.

Fig. 15. *Dentzia scabra*.

Fig. 19. *Delphinium formosum*.

Fig. 10. *Helleborus foetidus*.

Fig. 12. *Cornus mascula*.

Fig. 13. *Cineraria amelloides*.

Fig. 16. *Alyssum alpestre*.

Fig. 17. *Cheiranthus alpinus, Lycii*.

Fig. 20. *Nymphaea alba*.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00612 8631