Das Wachsthum der Cystolithen von Ficus elastica,
ein Beitrag zur Kenntnis des Dickenwachsthums vegetabilischer Zellhäute.

Von
C. Giesenhagen.

(Hierzu Tafel I.)

I. Einleitung.

Die Frage nach der Art, in welcher die vegetabilischen Membranen in die Dicke wachsen, hat seit langer Zeit die Botaniker beschäftigt. Bis gegen das Ende der fünfziger Jahre war unter den Gelehrten fast allgemein die Vorstellung verbreitet, dass die Membranen durch Apposition d. h. Auflagerung kleinster Theilchen eine Dickenzunahme erführen, dass also die Verdickung in ähnlicher Weise, wie das Metall im galvanoplastischen Apparat, Molekül für Molekül auf die bereits vorhandene Membranlamelle niedergeschlagen würde. Nägeli glaubte im Jahre 1847 Thatsachen gefunden zu haben, welche mit der bisherigen Anschauung nicht in Einklang zu bringen wären. Er studirte in der Folge die Wachsthumsvorgänge eingehend an den Stärkekörnern der Pflanzenzellen und kam zu dem Resultat, dass diese Gebilde nicht durch Apposition, sondern durch Intussusception, d. h. durch Einlagerung kleinster Theilchen zwischen die Molekelgruppen der ursprünglichen Anlage wachsen. Die Theorie des Wachsthums durch Intussusception, welche Nägeli auf molekular-physikalischen Grundlagen aufbaute und durch ein ausserordentlich reiches Beobachtungsmaterial gestützt in seinem Werk über die Stärkekörner der Gelehrtenwelt vorlegte, hat dann zeitweilig für das Wachsthum der Stärkekörner sowohl als der Zellhäute unumschränkte Geltung gehabt, bis endlich in den letzten Jahrzehnten infolge der verbesserten Beobachtungsmittel und Methoden gewisse Erscheinungen bekannt wurden, welche durch die Nägeli'sche Anschauung keine genügende Erklärung finden konnten. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass eine Verdickung von Zellwänden in einigen Fällen dadurch zu Stande kommt, dass fertige Membranlamellen auf die vorhandene Zellwand aufgelagert werden. Diese Thatsache zeigte, ohne den Werth und die Bedeutung der Intussusceptionstheorie zu vermindern, dass die Wandverdickungen nicht immer lediglich auf Substanzeinlagerung beruhen, sondern auch noch in andern Vorgängen ihren Ursprung haben können. Ein weiterer Schluss war zunächst nicht abzuleiten. Wie es aber in ähnlichen Fällen zu gehen pflegt, glaubten einige Botaniker der neu gefundenen Thatsache generelle Bedeutung beimessen zu dürfen; es sollte überhaupt jede Verdickung von Zellhäuten einzig durch Auflagerung neuer Substanz vor sich gehen. Dass diese Generalisirung nicht zulässig ist, dass überhaupt die Vorgänge bei der Verdickung der Zellhäute nicht so einfacher Natur sind, ist in neuester Zeit durch Arbeiten von Schmitz, Krabbe, Strasburger u. a. gezeigt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0005-1

worden. Man hat Grund anzunehmen, dass die Dickenzunahme der Zellwände weder lediglich auf Substanzeinlagerung, noch ausschliesslich auf Neubildung von Lamellen vom Plasma aus beruht, dass vielmehr die verschiedenen Vorgänge nebeneinander wirkend die Erscheinungen zu Stande bringen.

Bevor indes die Frage endgültig entschieden werden kann, wird es nöthig sein, an einzelnen Objekten die Vorgänge eingehend zu studieren, um so das Material zu beschaffen, welches erforderlich ist zur Begründung einer Theorie des Wachsthums der Membranen, die der von Nägeli gegebenen Intussusceptionstheorie als gleichwerthig an die Seite gestellt werden könnte.

Die vorliegende Arbeit soll in dem angegebenen Sinne einen Beitrag zur Lösung der Frage nach dem Wachsthum der Zellhäute liefern. Als Gegenstand der Untersuchung wurden die Cystolithen von *Ficus elastica* gewählt. Was die Zulässigkeit dieses Objektes beim Studium des Dickenwachsthums der Zellhäute anbetrifft, so darf wohl als bekannt vorausgesetzt werden, dass die Cystolithen ein Gebilde der Zellwand, eine lokale, ganz enorme Membranverdickung darstellen, welche sich von andern Wandverdickungen wesentlich nur dadurch unterscheidet, dass zwischen die organisirten Bestandtheile anorganische Substanzen, vornehmlich kohlensaurer Kalk und Kieselsäure eingelagert sind. Die Cystolithen sind seit ihrer Entdeckung schon sehr häufig von Forschern nach den verschiedensten Gesichtspunkten geprüft worden; die Fragestellung, welche der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegt, ist indes bisher hinsichtlich der Cystolithen noch nicht zum Ausgangspunkt einer Untersuchung gewählt worden.

Der Gang unserer Darlegung wird kurz folgender sein: Wir werden zunächst die Morphologie und Anatomie der Cystolithen von *Ficus elastica* eingehend studieren und dann die dabei gewonnenen Resultate zur Entscheidung über die Wachsthumsweise zu verwerthen suchen.

Ich will hier noch eine Bemerkung anfügen über die Bedeutung einiger Ausdrücke, welche im Folgenden häufig Verwendung finden. In der Terminologie der bei dem Wachsthum und der Neubildung von Zellhäuten auftretenden Erscheinungen ist einige Verwirrung dadurch entstanden, dass neuere Autoren entsprechend ihrer veränderten Auffassung Ausdrücke, die in der vorhandenen Literatur schon eine ganz specielle Bedeutung besassen, in ganz anderem Sinne verwendeten, ohne dass die Auffassung, welche der ursprünglichen Bedeutung der Worte zu Grunde lag, im Geringsten an Berechtigung verloren hätte. Strasburger bezeichnet z. B. als Schicht einen Complex gleichartiger dünner Häutchen, während man vorher nach Nägelis Vorgang die abwechselnden weichen und dichten annähernd parallel zur Oberfläche verlaufenden Partieen eines vegetabilischen Gebildes als Schichten bezeichnete. Ich habe in meiner

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0006-7

Arbeit, um Missverständnis zu verhüten, die Worte Lamelle, Schichtung, Schicht, geschichtet u. s. f. nur im allgemeinsten Sinne gebraucht, d. h. ich bezeichne als Schichtung jede annähernd zur Oberfläche parallel verlaufende Strukturverschiedenheit eines organisirten Körpers, gleichviel, ob die einzelnen hautartigen Strukturelemente von verschiedener Dichtigkeit sind oder nicht, ob dieselben als aus einer Vielheit dünnster Häutchen bestehend zu denken sind oder nicht, ob sie durch Wachsthum oder durch successive Neubildung entstanden sind. Wo von einer Schichtung im Sinne Nägeli's die Rede ist, da setze ich ausdrücklich hinzu, dass die Schichten oder Lamellen abwechselnd weich und dicht seien, wo von Lamellen im Sinne Strasburgers gesprochen wird, da verwende ich die Worte »gleichartige Schichten« oder »Lamellen von gleicher Dichtigkeit« oder einen ähnlichen leichtverständlichen Terminus.

In der Literatur über die Cystolithen wird allgemein eine im optischen Durschschnitt des Cystolithenkörpers sich zeigende radiale Zeichnung als Streifung bezeichnet. Da die Worte Streifen und Streifung in der pflanzlichen Histologie eine ganz specielle Bedeutung haben, welche für die radialen Strukturelemente im Cystolithen nicht zutrifft, so habe ich dieselben durchweg vermieden; ich bezeichne die radialen Streifen der Autoren ihrer Natur nach als radiale Stränge.

II. Morphologie, chemische Beschaffenheit und Entwickelungsgeschichte der Cystolithen von Ficus elastica.

Die in besonders ausgebildeten Epidermiszellen von *Ficus elastica* vorkommenden Cystolithen bestehen aus zwei Theilen, welche in der Mehrzahl der Fälle scharf von einander geschieden sind, dem Stiel und dem Körper.

Der Stiel hat einen kreisförmigen Querschnitt und ist in seiner ganzen Länge von annähernd gleichem Durchmesser, so dass er in dem Jugendstadium eine ziemlich regelmässige Walzenform zeigt (Taf. I. Fig. 1, 4 u. 10). Nur sieht man an demselben hin und wieder ringsherumlaufende wulstige Anschwellungen von geringer Dicke, und ausserdem ist das freie Ende des Stieles knopf- oder tropfenförmig abgerundet und um wenig dicker als der übrige Theil. Meistens erscheint abgesehen von den optischen Effekten, welche durch die ringwulstigen Anschwellungen hervorgebracht werden, der Stiel ganz homogen. Schacht[1]) behauptet, dass man im Stiel deutlich eine Schichtung erkennen könne, spätere Autoren bestreiten das. Da es für die Frage nach der Wachsthumsart von Bedeutung ist, zu wissen, ob der Stiel aus Schichten aufgebaut ist oder nicht, so werden wir genöthigt sein, uns späterhin über diesen Punkt ein eigenes Urtheil zu bilden.

1) Abhandlg. der Senkenb. Gesellsch. I. p. 133.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0007-3

Der Körper des Cystolithen hat im groben Umriss gewöhnlich eine länglich eiförmige Gestalt. Seine Oberfläche ist mit paraboloiden Papillen besetzt. Seiner Struktur nach besteht der Körper des Cystolithen aus übereinanderliegenden dünnen Membranlamellen. Diese annähernd concentrische Schichtung wird von radialen Strängen durchsetzt, welche im Innern des Körpers beginnend stets senkrecht zum Verlauf der Schichten nach der Peripherie sich hinziehen und je in der Spitze einer Papille endigen. Über die Natur der Stränge sind die Autoren verschiedener Ansicht. Kny[1]) hält dieselben für Cellulosebalken, während Richter[2]) annimmt, dass die Erscheinung auf einem Abwechseln wasserarmer und wasserreicher Partien beruhe. Auch die Entscheidung dieser Frage ist für unsere Untersuchung über das Wachsthum der Cystolithen von Wichtigkeit und bedarf daher noch einer eingehenderen Behandlung.

Was nun die chemische Beschaffenheit der Cystolithen von *Ficus elastica* betrifft, so steht zunächst fest, dass sich darin Stiel und Körper wesentlich von einander unterscheiden. Beide bestehen zwar der Hauptsache nach aus Cellulose, aber der Körper enthält kohlensauren Kalk, welcher dem Stiel fehlt. Ob der Stiel, wie es heute in den meisten Lehrbüchern steht, verkieselt ist, das wird noch zu beweisen sein; Richter[3]) stellt es ganz entschieden in Abrede. Es scheint, als ob bei den Untersuchungen über diesen Punkt nicht die nöthige Rücksicht auf das Alter der Stiele genommen worden ist. Junge Cystolithenstiele sind sicher anders zusammengesetzt als diejenigen, welche schon einen völlig ausgewachsenen Körper tragen. Die ersteren erscheinen straff und sind gegen Säuren äusserst resistent, letztere sind verkrümmt und verbogen und widerstehen der Einwirknng von Schwefelsäure nicht dauernd. Diese Thatsachen gestatten eine Parallele zwischen den Cystolithen von *Ficus* und denjenigen der *Acanthaceen*, bei denen die substanzielle Umwandlung des Stieles bei zunehmendem Alter sogar bis zur völligen Auflösung fortschreitet. Wenn man bedenkt, wie leicht gerade die Kieselsäure im Pflanzenkörper wandert, und ferner in Betracht zieht, dass die ausgewachsenen Cystolithenkörper bei *Ficus* mit einer Schale von Kieselsäure umkleidet werden, so liegt der Gedanke nahe, dass die Stiele gemäss der Angabe Luerssens im Jugendstadium verkieselt sein mögen, dass ihr Kieselgehalt im Alter aber schwindet und zum Aufbau der das Wachsthum des Cystolithen beschliessenden Kieselschale verbraucht wird. Richters Behauptung hätte dann für die Stiele ausgewachsener Cystolithen ihre Geltung.

Die Menge des kohlensauren Kalkes in dem Körper der Cystolithen von *Ficus elastica* ist ziemlich beträchtlich, wie aus der Menge der an-

1) Kny, Wandtafeln zur Pflanzenkunde II. Tfl. XI.
2) Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. LXXVI. 1. p 145.
3) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0008-8

schiessenden Gipsnadeln bei Zusatz von Schwefelsäure geschlossen werden kann. In welcher Form das Mineral eingelagert ist, ob krystallinisch oder amorph, ob zwischen den Membranlamellen, oder intramolekular in denselben, das steht vorläufig noch dahin. Wir werden hernach Gelegenheit haben, dieser Frage näher zu treten.

Die Entwickelungsgeschichte der Cystolithen von *Ficus elastica* ist aus den Lehrbüchern allgemein bekannt. Es genügt ihren Verlauf hier in groben Zügen anzudeuten. Schon in der Knospe zeigen gewisse Epidermiszellen der *Ficus*-Blätter eine differente Ausbildung gegenüber den sie umgebenden dadurch, dass ihre nach aussen gelegene Wand mehrmals so stark verdickt erscheint als diejenige der angrenzenden Zellen. Im Laufe der Entwickelung wölbt sich die verdickte Wand zapfenartig in das Lumen der Zelle vor und die Hervorragung wächst dann immerfort vorwiegend in die Länge zugleich mit der Zelle, welche stets ungetheilt bleibt, während ihre Nachbarinnen verschiedene Theilungen erfahren. Hat endlich die Zelle ihre definitive Grösse erreicht, so ragt die zapfenförmige Wandverdickung, der nachmalige Stiel des Cystolithen etwa bis in die Mitte ihres Lumens hinein. Nun erst, nachdem das Blatt sich längst ausgebreitet hat, beginnt die Anlage der ersten optisch differenten Schichten, die den Anfang des Cystolithenkörpers bilden. Zunächst sind die Schichten einigermassen regelmässig und glatt; bald sieht man in denselben die radialen Stränge angedeutet, und es bilden sich die Papillen an der Oberfläche aus. In diesem Stadium tritt zuerst der kohlensaure Kalk auf, um mit dem wachsenden Cystolithen an Menge zuzunehmen. Indem die Zahl der Schichten sich beständig vergrössert, schwillt der Körper des Cystolithen mehr und mehr und erfüllt endlich fast die ganze Zelle.

Das ist in Kürze die Darstellung des Entwickelungsganges der Cystolithen von *Ficus elastica*, wie sie leicht aus der Beobachtung einer Reihe von aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien abgeleitet werden kann. In welcher Weise aber aus dem einen Entwickelungsstadium das nächste hervorgeht, welche Entwickelungsvorgänge vom einen zum andern hinüberführen, das bleibt noch zu erklären. Nach Schacht[1]), überhaupt nach der Ansicht der meisten ältern Botaniker, wären die äussern Theile des wachsenden Cystolithen auf die nächstinnern niedergeschlagen, wie etwa die Tropfsteinschichten eines Stalaktiten, oder wie ein Metallüberzug im galvanoplastischen Apparat. Wollte man Nägeli's Theorie auf die Gebilde anwenden, so müsste man annehmen, dass die Grössenzunahme der Cystolithen zurückzuführen sei auf eine Einwanderung von Baustoffen zwischen die Molekularkomplexe der ursprünglichen Anlage, wobei die Schichtung durch auftretende Spaltungen zur erklären wäre. Eine von

1) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0009-7

neueren Autoren verfochtene Hypothese vom Wachsthum der Zellhäute geht dahin, dass alle Substanzzunahme der Membranen hauptsächlich durch Auflagerung fertiger Celluloselamellen zu Stande kommt. Eine direkte Beobachtung des Wachsthums, welche jeden Zweifel beseitigen könnte, ist unmöglich. Es handelt sich für uns also darum, in dem Bau und der Beschaffenheit der Cystolithen Thatsachen zu finden, welche in objektiver und eindeutiger Weise die Frage nach der Art der Wachsthumsvorgänge entscheiden, gleichviel ob dabei die eine oder die andere der soeben erwähnten Ansichten vom Wachsthum der Membranen bestätigt wird oder nicht.

Wir wenden uns zunächst zur Erörterung der vorhin angedeuteten morphologischen Fragen, welche durch die bisherige Forschung keine endgültige Erledigung gefunden haben, und welche gerade bei der Beurtheilung der Wachsthumserscheinungen von Bedeutung sind.

III. Ergänzende Untersuchungen über die Morphologie der Cystolithen von Ficus elastica.

a) Struktur des Stieles.

Es ist vorhin schon erwähnt worden, dass die Forscher, welche diesen Punkt berührt haben, über die feinere Struktur des Cystolithenstieles bei *Ficus elastica* verschiedener Ansicht sind. Schon Meyen[1]) wurde durch das Vorhandensein der mehr oder minder deutlichen Ringelungen am Stiel zu der Annahme geführt, dass der Stiel aus über einander gelagerten Schichten bestände. Schacht[2]) glaubte bei genauer Einstellung die Schichtung des Stieles in jedem Falle zu sehen und gab bei seiner Arbeit Abbildungen von deutlich geschichteten Cystolithenstielen. Von den andern Autoren behauptete vor allen Weddel[3]) gerade im Gegensatz zu der ihm bekannten Beobachtung von Meyen und Schacht, dass eine solche Schichtung nicht sichtbar sei. Richter[4]) spricht von »scheinbar ungeschichteten« Stielen und drückt damit jedenfalls aus, dass nach seiner Meinung eine Schichtung nicht direkt zu beobachten sei, wenn auch die vorsichtig gewählten Worte die Frage nach dem Vorhandensein einer Schichtung überhaupt unentschieden lassen.

Man sieht, es stehen sich hier die Beobachtungen diametral gegenüber. Schacht stützt seine Annahme einer Schichtung im Stiel auf gewisse Beobachtungsbilder. Weddel und Richter constatiren, dass solche Bilder in Wirklichkeit nirgends vorhanden sind und entziehen damit der Behauptung, dass der Stiel geschichtet sei, den Halt. Es ist eine

1) Müllers Archiv für Anatomie und Physiologie 1839. p. 255. — 2) a. a. O. — 3) Ann. des sciences nat. Bot. S. IV. t. II. p. 267. — 4) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0010-8

heikle Frage, welchem der Beobachter man die grössere Objektivität zutrauen darf, auf welcher Seite man die Thatsache zu suchen hat. Klar ist, dass in diesem Falle nichts gewonnen wird, wenn ein einzelner neuer Beobachter seine direkte Beobachtung über einen solchen streitigen Punkt mittheilt. Wenn man denselben Weg einschlägt, der die älteren Forscher zu den widersprechenden Angaben geführt hat, so ist man einmal denselben Fehlerquellen ausgesetzt; und ferner, wenn man wirklich mit äusserster Sorgfalt die Beobachtung ausführt, das Resultat kann dann doch nur für den Beobachter selbst überzeugend sein. Im übrigen verleiht es höchstens der einen von den ältern Ansichten einen etwas höheren Grad von Wahrscheinlichkeit. Um wirklich zu allgemein gültiger objektiver Gewissheit, — soweit überall von einer solchen gesprochen werden kann, — über den Punkt zu gelangen, müssen Beweise erbracht werden, welche sich auf Thatsachen stützen, deren Beobachtung weniger zweifelhaft und von dem subjektiven Beobachtungsvermögen weniger abhängig ist, als das direkte Erkennen einer zarten nur schwach angedeuteten Schichtung. Immerhin wird es sich trotzdem empfehlen, zunächst zur eigenen vorläufigen Orientirung auch der direkten Beobachtung einen Platz einzuräumen.

Es ist schon angedeutet worden, dass die schwachen Ringelungen des Stieles bei der mikroskopischen Beobachtung optische Effekte erzeugen, welche wohl geeignet sind, einem oberflächlichen Beobachter quer durch den Stiel verlaufende Schichten vorzutäuschen. Sollte Schacht einer so groben Sinnestäuschung zum Opfer gefallen sein? — Sicherlich nicht! Schachts gewissenhafte Art zu beobachten hätte das nicht zugelassen, und die Abbildungen geschichteter Cystolithenstiele, welche Schacht bei seiner Arbeit giebt, zeigen deutlich, dass er etwas anderes beobachtet hat, als die Schatten und Interferenzlinien, welche den Unregelmässigkeiten des Stieles ihre Entstehung verdanken. Schacht behauptet, dass man an jedem Cystolithenstiel bei *Ficus elastica* und *australis* die Schichtung deutlich wahrnehmen könne, wenn nur die Einstellung des Mikroskopes die richtige sei. Ich muss gestehen, dass mir das nicht in dem Maasse gelungen ist. Immerhin habe ich aber doch in einer Anzahl von Fällen in völlig normalen Cystolithenstielen ohne Anwendung von Reagentien eine Schichtung durch zarte Linien angedeutet gesehen. Die Linien verliefen in einer Curve quer durch den Stiel und entzogen sich nahe der Seitenfläche in die Längsrichtung des Stieles einbiegend der Beobachtung.

Es fragt sich nun, woran mag es liegen, dass die etwa vorhandene Schichtung nicht überall deutlich sichtbar ist. Die Ursachen werden sowohl in der äussern Form als in der innern Beschaffenheit der Stiele zu suchen sein. Die Stiele sind annähernd cylindrische Gebilde mit einem im Verhältnis zur Länge nur geringen Querdurchmesser. Wenn nun, wie aus der soeben mitgetheilten direkten Beobachtung und aus der Analogie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0011-4

mit andern geschichteten vegetabilischen Körpern als wahrscheinlich gefolgert werden darf, die etwa vorhandenen Schichten nicht scheibenförmig den cylindrischen Stiel aufbauen, sondern der Oberfläche des Gebildes annähern, parallel auch seitlich übereinander hinweg verlaufen, so müssen dieselben entgegen dem querverlaufenden Abschnitt in ihrem Längsverlaufe ausserordentlich zart sein, vielleicht so zart, dass die optische Auflösung des Schichtencomplexes in einzelne Linien auch unter übrigens günstigen Bedingungen überhaupt unmöglich ist, weil der Durchmesser der einzelnen Lamellen unterhalb der Grenze des Sichtbaren bleibt. Hinzu kommt dann noch, dass durch die an den Längsseiten cylindrischer Gebilde auftretenden Brechungs- und Interferenzerscheinungen die Beobachtung gestört wird.

Aber diese Hindernisse haben keine Bedeutung für denjenigen Theil der einzelnen Schichten, welcher quer zur Längsachse des Stieles verläuft. Dort müssen die Schichten eine gewisse messbare Dicke besitzen, und die störenden optischen Einflüsse der Randpartieen des Stieles fallen fort; man müsste also von etwaigen anderen Beobachtungsstörungen abgesehen bei mittlerer Einstellung eine Reihe gekrümmter Querlinien durch den Stiel verlaufen sehen. Und in der That, wo ich überhaupt in normal gebildeten Stielen eine Schichtung direkt beobachten konnte (Taf. I. Fig. 4), dort waren, wie vorhin erwähnt, die Schichten ausschliesslich in ihrem Querverlaufe erkennbar. Die sichtbaren Contaktlinien lassen sich in einer Kurve gegen die Längswand des Stieles hin verfolgen, wo sie dann aus den oben angegebenen Gründen verschwinden. Dass nun auch der Querverlauf der Schichten nur in wenigen Fällen und dort nur undeutlich zu erkennen ist, das mag zum Theil in den äusseren Unregelmässigkeiten des Stieles seinen Grund haben, vielleicht liegt es auch an den besonderen physikalischen Eigenschaften des den Stiel zusammensetzenden Materials, welche dem ganzen Gebilde das eigenthümliche, glänzende Aussehen verleihen.

Um die Schichtung des Stieles auch im Längsverlaufe direkt beobachten zu können, wäre es erwünscht, Fälle zu finden, in denen der Querdurchmesser des Stieles nicht so weit hinter der Länge des Gebildes zurückbleibt, in denen also die einzelnen Lamellen der Schichtung auch seitlich eine der Beobachtung zugängliche Dicke haben und theilweise von den durch die Stielränder hervorgerufenen optischen Effekten nicht mehr verdeckt werden. Solche Fälle sind nun nicht gerade schwer zu finden.

Die Cystolithen von *Ficus elasica* sind ausserordentlich empfindlich gegen Verletzungen, welche das sie führende Blatt erfährt, während sie sich noch in der Entwickelung befinden. Wird ein Blatt in der Jugend angeschnitten, eingerissen oder auch nur durch Insektenstiche verwundet, so wird dadurch die normale Ausbildung seiner Cystolithen gehemmt; es bilden sich allerlei von der gewöhnlichen Form abweichende Gestalten heraus, die dann bisweilen für die Beobachtung der innern Struktur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0012-9

günstigere Bedingungen bieten als die normalen. Verschiedentlich fand ich in Blättern, die frühzeitig verletzt waren, alle Cystolithenstiele unten zwiebelartig verdickt, so dass der Querdurchmesser derselben der Länge fast gleichkam (Taf. I. Fig. 2). In allen diesen Fällen, in denen ja die vorhin angedeuteten der Beobachtung günstigen Bedingungen vorlagen, war stets die Schichtung im Längs- wie im Querverlauf deutlich zu verfolgen.

Sehr instruktiv ist auch eine zweite ziemlich häufige Form abnormer Ausbildung, bei welcher sich der Stiel in ungewöhnlicher Weise verlängert (Taf. I. Fig. 3). Dabei werden die dem freien Stielende zunächst liegenden Schichten in ihrer querverlaufenden Partie in dem Grade different ausgebildet, dass über das Vorhandensein einer Schichtung gar kein Zweifel bestehen kann. Am Rande sieht man die Lamellen alle in eine gleichmässig den Stiel überkleidende Schicht verschmelzen, die auch mit den besten mir zu Gebote stehenden optischen Hülfsmitteln [1]) nicht in einzelne Lamellen aufgelöst werden konnte. Nach dem Ende des Stieles zu, welches an der Zellwand befestigt ist, verliert sich die sichtbare Schichtung ganz allmählich; die Linien werden nach und nach immer undeutlicher, bis endlich nichts mehr mit Bestimmtheit zu unterscheiden ist. Dieses allmähliche Übergehen der mit Schichtung versehenen Partieen in denjenigen Theil des Stieles, der vollständig homogen erscheint, legt die Vermuthung nahe, dass auch dieser letztere aus einzelnen Membranlamellen aufgebaut sei, die nur aus irgend welchem Grunde optisch nicht unterschieden sind.

Die geschilderten Stielformen geben uns über zwei Dinge Aufschluss. Einmal zeigen sie, dass wenigstens in gewissen Fällen der Stiel aus einzelnen Lamellen besteht, und ferner bestätigen sie den vorhin gemachten Analogieschluss, dass die Lamellen auch seitlich übereinander hinweg laufen. Ausserdem ist es durch die Beobachtung wahrscheinlich gemacht, dass die Theile des Stiels, welche homogen erscheinen, ebenfalls aus Lamellen aufgebaut sind, und dass also auch die normalen Stiele eine lamellöse Struktur besitzen.

Gegen die letzte Schlussfolgerung lässt sich freilich ein triftiger Einwand geltend machen. Die beschriebenen Formen sind pathologische Missbildungen, und es ist nicht angebracht, aus der Analogie von solchen direkt auf normale Fälle zu schliessen. Es liegt freilich auf der Hand, dass auch bei pathologischen Bildungen die chemischen und physikalischen Gesetze, welche der normalen Bildung zu Grunde liegen, nicht aufgehoben sein können, dass nur die veränderten Bedingungen die Wirksamkeit dieser Bildungsgesetze in veränderter Form an dem Gebilde zum Ausdruck bringen: — Ein deformirter Hutpilz wird noch immer über das Wesen des Pseudoparenchyms der Pilze Aufschluss geben. — Aber es hält oft

1) Es wurden bei den Untersuchungen neben andern leistungsfähigen Objektiven die neuen apochromatischen Systeme von Zeiss benutzt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0013-5

schwer zu bestimmen, wie weit im einzelnen Falle pathologischer Wachsthumserscheinung der Einfluss der veränderten Umstände reicht. Unsere Erwägung im Anschluss an die Schilderung der Missbildungen hat also insofern Berechtigung und Werth, als sie uns über die Richtung orientirt, die wir bei der weiteren Untersuchung einzuschlagen haben. Wir dürfen nur nicht bei dem bisherigen Ergebnisse stehen bleiben, sondern müssen suchen, auch an den normal ausgebildeten Stielen das Vorhandensein der Schichtung zu erweisen.

Es könnte jemand der Ansicht sein: wo keine Schichten zu sehen sind, da darf auch nicht von Schichtung gesprochen werden; mag auch das Gebilde ursprünglich aus einer Anzahl von einzelnen Schichten hervorgegangen sein, wenn es homogen aussieht, so sind dann eben die Schichten zu einer gleichmässigen Masse mit einander verschmolzen. Diese Ansicht ist nicht zu billigen. Man muss bei den vegetabilischen Zellhäuten sehr wohl zwei Arten der Schichtung unterscheiden. Bei der ersten Art sind die aneinandergrenzenden Membranlamellen ihrer Natur nach verschieden, sei es, dass substanzärmere Schichten mit dichteren abwechseln, wie etwa bei den Stärkekörnern, sei es, dass die chemische Beschaffenheit der Lamellen different ist, wie bei den Cutikularschichten der Epidermis höherer Pflanzen, oder sei es endlich, dass die Anordnung der Molekularcomplexe in den benachbarten Schichten verschiedenen Richtungen folgt, wie das z. B. bei den Bastzellen von *Nerium* [1]) der Fall ist und durch den oft entgegengesetzten Verlauf der Streifung zum Ausdruck kommt. In allen diesen Fällen wird es nicht schwer sein, durch direkte Beobachtung das Vorhandensein der Schichtung festzustellen. Anders ist es bei der zweiten Art der Schichtung, bei welcher physikalisch und chemisch gleich gebaute Lamellen aneinander gelagert sind. Hier sind es eben nur die Contaktlinien, welche die Schichtung sichtbar machen. Es lässt sich sehr wohl denken, dass in einem solchen Falle die Contaktlinien auch bei der besten Vergrösserung nicht erkennbar sind; man braucht nur anzunehmen, dass die Molekularstruktur der Lamellen an den Contaktflächen ebenso beschaffen ist wie im Innern, und dass die Interstitien zwischen den Micellen in den Contaktflächen der sich berührenden Lamellen nur wenig weiter sind als die Intermicellarräume innerhalb der Lamellen. Es ist nicht ersichtlich, wie unter diesen Umständen zwischen den Lamellen und den Contaktlinien eine optische Differenz entstehen sollte. Wären freilich die Grenzmicelle der benachbarten Lamellen so angeordnet und einander soweit genähert, dass sie auf einander die gleiche Wechselwirkung ausüben, wie die Micelle im Innern einer einzelnen Lamelle, so könnte man mit Recht von einem Verschmelzen der Schichten zu einer homogenenMasse sprechen; aber so lange das nicht der Fall ist, so lange

1) cf. G. Krabbe in Pringsheims Jahrb. XVIII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0014-1

sei es gegen chemische oder mechanische Einwirkungen die Berührungsstelle zweier Lamellen sich anders verhält als eine beliebige Stelle innerhalb der Lamellen, so lange muss auch der Aufbau des Gebildes als geschichtet bezeichnet werden.

Beim Anfertigen von Querschnitten aus dem *Ficus*blatt geschieht es nicht selten, dass ein Cystolith vom Messer erfasst und losgerissen wird. Gewöhnlich reisst dabei der Stiel nicht an seiner Anheftungsstelle, sondern weiter nach der Mitte zu, und man findet dann, dass die Bruchstelle immer eine ganz bestimmte Form aufweist, die nicht zufällig hervorgerufen sein kann. Wäre der Stiel ein homogenes Gebilde, so müsste das Zerreissen in ähnlicher Weise erfolgen wie etwa das Zerreissen eines auf Zug geprüften cylindrischen Stabes aus irgend einem wenig dehnbaren Metall oder aus einem andern homogenen Material. Versuche mit Glas, Siegellack, Stearin, Guttapercha und Kautschuk zeigten, wie zu erwarten war, dass die Bruchfläche beim Zerreissen eine senkrecht zur Längsachse des Versuchsstabes gelegene Ebene ist, die je nach der Eigenart des Materials glatt oder körnig rauh erscheint. Die Sammlungen der technischen Reichsversuchsanstalt gaben mir Gelegenheit auch die Bruchflächen von zerrissenen Metallstäben zu studieren. Dehnbare Metalle wie Schmiedeeisen zeigen insofern eine Abweichung von den spröden Materialien, als der auf Zug geprüfte Stab vor dem Zerreissen an der spätern Bruchstelle etwas ausgezogen wird, also eine Verminderung des Durchmessers erfährt. Die endliche Bruchfläche ist auch dort eine senkrecht zur Längsachse des Stabes liegende Ebene von körniger Fläche. Die spröden Metalle, z. B. Gusseisen, zeigen ein ähnliches Verhalten wie etwa eine Siegellackstange; indes fanden sich in der Sammlung eine Anzahl von Gusseisenstäben, deren Bruchflächen eine als Trichterbildung bezeichnete Unregelmässigkeit aufwiesen. Es war an dem einen Stück eine unregelmässige flach kegelförmige Erhöhung vorhanden, der natürlich am andern Stück eine flache trichterförmige Vertiefung entsprach. Abgesehen von dieser geringen Abweichung, die nur selten vorkommt und auf einer Ungleichmässigkeit des Materials zu beruhen scheint, zeigen alle homogenen Stäbe beim Zerreissen eine ebene Bruchfläche senkrecht zur Längsachse. Homogenität vorausgesetzt müssen wir von dem Stiel der Cystolithen von *Ficus elastica* das Gleiche erwarten. Der Zug erfolgt bei dem zerreissenden Cystolithenstiel, da das Messer den Körper des Cystolithen an seinem Umfange fasst, freilich nicht ganz genau in der Richtung der Längsachse, sondern unter einem spitzen Winkel, so dass der Stiel neben dem Zug zugleich eine geringe Biegung erfährt. Dadurch kann indes keine abweichende Gestalt des Bruches herbeigeführt werden, wenn nicht die Biegungsfestigkeit des Stieles so gering ist, dass Zersplittern eintritt. Sehen wir nun, wie sich der Stiel der Cystolithen von *Ficus elastica* in Wirklichkeit verhält.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0015-7

In allen Fällen, in denen ein Cystolithenstiel in der oben beschriebenen Weise zerrissen ist, zeigt das abgerissene Bruchstück an der Bruchstelle eine halbkugelige Aushöhlung, welcher an dem an der Zellwand befestigten Stück eine ebenso gestaltete Erhöhung entspricht (Taf. I. Fig. 5 u. 6). Diese Erhöhung verläuft in vielen Fällen nicht ganz bis an den äussern Rand des Stieles, sondern sie wird meist noch von einem häutigen Rande umgeben (Fig. 5); es kommt aber auch vor, dass der häutige Rand an dem abgerissenen Stielende hängen geblieben ist (Fig. 6). Man sieht, dass hier von der Ähnlichkeit der Bruchfläche des Stieles mit derjenigen eines zerrissenen homogenen Stabes nicht entfernt die Rede sein kann.

Wenn wir uns nun vergegenwärtigen, was uns vorhin die abnorm gebildeten Cystolithenstiele über den muthmasslichen Verlauf der Schichten im Stiel gelehrt haben, so werden wir eine völlig befriedigende Erklärung für die beschriebene Form der Bruchflächen gewinnen. Wir hatten gesehen, dass die Stiele der Cystolithen von *Ficus elastica* wahrscheinlich aus Schichten aufgebaut sind, welche in ihrem querlaufenden Theil uhrglasähnlich über einander gelagert sind und ausserdem auch noch seitlich über einander hinweg verlaufen. Denken wir uns nun ein solches Gebilde, welches mit der Elasticität der Cellulosehäute ausgestattet ist, auf Zug geprüft, so werden, wenn die angewendete Kraft stark genug ist, zunächst an einer beliebigen Stelle, wo gerade die Verbindung am lockersten war, die uhrglasförmigen quer zur Längsachse des Gebildes liegenden Partieen zweier Schichten auseinander weichen. Wir können jetzt von der so entstandenen Spalte an gerechnet einen äusseren und einen inneren Schichtencomplex unterscheiden. Die Längswandung des äussern Complexes wird durch den Zug eine Dehnung erfahren und dadurch wenigstens auf einer kurzen Strecke aus der Berührung mit der Längswandung des innern Complexes gelöst werden. Ist die Elasticitätsgrenze erreicht, so tritt Zerreissen der äussern Längswandung ein, und zwar braucht der Riss nicht gerade dort zu entstehen, wo die Bodenpartie des innern Lamellencomplexes gegen die Längswand hin verläuft. Je nachdem der Riss höher oder tiefer liegt, kommt der häutige Rand an dem der Zellwand aufsitzenden oder an dem freien Stück des zerrissenen Stieles zu Stande.

Wir sehen also, dass das Verhalten der Cystolithenstiele beim Zerreissen durchaus mit der Annahme einer Schichtung übereinstimmt und durch dieselbe eine vollkommen befriedigende Erklärung findet. Wäre diese Erklärung die einzige mögliche, so wäre hiermit der Beweis für das Vorhandensein der Schichtung im Stiel der Cystolithen von *Ficus elastica* vollgültig erbracht. Indes fragt es sich, ob nicht etwa aus der Lagerung der kleinsten Theile des Stieles, aus der Anordnung der Micellarreihen die Form der Bruchfläche beim Zerreissen resultiren könnte. Diese Frage hat ihre volle Berechtigung. Wenn man aus der Spaltbarkeit eines

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0016-3

Krystalles nach einer bestimmten Richtung eine Schichtung parallel zu dieser Spaltungsfläche folgern wollte, so wäre das sicher gefehlt; denn viele Krystalle sind nach zwei oder drei, die Zinkblende gar nach sechs Richtungen im Raume spaltbar. Das kann nur darauf beruhen, dass in den Krystallen gleich geformte und gleich grosse Moleküle in regelmässigen Reihen angeordnet sind. In derselben Weise könnte es sehr wohl gedacht werden, dass die Micelle im Cystolithenstiel in uhrglasähnlich gekrümmten Flächen angeordnet seien, und dass die Bruchfläche beim Zerreissen des Stiels den Punkten geringerer Cohärenz zwischen den Micellarreihen folgte.

Es ist ausserordentlich schwer, wenn nicht unmöglich, über die Lagerung der kleinsten Theile eines organischen Gebildes unzweifelhaften Aufschluss zu bekommen, zumal bei cylindrischen Objekten von geringem Durchmesser, welche selten eine eindeutige Beobachtung im polarisirten Lichte zulassen. Wir können aber auch ohne die direkte Untersuchung dieses Punktes zur Entscheidung unserer Frage gelangen. Die Chromsäure hat die Eigenschaft, eine Quellung der Zellhäute hervorzurufen uud den Brechungsindex derselben zu ändern, worauf es jedenfalls beruht, dass sie zur Sichtbarmachung des histologischen Aufbaues vegetabilischer Membranen so vorzügliche Dienste leistet. Das Reagens versagt auch in unserm Falle seine Wirkung nicht. Zum Versuche wählt man am besten solche Stiele aus jungen *Ficus*blättern, welche eben die ersten optisch differenten Schichten an ihrem Ende zeigen. Legt man Blattquerschnitte, die solche Cystolithenstiele enthalten, für einige Minuten in Chromsäure, wäscht mit Wasser aus und untersucht in Glycerin, so sieht man schon bei verhältnissmässig geringer Vergrösserung, dass der Stiel in eine sehr grosse Anzahl von Schichten aufgelöst ist. Bei Anwendung einer guten Immersion zeigt sich, dass die Schichten in dem querverlaufenden Theile eine gewisse annähernd gleiche Dicke haben; in ihrem Längsverlaufe sind sie wegen ihrer Zartheit nicht einzeln zu verfolgen. Wir dürfen aber aus der Bildung des häutigen Randes an den Bruchflächen zerrissener Stiele mit einiger Sicherheit folgern, dass auch im Längsverlaufe die zarten Schichten nicht völlig mit einander verschmolzen sind.

Wollte man gegenüber diesem Befunde den vorhin erhobenen Einwurf auch jetzt noch wieder aufnehmen und auch das durch die Einwirkung der Säure erzeugte Bild auf die Lagerung der Micelle zurückführen, so müsste man, da ja die sichtbar gemachten Schichten in ihrem Querverlauf eine gewisse messbare annähernd gleiche Dicke zeigen, annehmen, dass immer eine ganze Anzahl benachbarter Micellarreihen sich gegen das Reagens gleichverhalten. Solche sich gleichverhaltende Complexe von benachbarten Micellarreihen sind aber eben nichts anderes als Schichten.

Wir wollen nun kurz den bis hierher zurückgelegten Weg noch einmal überschauen. Da die Angaben älterer Autoren über die Sichtbarkeit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0017-8

einer Schichtung in den Cystolithenstielen bei *Ficus elastica* in direktem Widerspruch mit einander stehen, so war es nicht möglich, aus der unmittelbaren Beobachtung an normalen Stielen einen allgemeingültigen Schluss über die Struktur der Gebilde abzuleiten. Die Betrachtung einiger abnormer Stielformen zeigte, dass wenigstens diese abnormen Bildungen aus Schichten zusammengesetzt sind. Da in einigen Fällen die deutlich geschichteten Stieltheile allmählich in die homogen erscheinenden übergingen, so wurde es wahrscheinlich, dass auch die letzteren und ebenso auch alle normalen Cystolithenstiele eine lamellöse Struktur haben. Die beim Zerreissen entstehende regelmässige Bruchfläche der normalen Stiele liess dasselbe schliessen; es blieb indes noch unentschieden, ob nicht etwa die Form der Bruchfläche nur durch die Anordnung der kleinsten Theilchen in dem übrigens homogenen Stiele bedingt sei. Durch das Verhalten der Cystolithenstiele bei der Einwirkung von Chromsäure aber wurde auch dieser Zweifel beseitigt, so dass wir zu dem Schluss gelangen: Die Stiele der Cystolithen von *Ficus elastica* sind aus kappenförmigen Membranlamellen aufgebaut, welche auch seitlich über einander hinweg verlaufen.

b) Natur der radialen Stränge im Körper der Cystolithen.

Wir kommen jetzt zur Erörterung der zweiten für unsere Betrachtung wichtigen Frage, über welche unter den früheren Autoren verschiedene Ansichten herrschen. Es handelt sich dabei um die Natur der radialen Stränge, welche den Körper der Cystolithen von seinem Innern bis zu der Spitze jeder Papille durchziehen. Vergegenwärtigen wir uns kurz, welche Ansichten bisher über diesen Punkt geäussert worden sind. Von den älteren Autoren, welche die radialen Stränge erwähnen, hat nur Payen [1]) eine Meinung über die Bedeutung derselben ausgesprochen. Er bildet ein Bruchstück eines Cystolithenkörpers ab, auf welchem eine ganze Anzahl der radialen Stränge im Querschnitt sichtbar ist und erklärt diese für die Lumina der kleinen kalkerfüllten Zellen, aus denen nach seiner Auffassung der ganze Körper des Cystolithen zusammengesetzt ist. Offenbar müssen ihm diese Querschnittbilder als Hohlräume respective als kalkerfüllte Räume erschienen sein. Schacht [2]) giebt an, dass die strahlenförmige Zeichnung im Innern der Cystolithenkörper bei der Entfernung der Kalksalze nicht verschwindet, und also den Zellstoffschichten selbst angehören müsse. Über die Ursache der Erscheinung weiss er nichts anzugeben. In neuerer Zeit hat Kny [3]) eine Behauptung über die Natur der Stränge aufgestellt. Er sieht im direkten Gegensatz zu Payen die radialen Stränge als substanzreiche Zellstoffbalken an, die den Cystolithenkörper durchziehen und für denselben gewissermassen ein festes Grundgerüst bilden. Kny stützt seine

1) Mém. prés. p. div. savants 1846 t. IX. p. 77. — 2) a. a. O. — 3) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0018-4

Ansicht auf die Erscheinung, dass sich die Stränge mit Chlorzinkjod stärker färben als ihre Umgebung. Richter[1]) glaubt beweisen zu können, dass Kny's Ansicht irrig sei, da die radialen Stränge durch Kochen der Cystolithen in Kalilauge verschwinden. Aus diesem Verhalten ist Richter geneigt zu schliessen, dass es sich hier um ein Abwechseln von wasserreichen und wasserarmen Partien handelt. Dieser Meinung schliesst sich auch Penzig[2]) an.

Man sieht, es sind bisher lediglich Vermuthungen über die Natur der radialen Stränge geäussert worden, die durch einige Experimente mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht wurden. Wenn die Stränge sich mit Chlorzinkjod stärker färben, so ist damit zunächst nur gezeigt, dass dort Cellulose in anderer Anordnung und Vertheilung vorhanden ist, dass aber die Cellulose dort continuirliche, massive Stützbalken bildet, geht daraus keineswegs hervor und erscheint äusserst problematisch, wenn man bedenkt, dass die radialen Stränge sehr häufig im optischen Durchschnitt der Cystolithen perlschnurartig, wie aus einzelnen knopfigen Anschwellungen bestehend erscheinen. Ebenso wenig vermag das Richter'sche Experiment, das Kochen in Kalilauge, die daraufhin geäusserte Meinung genügend zu stützen, da ja bei der erwähnten Manipulation noch andere Veränderungen in dem pflanzlichen Gebilde veranlasst werden, als nur ein Ausgleich der Wasservertheilung innerhalb der Cellulose. Payen, der lediglich aus direkter anatomischer Beobachtung seinen Schluss über das Wesen der Stränge ableitete, musste nothwendig zu einer falschen Deutung des Beobachteten kommen, da seine ganze Auffassung von der Beschaffenheit des Cystolithenkörpers irrig war und für seine Schlussfolgerung falsche Voraussetzungen ergab. Fast könnte es scheinen, als ob Payens Beobachtung eine Stütze für die von Richter aufgestellte Meinung abgeben könnte. Die von ihm als Zelllumen gedeuteten Stellen des Bruchstückes wären die von Richter angenommenen wasserreichen also substanzarmen Partieen, die bei ihrem geringen Durchmesser im Gegensatz zu ihrer Umgebung im mikroskopischen Bilde des Querschnittes sehr wohl den Eindruck eines Hohlraums hervorrufen könnten. Damit ist aber wiederum die von Kny beobachtete Thatsache unvereinbar, dass gerade diese Stränge sich mit Chlorzinkjod intensiver färben als alles Übrige. Wir müssen uns an das Objekt selber halten, um Aufschluss zu bekommen. Was aus dem Studium der optischen Durchschnitte von Cystolithen gefolgert werden konnte, das ist sicher auch den früheren Autoren bekannt gewesen und hat eben nicht zu einer einheitlichen Deutung der Erscheinung geführt. Bei der Untersuchung handelte es sich also darum, die Cystolithen zu zerlegen, so dass eine nähere Prüfung der Erscheinung vorgenommen werden konnte.

---

1) a. a. O. — 2) Bot. Centralbl. 1881. No. 52.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0019-2

Es ist ein äusserst seltener Fall, dass beim Schneiden des Blattgewebes von *Ficus elastica* ein Cystolith angeschnitten wird, da meistens, wenn ein Cystolith vom Messer gefasst wird, wie wir gesehen haben, der Stiel den nöthigen Zug nicht auszuhalten vermag und zerreisst. Das Zerdrücken der Cystolithen unter dem Deckglase ist ebenso eine wenig zuverlässige Methode, um günstige Präparate zu bekommen. Der gewöhnliche Fall dabei ist, dass alles zerquetscht wird, oder dass die eventuell vorhandenen grösseren Bruchstücke in dem gleichfalls zerquetschten umgebenden Zellgewebe verschwinden. Nach verschiedenen vergeblichen Versuchen gelang es mir endlich, eine Methode aufzufinden, die es ermöglicht, die Cystolithen in beliebiger Richtung zu schneiden und die Schnitte der Beobachtung zugänglich zu machen.

Von dem *Ficus*blatte — es war meist frisches Material, das ich be dieser Untersuchung benutzte, — wurde zunächst mit dem Rasiermesser die oberste Schicht der Epidesmiszellen abgeschält und darauf ein Flächenschnitt von dem freigelegten Gewebe hergestellt, so dick, dass ausser den innern Schichten der mächtigen Epidermis auch noch etwas von dem Pallisadenparenchym mit gefasst war. Solcher Schnitte wurden eine Anzahl neben und übereinander in der gewöhnlichen Weise auf Hollundermark in Gummi arabicum eingebettet, dem einige Tropfen Glycerin zugesetzt waren. Nachdem das Einbettungsmittel genügend fest geworden war, wurden sehr zarte Querschnitte angefertigt und zunächst im Wassertropfen unter Deckglas untersucht. Es ist klar, welche Vortheile das geschilderte Verfahren bietet. Durch das Abschälen der oberen Zellschicht der Epidermis werden die Zellen der Cystolithen geöffnet. Hebt man nun das die Cystolithen enlhaltende Gewebe ab und bringt es in die Gummilösung, so dringt die Flüssigkeit in die grossen Zellen ein und klebt erhärtend die Cystolithen in dem Gewebe fest, so dass sie vor dem Messer nicht ausweichen können.

Fast in jedem auf diese Weise hergestellten Präparat fand sich eine Anzahl Theilstücke oder Schnitte von Cystolithen, deren Schnittflächen für die Untersuchung verwendbar waren. Lag ein abgeschnittenes Stück eines Cystolithen, was aus leicht erkennbarem Grunde sehr häufig der Fall war, auf der Schnittfläche, so war es leicht, das Theilstück durch Verschieben des Deckglases umzudrehen, da das wieder gelöste Einbettungsmedium den Tropfen ein wenig zähflüssig machte. Zunächst sah man auf den Schnittflächen den Verlauf der Schichtung nur hin und wieder schwach angedeutet. Nachdem aber das Präparat einige Minuten in dem Tropfen gelegen hatte, traten die Contaktlinien deutlich hervor, und man konnte jede einzelne Lamelle scharf erkennen. Diese Veränderung der Schnitte beruht auf dem langsamen Einwirken einer schwachen Säure. Es wird nöthig sein, auf diese Erscheinung später noch einmal zurückzukommen. Sobald das Bild die nöthige Schärfe erlangt hatte, wurde,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0020-4

um weiterer Veränderung möglichst vorzubeugen, ein Tropfen Ammoniak und um zu schnelles Austrocknen zu verhüten, ein wenig Glycerin am Deckglasrande zugesetzt. So behandelt hielten die Präparate sich mehrere Tage hindurch. Wirkliche Dauerpräparate von wohlgelungenen Schnitten herzustellen, ist mir trotz vieler Versuche nicht gelungen. Stets traten in dem Präparate nachträgliche Veränderungen ein, die es werthlos machten.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der Quer- und Längsschnitte von radialen Strängen. Quergeschnittene Stränge sind fast auf jeder Schnittfläche zu finden, wenn dieselbe nicht zufällig genau median durch den Körper des Cystolithen hindurchgeht. Die Querschnittbilder der Stränge sind kreisrund. Hinsichtlich ihrer substanziellen Zusammensetzung zeigen dieselben auffallender Weise nicht überall die gleiche Beschaffenheit. In einer Reihe von Fällen sieht man den centralen Theil der Stränge von einer dichten Substanz gebildet (Taf. I. Fig. 8 b), in andern Fällen ist die innerste Partie entsprechend der schon von Payen gemachten Beobachtung ein Hohlraum (Taf. I. Fig. 8 a). Wir müssen die Erklärung dieses Umstandes noch ein wenig verschieben, um erst über die Struktur der Stränge Aufschluss zu suchen. Da, wie die Betrachtung der optischen Durchschnitte lehrt, die Stränge senkrecht zum Verlauf der Schichten den Cystolithenkörper durchsetzen so wäre eigentlich zu erwarten, dass ein direkt rechtwinklig durchschnittener Strang eine einfache kreisförmige Figur in der parallel zu ihrer Oberfläche getroffenen Schicht darstellte. Das ist nun aber nicht der Fall. Das Bild zeigt mehrere concentrische Kreise (Taf. I. Fig. 8 a u. b). Man könnte aus der Vergleichung der Querschnittbilder und der Erscheinung der Stränge im optischen Durchschnitt geneigt sein zu folgern, die Stränge seien massive oder hohle Cylinder, die aus concentrischen Lamellen zusammengesetzt sind. Die Betrachtung der Längsschnitte lehrt etwas anderes.

Die Längsschnitte der radialen Stränge sind auf Schnitten durch den Cystolithenkörper äusserst selten zu finden. Es mag das in der Consistenz der Stränge liegen, welche vielleicht das Messer beim Schneiden parallel zur Längsrichtung abgleiten lässt; und so wird es kommen, dass die Schnittflächen sehr häufig in der Nähe solcher Stränge parallel zu deren Richtung verlaufen. Falls der Schnitt nur der Oberfläche des Stranges nahe genug kommt, geben auch solche Bilder einige Anhaltspunkte für die Deutung (Taf. I. Fig. 8 c). Man sieht nämlich, dass die Schichten des Cystolithen an der Stelle, wo sie von dem radialen Strang durchdrungen werden, nicht continuirlich in der vorhin eingeschlagenen Richtung verlaufen, sondern an dem Strang ein wenig trichterförmig nach dem Innern des Cystolithen zu eingezogen erscheinen. Noch deutlicher zeigten das allerdings die wenigen Fälle, in denen ein Strang wirklich median aufgeschnitten war (Taf. I. Fig. 9). Im Innern des Cystolithenkörpers ist rings um die Stränge jede Schicht kraterförmig eingesenkt, so dass sie dieselben auf eine kurze Strecke über-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0021-9

kleidet. Nun erklärt sich leicht der Umstand, dass auf den Querschnittbildern der radialen Stränge der hohle oder massive Mittelraum von concentrischen Schichten umgeben ist; die letzteren sind die quergeschnittenen kraterförmigen Partieen der nächstäusseren Membranlamellen.

Wir müssen jetzt der Frage näher treten: Wie kommt es, dass die radialen Stränge bisweilen einen massiven Kern haben, bisweilen einen deutlichen centralen Hohlraum zeigen? Sehen wir zunächst, welche Beschaffenheit der bisweilen vorhandene dichtere axile Theil der Stränge besitzt. Aus dem Umstande, dass das schneidende Messer so leicht an der Oberfläche der Stränge dahin gleitet, während es schwer hält, den Strang selber der Länge nach zu spalten, hatten wir oben die Vermuthung geschöpft, dass der axile Theil der Streifen härter sein möge als die umgebende Cellulose. Damit stimmt es sehr schön überein, dass in den Fällen, in denen das Messer den Strang wirklich median getroffen hatte, immer ein Hohlraum die mittlere Partie des Stranges einnahm; mag man nun annehmen, dass hier überhaupt kein harter Innentheil vorhanden war, oder dass derselbe infolge seiner Sprödigkeit von dem Messer beim Schneiden herausgesprengt worden ist. Wenn aber wirklich die innere Partie eine andere Beschaffenheit hat als die Cellulose, so liegt der Gedanke nahe, dass sie aus dem Material besteht, welches ausser der Cellulose noch in Menge in dem Cystolithen vorhanden ist, aus kohlensaurem Kalk. Sehen wir, ob diese Vermuthung begründet ist.

Wir müssen uns zuerst darüber Klarheit verschaffen, in welcher Weise überhaupt der Kalk in dem Cystolithenkörper vertheilt ist. Wenn man von Payen absehen will, der den Cystolithenkörper für ein Gewebe kleiner kalkerfüllter Zellen hält, und von Schleiden, der die Papillen auf dem Cystolithen für Kalkkrystalle erklärt, so findet man bei den früheren Autoren zwei Ansichten vorzugsweise vertreten. Nach der einen ist der kohlensaure Kalk zwischen die Cellulosemicelle in den einzelnen Lamellen molekular eingelagert, nach der andern befindet sich der Kalk, sei es in Krystallform, wie Hofmeister[1]) will, sei es amorph, zwischen den einzelnen Cellulosehäuten des Cystolithen angesammelt. Keine dieser Ansichten ist meiner Meinung nach im Stande, die Erscheinungen zu erklären, welche beim Einwirken von Säuren auf Cystolithen, besonders auf Schnittflächen derselben zu beobachten sind.

Wir haben vorhin gesehen, dass, wenn man Schnitte von Cystolithen, die nach der oben beschriebenen Methode hergestellt sind, in Wasser untersucht, die Schnittfläche zunächst ziemlich gleichmässig gelblich getönt erscheint; nur hin und wieder glaubt man die Andeutung einer Linie zu erkennen. Nach wenigen Minuten hat sich die Sache vollständig geändert. Die Lamellen treten gelblich gefärbt deutlich hervor, während die Contakt-

1) Lehre von der Pflanzenzelle 1867. p. 180.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0022-5

linien zwischen ihnen als schwarze Streifen erscheinen. Überlässt man nun den Schnitt sich selber, ohne der weiteren Veränderung durch Zusatz von Ammoniak vorzubeugen, so sieht man im Lauf weniger Stunden den Schnitt völlig glasartig durchsichtig werden, so dass sowohl die Schichtung als die radiale Zeichnung kaum noch undeutlich zu erkennen sind. Dabei bemerkt man deutlich, dass die Veränderung vom Umfange des Objektes ausgeht und allmählich weiter nach innen vordringt. Dasselbe Schauspiel mit gleichem Ausgange kann man im Verlauf weniger Sekunden beobachten, wenn man gleich anfangs den Tropfen, in welchem der Schnitt liegt, etwas Essigsäure zusetzt vorausgesetzt, dass nicht stürmische Gasentwickelung die Beobachtung stört. Es ist also klar, dass die Veränderung, die der Schnitt erleidet auf Entziehung des Kalkes beruht, fraglich bleibt nur, durch welches Mittel im ersteren Falle die Entkalkung herbeigeführt wird. Da Zusatz von Ammoniak zum Tropfen den Prozess für einige Tage sistirt, so ergiebt sich, dass auch dort irgend eine Säure wirksam ist. Dieselbe muss aber sehr verdünnt sein, da ihre Wirkung ausserordentlich viel langsamer ist als die der geringsten dem Tropfen beigefügten Menge irgend einer Säure. Woher die Säure in dem Präparate stammt, das kann unerörtert bleiben; vielleicht kommt sie aus dem Gewebe des *Ficus*blattes, vielleicht aus dem Einbettungsmittel.

Wie erklärt sich nun die Erscheinung, dass auf Schnittflächen die Einwirkung dieser verdünnten Säure zuerst die Contaktlinien deutlich hervortreten lässt? Die Säure hat offenbar zunächst den frei zwischen den Lamellen liegenden Kalk aufgelöst und dadurch einen optischen Unterschied zwischen den gelblich gefärbten Schichten und den nunmehr substanzfreien, dunkel oder röthlich erscheinenden Spalten hervorgerufen. Die Lamellen selber sind aber keineswegs kalkfrei; schon ihre gelbliche Färbung lässt auf das Vorhandensein einer Einlagerung schliessen. Der zwischen den Cellulosemicellen eingelagerte Kalk in den Membranen ist der Säure schwerer zugänglich und wird also langsamer aufgelöst; dass er aber vorhanden ist und endlich auch angegriffen wird, ist durch die Thatsache bewiesen, dass nach einigen Tagen die gelbliche Färbung der Lamellen verschwunden und der ganze Schnitt fast glasartig durchsichtig geworden ist. Wir kommen also zu der Ansicht, dass der kohlensaure Kalk sowohl an die Cellulose gebunden als auch frei zwischen den Contaktflächen vorkommt. Die vorhin geäusserte Vermuthung, dass auch die radialen Stränge in ihrem centralen Hohlraum Kalk enthalten, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit. Zur Gewissheit wird dieselbe durch eine Beobachtung, die sicher und wiederholt an den Schnitten von Cystolithen gemacht wurde. Zu einem Schnitt, der auf seiner Fläche eine Anzahl von Querschnitten radialer Stränge zeigte, wurde Chlorzinkjod zugesetzt. Die darin enthaltene geringe Menge freier Säure wirkte vom Rande aus langsam ein und entzog dem Schnitt seinen Kalk. Das allmähliche Fort-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0023-1

schreiten der Einwirkung konnte deutlich beobachtet werden. Wenn nun die stetig weiterrückende Grenze zwischen dem entkalkten und dem kalkhaltigen Theil des Schnittes an einen Strangquerschnitt heranrückte, so blieb dieselbe nicht geradlinig, wie es hätte geschehen müssen, wenn dort Kalk und Cellulose in gleicher Weise vertheilt waren wie an den andern Punkten; ihr Fortschreiten erlitt auch nicht etwa an dem Querschnitt eine Verzögerung, wie es zu erwarten war, wenn sich dort ein mit Kalk durchsetzter dichterer Cellulosebalken befand: vielmehr schritt die Einwirkung der Säure über den Strangquerschnitt deutlich viel schneller fort als an den andern Stellen, so dass in der Grenze zwischen kalkfreiem und kalkhaltigem Theil eine Einbuchtung nach dem Schnittinnern zu entstand (Taf. I. Fig. 7). Dies Verhalten zeigt deutlich, dass die Säure dort nicht wie in der Umgebung erst die Cellulose zu durchtränken brauchte, um den Kalk zu lösen, dass dort freier Kalk vorhanden war, der leicht gelöst dem Vordringen der Säure geringeren Widerstand entgegensetzte als die Celluloseschichten. Die einander widersprechenden Querschnittbilder, welche bald die Stränge innen hohl, bald massiv zeigten, sind jetzt leicht zu erklären, wenn man annimmt, dass im ersteren Falle vom Messer beim Schneiden ein Endchen der spröden Kalkmasse herausgesprengt worden ist, während im anderen Falle der Kalk noch vorhanden ist und sich als massiven Inhalt darstellt.

Wir können das nunmehr über die Natur der radialen Stränge gewonnene Resultat in den Satz zusammenfassen: Die radialen Stränge im Körper der Cystolithen von *Ficus elastica* sind sehr enge, cylindrische, kalkerfüllte Hohlräume, welche die Lamellen rechtwinklig zu ihrem Verlauf durchsetzen, doch in der Weise, dass jede Lamelle um die Stränge ein wenig kraterförmig nach innen herabgezogen ist und dieselben so auf eine kurze Strecke umkleidet. Als Einschränkung müssen wir hinzufügen, dass die kraterförmige Einsenkung der Lamellen um die Hohlräume in den Papillen und äussersten Schichten junger noch nicht ausgewachsener Cystolithen nicht ausgeprägt vorhanden ist, ein Umstand, der für die spätere Betrachtung seine Bedeutung hat.

Sehen wir nun, ob die von den älteren Autoren über die radialen Stränge gesammelten Erfahrungen mit unserm Resultat in Einklang stehen. Dass Payen den Strangquerschnitt für einen kalkerfüllten Hohlraum angesehen hat, wurde schon erwähnt und ergiebt eine neue Stütze für unsern Befund. Schachts Ansicht, dass die radialen Stränge dem Celluloseköpper angehören, ist nur theilweise bestätigt. Beim Entziehen des Kalkes verschwindet der Kern der Stränge, die trichterförmigen Einsenkungen der Lamellen, welche den centralen Hohlraum umkleiden, bleiben im optischen Durchschnitt des Cystolithen als radiale Stränge sichtbar. Knys Färbeversuch lässt sich ungezwungen erklären. Die um den Hohlraum

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0024-7

verhältnissmässig dichten und kraterförmig herabgezogenen Partieen der Membranlamellen bilden um denselben einen continuirlichen Cellulosemantel, welcher den Farbstoff speichert. Richters Versuch, bei welchem durch längeres Kochen in Kalilauge die radialen Stränge im Cystolithen verschwinden, widerspricht gleichfalls unserm Resultate nicht. Durch die Manipulation wird der Cellulose nach Entziehung des Kalkes viel Wasser zugeführt und also starke Quellung hervorgerufen; dass solche Quellung im Stande ist einen Hohlraum, etwa einen Porus in einer Membran der Sichtbarkeit zu entziehen, ist nicht zu leugnen. Sieht man doch auf Holzelementen, welche in Schulze'scher Mischung macerirt sind, die Tüpfelkanäle auch nur in den wenigsten Fällen, und Kabsch[1]) schreibt in seinen Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit der Pflanzengewebe, wo er von der Quellung von Holzgeweben in Chromsäure handelt, ausdrücklich: »Die Porenkanäle werden dabei immer kleiner und verschwinden endlich ganz«.

Uebrigens bietet das von uns gefundene Resultat, nach welchem die radialen Stränge der Cystolithen von *Ficus elastica* mit Kalk erfüllte Kanäle sind, durchaus nichts neues und im Pflanzenreich unerhörtes dar. Richter[2]) stellt den Cystolithen der *Urticineen*, bei denen nach seiner Ansicht die radialen Stränge auf einem Unterschied in der Wasservertheilung beruhen, diejenigen der *Acanthaceen* und der *Pilea-*, *Elatostemma-* und *Myriocarpa*-Arten als eine zweite Gruppe gegenüber, und führt aus, dass bei den letzteren statt der radialen Stränge radial angeordnete Hohlräume vorhanden sind, welche kohlensauren Kalk enthalten.

Aus der Analogie kann nichts neues bewiesen werden, aber ein einmal Bewiesenes gewinnt sicher an Bedeutung, wenn sich zeigt, dass es mit ähnlichen, bekannten Erscheinungen übereinstimmt, und sich zwangslos in den Kreis des als feststehend Anerkannten einreiht.

IV. Untersuchungen über das Wachsthum der Cystolithen von Ficus elastica.

a) Entstehung der Schichtung.

Nachdem wir in den vorhergehenden Abschnitten den Boden für die weiteren Untersuchungen geebnet haben, können wir an die Erörterung der Hauptfrage gehen: Was lehren uns die anatomischen Befunde über die Entstehung und das Wachsthum der Cystolithen? Der springende Punkt wird dabei zuerst die Frage nach der Entstehung der Schichtung sein.

Im Allgemeinen kann man sich die Schichtung eines vegetabilischen Körpers auf zwei verschiedene Weisen entstanden denken; entweder

1) Pringsheims Jahrb. III. p. 390. — 2) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0025-2

können die Schichten durch innere Differenzirung hervorgebracht worden sein, oder sie sind Neubildungen, welche successive von aussen her aufgelagert worden sind. Um zu entscheiden, welcher Fall bei unserm Objekt zutrifft, müssen wir die verschiedenen Entstehungsweisen näher ins Auge fassen.

Wenn bei einem vegetabilischen Körper eine innere Differenzirung zur Ausbildung der Schichten geführt hat, so muss der Körper seine endliche Grösse durch Wachsthum, entweder Intussusception oder Apposition, erreicht haben. Dass bei einem ausgiebigen Intussusceptionswachsthum frei ausdehnbarer Gebilde Spannungen und infolge derselben Spaltung und Schichtenbildung eintreten müssen, hat Nägeli [1]) gezeigt. Bei einem Wachsthum durch Apposition kleinster Theilchen kann eine Schichtung nicht direkt entstehen, immerhin aber könnten sekundäre Vorgänge, Quellung oder Auslaugung, nachträglich eine Schichtenbildung hervorrufen. Da nun die Cystolithen von *Ficus elastica* in allen Entwickelungsstadien bis in die äussersten Lagen geschichtet sind, die Schichtenbildung also mit der Grössenzunahme des Objektes gleichen Schritt hält, so ist an eine nachträgliche Ausbildung der Schichten durch Quellung oder Auslaugung nicht zu denken; wir können diesen Fall daher bei der weiteren Betrachtung ausser Acht lassen. Wir haben also nunmehr nur noch zwei Möglichkeiten einander gegenüber zu stellen: Entweder entsteht die Schichtung in den Cystolithen von *Ficus elastica* durch die Spaltungen und die Substanzeinlagerung, welche gemäss den von Nägeli gefundenen Gesetzen das Intussusceptionswachsthum begleiten, oder die Schichten, aus welchen die Cystolithen bestehen, sind successive vom Plasma aus aufgelagerte Membranlamellen. Wir können den Gegensatz auch so aussprechen: Die Cystolithen von *Ficus elastica* sind entweder einheitliche Cellulosekörper, welche lediglich durch Intussusceptionswachsthum aus der ursprünglichen Anlage hervorgegangen und dabei innerlich differenzirt worden sind, oder sie stellen Complexe von Neubildungen dar, deren einzelne hautähnliche Elemente nach einander vom Plasma angelegt worden sind, wobei es zunächst dahin gestellt bleibt, ob etwa die einzelnen Lamellen nach ihrer Anlage noch ein Wachsthum erfahren oder nicht.

Es fragt sich, ob aus der Beschaffenheit einer Schichtung überhaupt mit Sicherheit ersehen werden kann, ob dieselbe durch Auflagerung neuer Lamellen vom Plasma aus, oder durch Intussusception entstanden ist; ob charakteristische Unterschiede zwischen den auf verschiedenen Wegen entstandenen Schichtungen existiren. In seiner Arbeit über Struktur und Wachsthum vegetabilischer Zellhäute ist es Krabbe gelungen, an den benachbarten Verdickungsschichten der Zellwände in den Bastzellen von *Nerium* gewisse Verschiedenheiten im molekularen Aufbau nachzuweisen,

1) Stärkekörner — pag. 309 flgde.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0026-8

welche einen direkten Schluss auf die Entstehungsweise der Schichtung zuliessen. Solche sicheren Merkmale habe ich bei den Schichten der Cystolithen trotz sorgfältigen Suchens nicht entdecken können, wir müssen uns deshalb nach allgemeineren Anzeichen umsehen.

Über die Natur der durch Intussusception entstandenen Schichtung können wir uns bei Nägeli eingehend unterichten. Mit sicheren Schritten von Punkt zu Punkt vorwärtsgehend hat Nägeli die molekularen Vorgänge beim Wachsthum der Stärkekörner theoretisch erschlossen und darauf die Theorie der Intussusception begründet. Aus seiner Darstellung geht ohne Zweifel hervor, dass in einem durch Intussusception wachsenden, frei dehnbaren Gebilde die Schichtung dadurch zu Stande kommt, dass weichere Schichten im Innern der vorhandenen dichteren ausgebildet werden. Die Schichten in einem solchen Körper müssen also von verschiedener Dichtigkeit sein. Ferner muss auch die Dicke der einzelnen Schichten verschieden sein. Da nämlich in dem wachsenden Körper die Spannungen in der Nähe des organischen Mittelpunktes am grössten sind wegen der Kleinheit des Krümmungsradius der Schichten, so müssen sich dort die weichen Schichten am mächtigsten ausbilden, und da ausserdem die zur Schichtenbildung führenden Spaltungen von einander in gewissem Grade unabhängig vor sich gehen, so werden in dem durch Intussusception wachsenden Gebilde gleichzeitig neben soeben gespaltenen Schichten auch solche vorhanden sein, denen die Spaltung kurz bevorsteht, deren Dicke also etwa das Doppelte beträgt. Wenn also die Cystolithen von *Ficus elastica* durch die Intussusception aus der ursprünglichen Anlage hervorgegangen wären, so müssten wir erwarten, dass die Schichten, aus welchen dieselben bestehen, abwechselnd weich und dicht seien, dass die weichen Schichten im Innern der Cystolithen viel dicker seien als nach dem Rande zu, und dass auch sonst in der relativen Dicke der Schichten beträchtliche Unterschiede vorhanden seien.

Wir haben zunächst die Frage zu entscheiden: Beruht die Schichtung der Cystolithen von *Ficus elastica* auf dem Abwechseln weicher und dichter Schichten, oder sind die Schichten gleichartig? Die meisten früheren Autoren sind der Ansicht, dass die Cystolithen von *Ficus elastica* aus abwechselnden wasserarmen und wasserreichen Schichten aufgebaut sind; ich bin besonders durch das Studium der Querschnitte durch Cystolithen zu dem Resultate gekommen, dass die Schichten nicht substanziell verschieden sind. Schichten von verschiedener Dichtigkeit müssten optisch verschieden wirken. Schon der Umstand, dass die Stiele, welche, wie gezeigt wurde, ebenfalls aus Celluloseschichten bestehen, in der Mehrzahl der Fälle fast völlig homogen erscheinen, lässt schliessen, dass die Schichten nicht different ausgebildet sind. Es ist in einem vorhergehenden Abschnitte gesagt worden, dass die Schnitte von Cystolithen, wenn sie gleich in Wasser untersucht werden, anfänglich auf ihrer Fläche kaum die Spur

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0027-4

einer Schichtung erkennen lassen; bringt man die Schnitte gleich zu Anfang schnell in Ammoniak, so erscheint die Schnittfläche gleichmässig gelb gefärbt, ohne jede Andeutung des Schichtenverlaufes, ein Verhalten, welches wohl nicht zu Stande kommen könnte, wenn ein Unterschied im Substanzreichthum der einzelnen Partieen vorhanden wäre. Sobald der Schnitt kurze Zeit der Einwirkung einer schwachen Säure ausgesetzt gewesen ist, erscheint auf der Fläche eine Zeichnung dunkler Linien, die durch Substanzlamellen von völlig gleichem Aussehen getrennt sind. Man könnte nun glauben, dass die dunklen Linien, welche ich nach ihrem Aussehen für Contaktlinien oder Spalten erkläre, weichere Schichten seien. Dagegen spricht mit aller Entschiedenheit der Umstand, dass die dunklen Linien in ihrer Dicke hinter den zwischen ihnen liegenden Substanzlamellen weit zurückbleiben und nach dem Innern des Cystolithen zu meist zarter niemals breiter sind als weiter aussen, während doch nach Nägelis Darstellung [1]) die durch Intussusception entstandenen weichen Schichten schnell in die Dicke wachsen und in der Nähe des Centrum am stärksten sein müssen. Die dichten Lamellen in den Cystolithen zeigen, wenn sie rechtwinklig durchschnitten wurden, einen annähernd gleichen Durchmesser, niemals fand ich vom Schnittrande entfernt zartere Schichten, wie sie beim Intussusceptionswachsthum auftreten müssen, wenn sich innerhalb einer weichen Schicht die mittlere Partie durch vorwiegende Ernährung zu einer dichteren Schicht umbildet. Es kann kein Zweifel sein, die Schichtung der Cystolithen von *Ficus elastica* kann nicht aus den bei der Intussusception auftretenden Spaltungen hervorgegangen sein. Die Schichten der Cystolithen von *Ficus elastica* entstehen durch successive Auflagerung neuer Lamellen.

Es erübrigt zu zeigen, dass dieses Resultat geeignet ist, für die anatomischen Befunde an den Cystolithen hinreichende Erklärungen zu geben. Im Innern der in einem frühern Abschnitt schon beschriebenen abnorm verdickten Cystolithen (Taf. I. Fig. 2) ist ein fester, scheinbar nicht mehr geschichteter Kern sichtbar, der nach Form und Aussehen ganz einem jungen Cystolithenstiel gleicht. Ueber diesem Kern liegen dann eine Anzahl von Schichten, welche sich zunächst seinem äussern Umriss anschmiegen, weiter nach aussen zu aber alle Vorsprünge und Unregelmässigkeiten des Kernes ausgleichen und mehr und mehr verschwinden lassen. Dieses Verhalten zeigten alle Fälle, in denen eine ähnliche Stielverdickung vorlag. Es scheint mir auch abgesehen von der voraufgehenden Beweisführung nicht zweifelhaft, wo in diesen Fällen die jüngste Schicht zu suchen sei. Wollte man annehmen, dass der jugendliche Stiel vom Zeitpunkte der die Abnormität veranlassenden Verwundung des Blattes an durch Intussusception gewachsen sei, so wäre es überaus wunderbar, dass der äussere Umfang

1) a. a. O. p. 311.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0028-0

des Stieles jetzt gar keine oder doch nur geringe Unebenheiten zeigt, während im Innern Spaltungen in der Weise erfolgt sein müssten, dass als innerer Kern ein Gebilde resultirt, welches einem jungen noch unentwickelten Cystolithenstiel aufs Haar ähnlich sieht. Gemäss den Gesetzen der Intussusception müssten der ziemlich regelmässigen Oberfläche entsprechend die Spalten und Schichten im Innern gleichmässig dem Umfange annähernd parallel verlaufen. Die Erkenntnis, dass die Cystolithen durch Auflagerung entstehen, lässt eine sehr einfache Erklärung der Thatsachen zu. Der Kern repräsentirt den jungen Cystolithenstiel in dem Moment, wo die Verletzung des Blattes erfolgte. Er besteht, wie ja vorhin für alle Stiele nachgewiesen wurde, aus einzelnen Schichten, die im Querverlauf eine gewisse Dicke haben, im Längsverlauf ausserordentlich zart sind. Von der Verwundung des Blattes an wurden Schichten von durchweg gleichmässiger Dicke über das Stielchen gelagert, welche allmählich die unregelmässigen Contouren desselben nach aussen hin mehr und mehr ausglichen.

Um auch an dem Verlauf der Schichtung im Körper des Cystolithen unser Resultat prüfen zu können, wenden wir uns zunächst wieder an die auf den Schnittflächen von Cystolithen gegebenen Bilder. Es ist nicht leicht, aus irgend einem beliebigen Schnitt, dessen Lage man nicht genau kennt, den Verlauf der Schichten zu construiren, da man ja aus dem Bilde der Schnittfläche nicht mit Sicherheit ersehen kann, ob eine Schicht rechtwinklig durchschnitten ist oder nicht. Wir werden am sichersten gehen, wenn wir unsere Betrachtung auf solche Schnitte beschränken, die einen Cystolithen median getroffen haben. In dem Falle sind alle Schichten annähernd rechtwinklig geschnitten, und wir können ihren räumlichen Verlauf leicht beurtheilen. Wie in den abnorm verdickten Cystolithenstielen der Kern einem jungen Stiele ähnlich war, so müssen auch die inneren Schichtencomplexe eines ausgewachsenen Cystolithen den jungen Entwickelungsstadien ähnlich sein. Bei der Vergleichung eines jungen mit den innern Schichtencomplexen eines älteren Cystolithen ergiebt sich nun ein Übelstand. Die Jugendformen sind nicht einander gleich, es zeigen sich mancherlei individuelle Verschiedenheiten, welche die Einfachheit der Erscheinung stören und zu Trugschlüssen Anlass werden können. Wir wollen deshalb unser Augenmerk, um sicher zu gehen, nur auf einen ganz allgemeinen Punkt richten.

Die jungen Cystolithen zeigen meist, sobald nur erst einige optisch differente Schichten um das Stielende vorhanden sind, Papillenbildung. Wenn nun die Cystolithen durch fortwährende Auflagerung von Schichten sich vergrössern, so müssen in alten Cystolithen die innern Schichten papillenähnliche Vorwölbungen besitzen. In der That ist das der Fall; manche Schnitte zeigen es mit grosser Deutlichkeit (Taf. I. Fig. 10). Oft sind aber die Querschnitte der Schichten im Innern nur schwach gewellt, so dass zwar

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0029-8

auch hier noch um jeden radialen Strang die Papillenbildung der Jugendstadien zu verfolgen ist, aber die papillösen Vorwölbungen erscheinen ihrer Form nach wesentlich anders als die Papillen junger Cystolithen Es ist das eine Erscheinung, die noch besonderer Würdigung bedarf, wir werden im nächsten Abschnitt darauf zurückkommen. Hier genügt es, gezeigt zu haben, dass sich die Ausbildung der Papillen im Innern älterer Cystolithen zurückverfolgen lässt, dass die inneren Schichtencomplexe den früheren Entwickelungsstadien entsprechen.

Eine sichere Bestätigung dafür, dass die Schichtung durch Auflagerung neuer Lamellen vom Plasma aus zu Stande kommt, geben die Doppelcystolithen, die sich zuweilen in Blättern von ganz normalem Aussehen finden (Taf. I. Fig. 11). Es haben sich dort, durch Gabelung des Stieles hervorgerufen, zwei Centren für die Schichtenablagerung des Cystolithenkörpers gebildet, die ursprünglich getrennt neben einander bestehen; später aber, wenn dieselben durch die Umhüllung mit Schichten soviel an Ausdehnung gewonnen haben, dass sie sich berühren, so werden sie von gemeinschaftlichen Membranlamellen umkleidet.

b) Nachträgliche Veränderungen.

In den vorhergehenden Abschnitten sind uns einige Thatsachen aufgestossen, für welche wir vorläufig keine ausreichende Erklärung geben konnten. Wir haben gesehen, dass die Schichten in ausgewachsenen und im Innern von jungen Cystolithen um jeden radialen Streifen trichterförmig eingezogen sind, während diese Einsenkung sich an den äusseren Schichten junger noch wachsender Cystolithen nicht findet. Ferner hat sich gezeigt, dass die den Papillen entsprechenden Vorwölbungen der innern Schichten auch äusserlich ganz anders geformt sind als die Papillen an der Oberfläche junger Cystolithen. Es sind das Erscheinungen, welche unzweifelhaft darauf hinweisen, dass an den vom Plasma ausgebildeten Membranlamellen nach ihrer Auflagerung noch sekundäre Veränderungen statthaben. Es ist zu untersuchen, welcher Art diese nachträglichen Vorgänge sind.

Fassen wir zunächst die Unterschiede zwischen den jüngeren und älteren Schichten der Cystolithen näher ins Auge. Die Oberfläche der jungen Cystolithen ist zum grossen Theil mit Papillen bedeckt, welche Kuppelform haben und meist höher als breit sind. Bei oberflächlicher Betrachtung scheinen dieselben nur aus dem radialen Strang und einer äusseren Hautschicht zu bestehen, während das Innere wie ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum sich darstellt. Bei Anwendung von Immersion erkennt man bei günstiger Beleuchtung, dass auch der Innenraum von Membranlamellen eingenommen wird, welche äusserst zart und substanzarm sind. Dieselben verlaufen quer durch die Papille; in der Nähe der Seitenwand biegen sie in die Längsrichtung ein und verschmelzen dort scheinbar mit einander zu einer stärkeren peripherischen Hautschicht,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0030-9

welche bei schwacher Vergrösserung als die einzige Celluloseschicht der Papille erscheint. Um den radialen Strang behalten die zarten Schichten ihre Richtung senkrecht zu demselben bei, sie scheinen in unmittelbarer Nähe des Stranges substanzreicher und mit einander verwachsen zu sein und so eine continuirliche Umhüllung desselben zu bilden. Die den Papillen entsprechenden Vorwölbungen der älteren Schichten eines Cystolithen sind meistens nur flach, selten so hoch als breit. Alle älteren Schichten erscheinen substanzreich und haben einen annähernd gleichen Durchmesser, welcher denjenigen der zarten Schichten in jungen Papillen vielmals übertrifft. Nur ausnahmsweise ist es im Innern der Cystolithen zu beobachten, dass zwei Schichten scheinbar in eine verschmelzen, während doch in den jungen Papillen alle Schichten zu der einen Hautschicht zusammenlaufen. Endlich zeigt jede ältere Schicht in Gegensatz zu den jüngeren die kraterförmige Einziehung um die radialen Stränge.

So verschiedener Art auch die Differenzen sind, welche wir zwischen den jüngeren und älteren Schichten aufgefunden haben, es scheint mir nicht unmöglich, sie alle auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Zunächst giebt der Umstand, dass die äusseren Schichten zart und substanzarm, die innern verhältnismässig dick und substanzreich sind, einige Aufklärung über die Natur der nachträglichen Veränderung. Es liegen offenbar nur zwei Möglichkeiten vor: Entweder haben sich von den zarten Lamellen, die in den jungen Papillen wahrnehmbar sind, nachträglich je mehrere zu einer einzigen stärkeren Schicht vereinigt, oder die einzelnen Lamellen haben eine Substanzzunahme erfahren. Beide Vorgänge könnten auch neben einander hergehen. Da von den zarten Schichten in den Papillen zu den dichteren und dickeren Schichten im Innern ein allmählicher Übergang stattfindet, so ist nicht anzunehmen, dass eine Verschmelzung der Schichten vor sich geht. Es ist also eine nachträgliche Substanzeinlagerung vorhanden. Dieselbe erklärt auch in der That alle Unterschiede, welche zwischen den älteren und jüngeren Schichten der Cystolithen bestehen.

Wir haben gesehen, dass die zarten Schichten in den Papillen nach dem Rande zu scheinbar in eine einzige Hautschicht zusammenlaufen. Offenbar liegt hier derselbe Fall vor wie bei den Schichten des Cystolithenstiels, d. h. die einzelnen feinen Schichten der Papille sind aus verschiedenen Gründen in der Randpartie optisch nicht unterscheidbar, ohne dass indessen eine wirkliche Verschmelzung stattgefunden hätte. Verdicken sich nun die einzelnen Schichten durch Substanzaufnahme, so werden die anscheinend verschmolzenen Lamellen infolge der Verbreiterung ihres Querschnittes optisch unterscheidbar. Da haben wir dann im Innern des Cystolithen continuirliche annähernd parallel zur Oberfläche verlaufende Schichten von fast gleichmässiger Dicke.

Bei der Einlagerung von Substanz in einen organisirten Körper müssen, wenn eine Grössenzunahme des Gebildes zu Stande kommen soll,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0031-5

die Molekularkräfte im Innern desselben, welche den Zusammenhang des Körpers bedingen, soweit überwunden werden, dass die eingelagerte Substanz zwischen den Micellen der Grundsubstanz Raum hat. Da nun die Celluloselamellen, aus denen die Cystolithen bestehen, sowohl während ihrer Ausbildung als auch nach der Auflagerung unter dem Einfluss des hydrostatischen Druckes stehen, so ist es erklärlich, dass die Intensität der bei der Substanzeinlagerung zu überwindenden Kräfte nicht nach allen Richtungen hin dieselbe ist, dass die Micelle in tangentialer Richtung leichter auseinander gerückt werden können als in radialer. Die Beobachtung im polarisirten Licht liefert eine Bestätigung für die Annahme einer derartig heterogenen Ausbildung der Molekularstruktur in den Lamellen. Die Schichten der Cystolithen von *Ficus elastica* sind, wie sich an Schnitten leicht constatiren lässt, doppelbrechend, und zwar wird diese Wirkung der Hauptsache nach durch die Cellulose erzeugt. Wenn man bei gekreuzten Nicols dem Schnitt seinen Kalk entzieht, so ändern sich die Farben so wenig, dass sich nicht entscheiden lässt, ob lediglich eine Schwankung der Intensität vorliegt, oder ob auch eine Nüancirung der Farben stattgefunden hat. Die kleine Achse des Elasticitätselipsoids, im Sinne von Nägeli und Schwendener verstanden, liegt in Beziehung auf den Körper des Cystolithen stets radial, d. h. die Lamellen verhalten sich optisch so, als ob sie in radialer Richtung zusammengepresst wären. Entsprechend der grösseren Elasticität wird die Substanzeinlagerung in den einzelnen Schichten in tangentialer Richtung etwas grösser sein als in radialer, die Dickenzunahme bleibt im Verhältnis hinter der Flächenvergrösserung zurück. Es müssen also Spannungen entstehen [1]), welche die Schichten in radialer Richtung von einander zu entfernen streben. Die Contaktflächen der Lamellen werden sich ein wenig von einander entfernen und die so entstehenden schmalen Spalten werden sich mit der einwandernden Substanz füllen. Rings um die radialen Stränge sind die Schichten mit einander verwachsen, sie können dort dem centrifugalen Zuge nicht folgen. Es müssen also dort die trichterförmigen Einsenkungen entstehen, welche wir auf den Längsschnitten durch radiale Stränge beobachteten. Sowohl durch die Verdickung der einzelnen Lamellen und durch das Auseinanderrücken der Contaktflächen, als auch durch die Entstehung der trichterförmigen Einsenkungen wird, wie leicht zu ersehen ist, die äussere Form der Papillen bedeutend verändert; die Vorwölbungen werden flacher und breiter, bis sie auf dem Querschnitt fast nur noch als wellige Verkrümmungen der Lamellen erscheinen.

Ich muss hier noch kurz eines Umstandes gedenken, der zu einem Missverständnisse Anlass geben könnte. In einem früheren Abschnitte ist gesagt worden, dass auf der Schnittfläche eines Cystolithen die dunkeln

1) Nägeli, Stärkekörner p. 304.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0032-1

Linien zwischen den Lamellen in der Nähe des Centrum am schmalsten sind. Da bei gleichmässiger Substanzeinlagerung die Spannung der Lamellen in der Nähe des Mittelpunktes wegen der kleinen Krümmungsradien am grössten sein muss, so könnte man erwarten, dass auch die Spalten dort am weitesten klaffen. Das ist aber nicht der Fall aus dem Grunde, weil die sekundären Vergrösserungen der Lamellen nicht erst an dem ausgewachsenen Gebilde auftreten, sondern successive mit der Auflagerung neuer Lamellen fortschreiten. Mag nun anfangs die Auflagerung so schnell vor sich gehen, dass die innersten Schichten bald von der sekundären Substanzeinlagerung abgeschlossen sind, oder mag überhaupt die Menge der eingelagerten Substanz im Anfang geringer sein; die ersten Schichten werden nicht so stark verdickt und infolge dessen sind auch die Spannungen schwächer und die Spalten zwischen den Contaktflächen nicht so weit geöffnet.

Nachdem wir gezeigt haben, dass alle Unterschiede zwischen den jungen und älteren Schichten eines Cystolithen von *Ficus elastica* folgerichtig aus der nachträglichen Vergrösserung der Lamellen durch Substanzeinlagerung erklärt werden können, wollen wir versuchen über das Wesen der Substanzeinlagerung eine Ansicht zu gewinnen. Leider lässt unser Objekt uns dabei im Stiche. Wir wissen zwar, dass die Celluloseschichten der Cystolithen nach ihrer Anlage mit kohlensaurem Kalk inkrustirt werden und dass die Menge des eingelagerten Kalkes im ausgewachsenen Cystolithen sehr beträchtlich ist; aber es ist nichts darüber bekannt, ob überhaupt durch Inkrustation eine Vergrösserung eines Cellulosekörpers herbeigeführt werden kann. Strasburger vermuthet freilich, dass in einigen Fällen durch Verkorkung Dickenzunahme einer Membran bewirkt werde, indes fehlt der Vermuthung die zureichende Begründung, da ja der Dickenzuwachs, wenn wirklich vorhanden, durch einwandernde Cellulose ohne aktive Betheiligung der Suberinsubstanz erfolgen könnte. Die theoretische Erörterung dieser Frage würde hier zu weit und vorläufig kaum zum Ziele führen, da erst sehr wenig Beobachtungsmaterial über den Gegenstand vorliegt. Ich behalte mir die eingehende Behandlung dieser Frage für eine spätere Arbeit vor.

Zum Schluss will ich noch auf eine Thatsache hinweisen, welche vielleicht später für die Beurtheilung der sekundären molekularen Vorgänge in den Cystolithen einen Anhalt geben kann. Wenn man erwachsenen Cystolithen von *Ficus elastica* den Kalk entzieht, so verlieren die Cellulose-lamellen sehr stark an Substanz, sie erscheinen endlich etwa ebenso substanzarm, wie die noch nicht verkalkten äussersten Schichten eines jungen Cystolithen. Form und Ausdehnung aber, welche die Lamellen durch die sekundären Veränderungen gewonnen haben, bleiben bei der Entkalkung unverändert erhalten. Daraus geht ohne Zweifel hervor, dass die Vermehrung der Dichtigkeit der Lamellen ausschliesslich oder fast aus-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0033-7

schliesslich auf die Einwanderung des Kalkes zurückzuführen ist. Ob aber die Veränderung von Form und Ausdehnung der Celluloseschichten auch lediglich auf der Inkrustation beruht, oder ob etwa auch eine Intussusception von Cellulose stattfindet, das muss vor der Hand unentschieden bleiben.

V. Schluss.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Arbeit glaube ich in folgende Sätze zusammenfassen zu dürfen:

1) Der Stiel der Cystolithen von *Ficus elastica* besteht aus kappenförmigen auch seitlich übereinander verlaufenden Membranlamellen von gleicher Beschaffenheit.

2) Der Körper dieser Cystolithen ist aus gleichartigen annähernd concentrischen Celluloselamellen aufgebaut, in und zwischen denen kohlensaurer Kalk eingelagert ist.

3) Die radialen Stränge im Körper der Cystolithen von *Ficus elastica* sind kalkerfüllte, röhrenförmige Hohlräume.

4) Die Schichtung in Stiel und Körper entsteht durch successive Auflagerung gleichartiger, vom Zellplasma aus gebildeter Celluloselamellen.

5) Die Celluloselamellen im Körper der Cystolithen von *Ficus elastica* gewinnen nach ihrer Auflagerung noch beträchtlich an Dichtigkeit und Ausdehnung. Die Vermehrung der Dichtigkeit beruht ausschliesslich oder fast ausschliesslich auf der nachträglichen Einwanderung von kohlensaurem Kalk; ob auch die Zunahme an Dicke und Fläche ebenfalls auf die Kalkeinlagerung zurückgeführt werden muss, oder ob eine Intussusception von Cellulose stattfindet, das bleibt unentschieden.

Erklärung der Figuren auf Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf die Cystolithen von *Ficus elastica*.

Fig. 8 und 9 sind etwa 1200 mal, alle übrigen 650 mal vergrössert.

Fig. 1. Normaler Cystolithenstiel.

Fig. 2. Abnorm verdickter Stiel.

Fig. 3. Abnorm verlängerter Stiel.

Fig. 4. Junger Cystolith im optischen Durchschnitt.

Fig. 5 und 6. Bruchstellen zerrissener Stiele.

Fig. 7. Schnittstück eines Cystolithen bei Einwirkung von Chlorzinkjod.

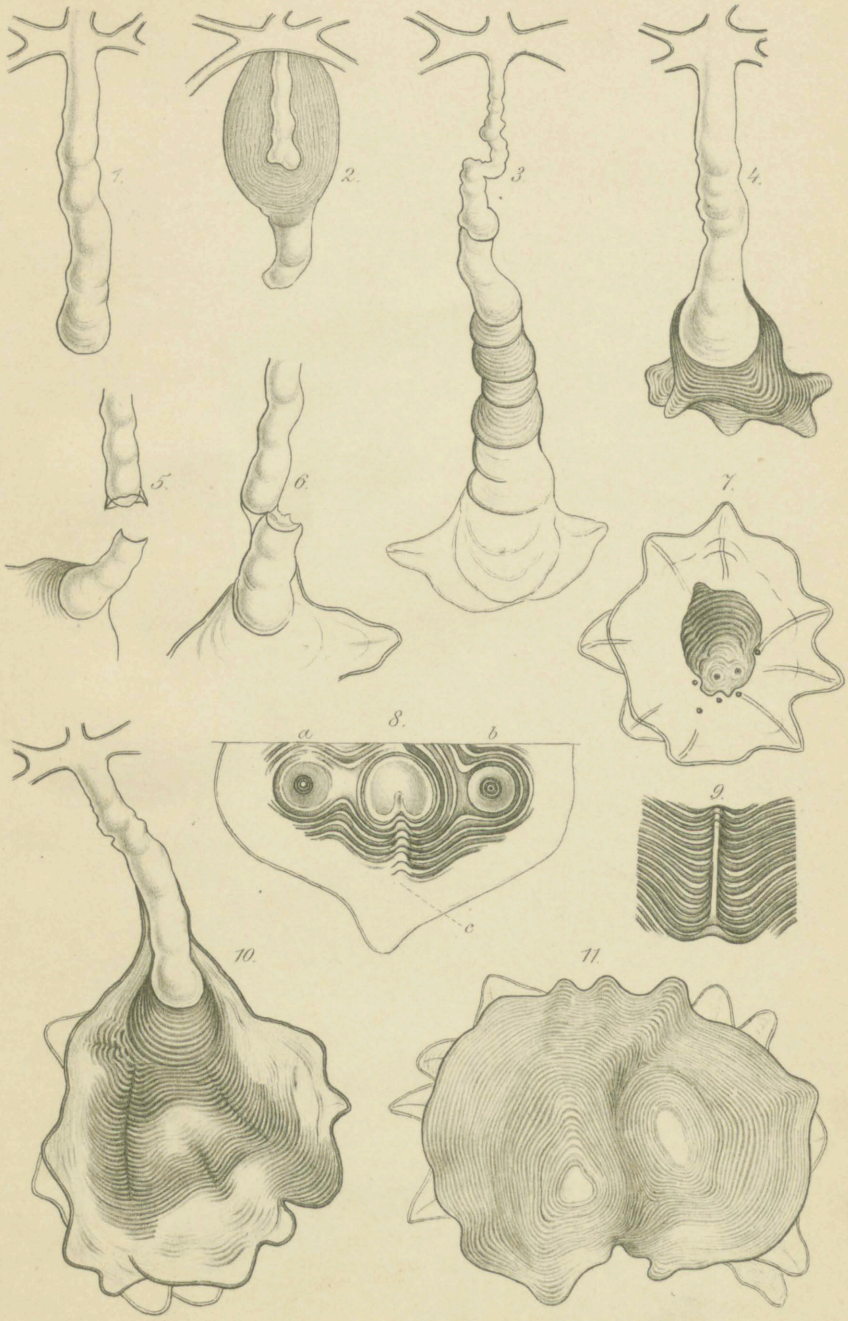
Fig. 8. Partie von der Schnittfläche eines Cystolithen. Bei *a* und *b* geht der Schnitt quer durch radiale Stränge, bei *c* verläuft er oberflächlich längs eines solchen.

Fig. 9. Partie von der Schnittfläche eines Cystolithen. Längsschnitt durch einen radialen Strang.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Körper eines erwachsenen Cystolithen.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Doppelcystolithen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0034-2



C. Giesenhagen ad nat. del.

W. A. Meyn lith.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0511-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen C.

Artikel/Article: Das Wachsthum der Cystolithen von Ficus elastica, eio Beitrag zur Kenntnis des Dickenwachsthums vegetabilischer Zellhäute. 1-30