

Fig. 1.

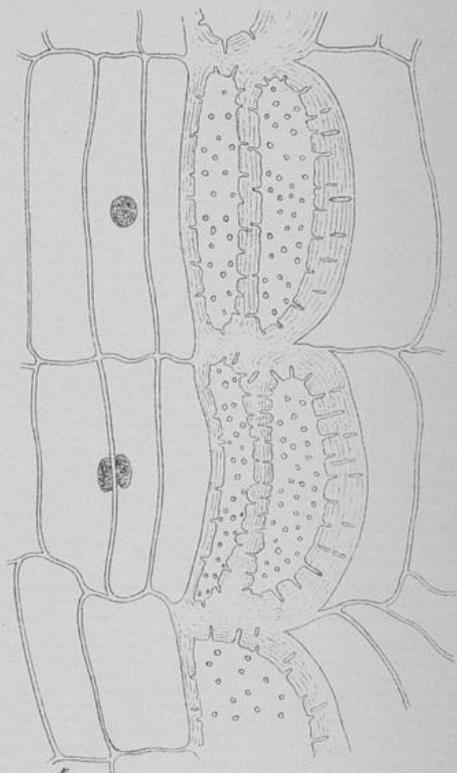
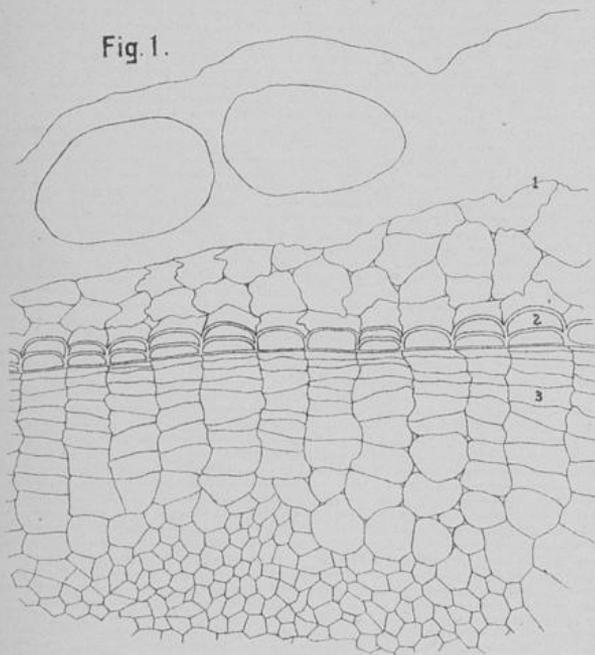


Fig. 2.

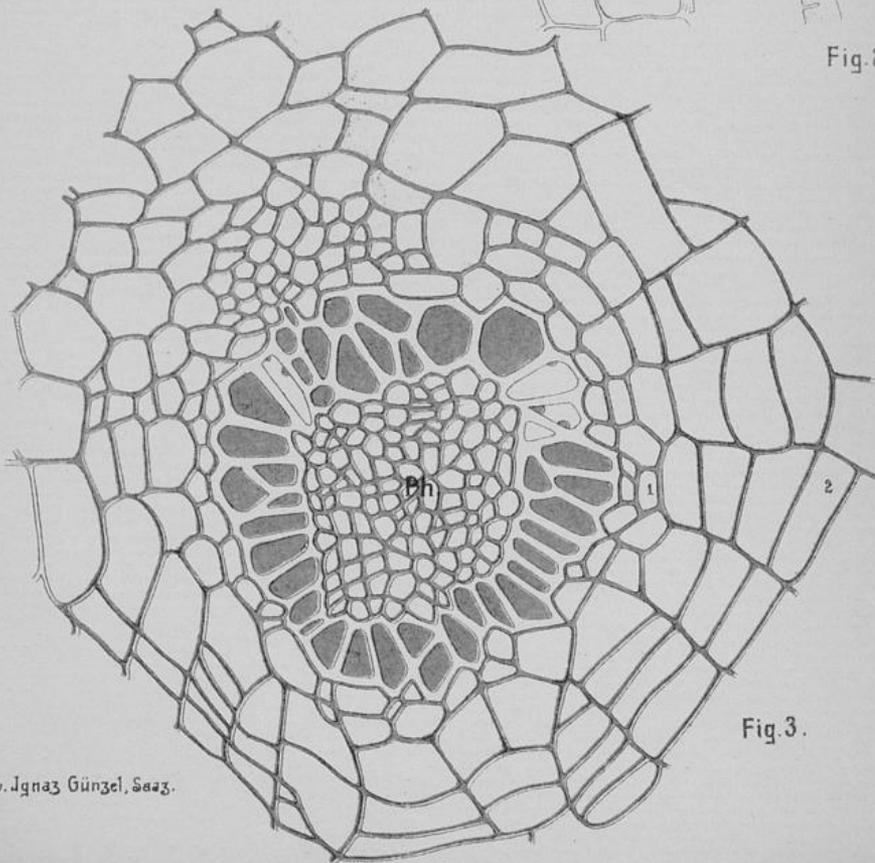
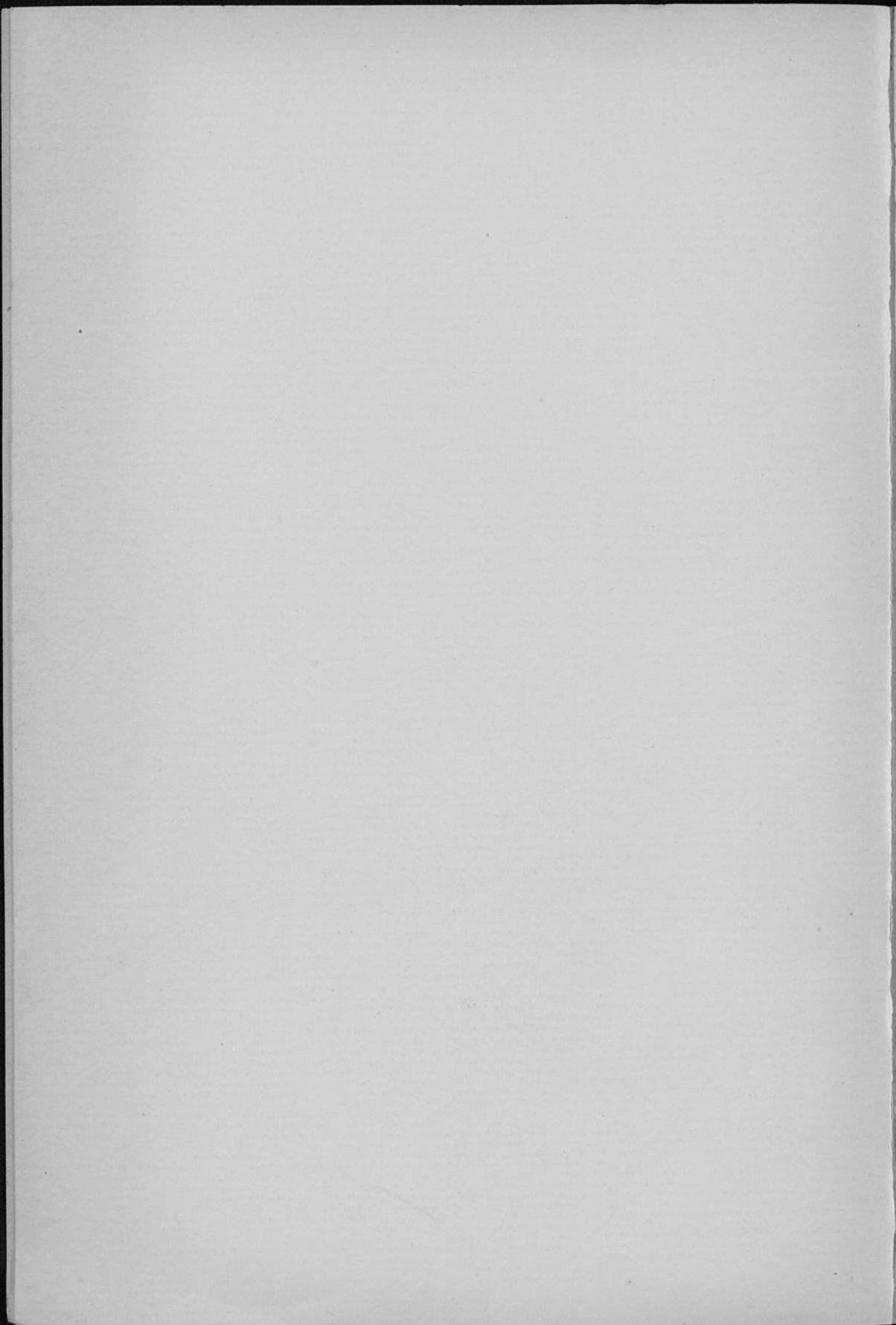


Fig. 3.

Lith. v. Ignaz Günzel, 8443.



# Über Vernarbung bei Pflanzen.

(mit 1 Tafel.)

=====  
F r. Z a c h.  
=====

Wird ein Pflanzenorgan verletzt, oder kommt es zur Bildung von physiologischen, d. h. im Leben der Pflanze begründeten Wunden, so wird die entblößte Stelle durch ein Vernarbungsgewebe gegen äußere schädliche Einflüsse (atmosphärischen Sauerstoff, Niederschlagswasser, parasitische Pilze etc.) und vor übermäßiger Transpiration geschützt.

Die äußersten, durch die Verletzung zerstörten Zellen, sowie darauf auch die unmittelbar daruntergelegenen und einer nun größeren Wasserabgabe ausgesetzten Zellelemente gehen alsbald zugrunde. Ihre Membranen trocknen ein, bräunen sich und unterliegen einer allmählichen Zersetzung, die dann weiter nach innen fortschreitet.

In vielen Fällen stellt nun dieses eingetrocknete Gewebe das einzige Vernarbungsgewebe vor; so an Wunden von Achsenorganen. v. Bretfeld<sup>1</sup> hat dasselbe an Wunden der Blätter von *Camellia japonica*, *Eranthemum pulchellum*, *Encephalartos* u. s. w. beobachtet. Auch an *Agave americana*, für deren Blätter v. Bretfeld Wundheilung durch Periderm angab, sah ich an Querschnitten der Blätter sowie an den Wundrändern von Blattlöchern, Vernarbung durch Eintrocknung.

Ebenso geschieht vielfach an physiologischen Wunden, wie sie durch den Blattfall gegeben sind, Vernarbung durch bloßes Eintrocknen der s. g. „rundzelligen Schichte.“ v. Mohl<sup>2</sup> führt hiefür an: Farnkräuter mit abfallendem Laube (*Polypodium*, *Davallia*), *Gingko biloba*, *Fagus silvatica*, einige *Quercus*-Arten, *Ulmus campestris*, *Morus alba*, *Ficus carica*, *Aristolochia Siphon*, *Fraxinus excelsior*, *Syringa vulgaris*, *Atropa Belladonna*, *Catalpa syringaefolia*, *Paulownia imperialis*, *Staphylea pinnata*, *Liriodendron tulipifera*, *Rhus typhinum*, *Cercis canadensis* etc. Dasselbe ist auch der Fall bei Nuphar<sup>3</sup> und vielen Monocotyledonen.

Wir werden später noch auf die Blattnarbengewebe zurückkommen und dieselben dann eingehender besprechen. — Physiologische

<sup>1</sup> Dr. Freiherr v. Bretfeld: Über Vernarbung und Blattfall. Pringsh. Jahrb. f. w. B. Bd. XII. 1880 p. 139.

<sup>2</sup> Nach Bericht: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Dr. P. Sorauer I. Teil 1886. p. 342. v. Mohl: Ueber die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeit 1860. No. 1 und 2.

<sup>3</sup> Nach Bericht: wie Anm. 2. p. 343. Mohl: Ueber den Vernarbungsprozeß bei der Pflanze. Bot. Zeit. 1849. p. 645.

Wunden mit eintrocknendem Gewebe als Vernarbungsgewebe kommen auch an Pflanzen wie *Phoenix dactylifera* etc. vor, deren Blattbasen oder Blattstiele vom Rande her eintrocknen.

Einen eigentümlichen Fall bespricht A. Mayer<sup>4</sup> an den Rhizomen von *Veratrum album* und *nigrum*, welche von einer dünnen schwarzen Schichte umschlossen sind. Diese besteht aus Parenchymzellen, deren Wandungen eine eigentümliche Metamorphose erfahren haben. Sie sind in ihrer ganzen Dicke gleichmäßig braun<sup>5</sup> und zugleich resistent gegen Schwefelsäure. Durch Chromsäure und durch Kali wird die braune Färbung zerstört. Suberinreaktion ist nicht zu beobachten. Diese Schichte vertritt wohl die Korkschichte und mag das stärkereiche darunterliegende Parenchym vor zersetzenden Einflüssen des feuchten Bodens schützen. Daß dem so sei, beweist auch die Tatsache, daß die gleiche Zellwandmetamorphose innerhalb farblosen Parenchyms auftritt, wenn der noch gesunde Teil der Rhizomspitze von dem absterbenden Teile zu isolieren ist. A. Mayer hat diese Schichte Metaderma genannt und sie auch für *Aconitum* und *Symphytum* angegeben. „Sie kommt ziemlich häufig, sagt er weiter, bei unterirdischen Organen vor.“

In den meisten Fällen bleibt jedoch die Vernarbung nicht bloß auf eine Eintrocknung des Gewebes beschränkt, sondern wird durch Heilungsprozesse weitergeführt. Dieselben können nur von den unter der Wunde gelegenen, unverletzt gebliebenen Zellen ausgehen und sind dadurch gekennzeichnet, daß die daran teilnehmenden Zellen ihren Charakter aufgeben und eine anatomische Umbildung erfahren. Küster<sup>6</sup> bezeichnet alle Zellen- und Gewebeformen, die nach und infolge Verwundung entstehen, als Callusbildungen im weitesten Sinne des Wortes. Das Vernarbungsgewebe besteht dann streng genommen aus zwei Schichten, aus einer äußeren, vertrockneten Gewebelage und einer darunterliegenden Schichte, eben den Callusbildungen im w. S.

Die Heilung kann in mannigfacher Weise durchgeführt werden.

Am häufigsten findet sich wohl Korkgewebe das hier als „Wundkork“ bezeichnet werden kann. Indem ich auf das Kapitel „Wundkork“ in Küsters *Pathol. Pflanzenanatomie* p. 185 u. s. f. verweise, sowie auf die bekannten Handbücher der Pflanzenkrankheiten<sup>7</sup>, beschränke ich mich hier nur auf eine knappe Darstellung dieses Heilungsprozesses.

An verschiedenen Organen, Wurzeln, Knollen, Rhizomen, Stengeln, an Blättern, Blütenteilen und Früchten tritt nach Verwundung derselben in den noch lebenden, unter der Wundfläche gelegenen Zellen eine lebhafte tangentielle Zellteilung ein, die zur Bildung einer ganz dem Korkmeristeme gleichenden Zone führt. Die äußeren Zellen verlieren aber dann ihr Protoplasma und ihre Membranen verkorken, während die inneren Zellen oft noch ein teilungsfähiges Meristem bilden. Die Korkzellen sind charakterisiert als tafelförmige, tangential abgeplattete, und in Radialreihen angeordnete Elemente mit

<sup>4</sup> A. Mayer. Bemerkung zu dem Aufsätze von B. Frank: „Ueber die Gummibildung im Holze und deren physiol. Bedeutung.“ *Ber. d. bot. Gesellsch.* 1884 Heft 8, p. 375.

<sup>5</sup> A. Mayer. *Archiv der Pharmacie*; Über *Aconitum Napellus* L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. 16. Bd. 1881. H. 4. p. 250 und Über *Veratrum album* L. um *Veratrum nigrum* L. 17. Bd. 1882. H. 2. p. 95–97, u. p. 83–84.

<sup>6</sup> Dr. E. Küster. *Pathologische Pflanzenanatomie* 1903. p. 153.

<sup>7</sup> Dr. P. Sorauer. *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*; dort weitere Litteratur. Dr. A. E. Frank. *Die Krankheiten der Pflanzen*. I. Bd. 1895. p. 64 u. s. f.

dünnen Wandungen, von denen die radialstehenden oft gefaltet sind. Indem sich dieses Korkgewebe unter der ganzen Wundfläche hinzieht und an den Rändern direkt in das normale Periderm oder in die Epidermis übergeht, von der dann die angrenzenden Zellen durch einige wenige zarte Wände an der Korkbildung teilhaben können, wird ein vollständiger Wundabschluß erzielt.

Wundkork können also nur teilungsfähige Elemente bilden; besonders also das parenchymatische Grundgewebe, auch Collenchym, ferner Cambium, und in geringerem Maße auch die Epidermis.

Mit einer zweiten Art der Verheilung machte uns v. Bretfeld<sup>8</sup> bekannt, die er bei den Blättern der Orchideen: *Cymbidium aloifolium*, *C. ensifolium*, *Laelia anceps*, *Epidendron ciliare*, *C. vitellinum*, *Octomeria graminifolia*, *Maxillaria pallidiflora* u. *M. crassifolia* fand. Er sagt darüber folgendes: „Unterhalb der zerstörten Zellen fällt eine aus einer oder mehreren Zellenlagen bestehende Schichte ins Auge, die sich von dem gewöhnlichen Mesophyll durch eine mäßige Verdickung der Zellwände unterscheidet. Die Zellwände werden nicht gleichmäßig verdickt. Sie enthalten verschieden große zart umschriebene Poren, die in ihrer Gesamtheit das Aussehen von Netzfaserwänden geben.“

Solche Netzfaserzellen finden sich hier auch unterhalb der Blattnarbe und zwar in der Regel als Begleiter des den Fibrovasalstrang umgebenden Parenchyms. Mit der Verdickung der Zellwände geht immer ein Schwund des Chlorophylls, der Stärkekörner, ein Zerfall des Kernes und ein Schwund des Protoplasmas Hand in Hand. Gewöhnlich treten hiebei in den noch nicht verdickten Zellen reichlich fette Öle auf, die aber in den verdickten Netzfaserzellen verschwinden.

Küster bezeichnet sie als metaplastische<sup>9</sup> Bildungen und versteht unter Metaplasie<sup>10</sup> „jede progressive Veränderung irgend welcher Zellen, die nicht mit Wachstum und Teilung der Zellen verbunden ist.“

Callusmetaplasie ist bis jetzt nur für die Familie der Orchideen bekannt. Wir werden sie auch bei den Cacteen nach Verwundung antreffen.

Wundverschluß findet noch weiter statt durch Callushypertrophie;<sup>11</sup> hiebei vergrößern sich die unter der Wunde gelegenen Zellen ohne sich zu teilen.

Meist treten jedoch später in ihnen Zellteilungen auf, welche einerseits zur Bildung von Wundkork führen, andererseits aber vorerst noch homogene, parenchymatische Gewebe liefern können, die aus zartwandigen, anfangs undifferenzierten Zellen bestehen und als Callus<sup>12</sup> im engeren Sinne bezeichnet werden. Callus i. e. S. kann an allen Organen, Wurzeln, Stengeln und Blättern sich bilden. Für vorliegende Untersuchung kommt vor allem die Ausbildung eines Hautgewebes im Callus in Betracht. Und da ist eine Bemerkung Küsters (p. 165) anzuführen, die er bei Gelegenheit der Besprechung der histologischen Struktur des Callus macht. „Nächst der Tracheidenbildung ist die Entwicklung eines Hautgewebes der auffälligste Differenzierungsvor-

<sup>8</sup> v. Bretfeld, p. 144.

<sup>9</sup> Dr. E. Küster. Pathol. Pflanzenanat. p. 61.

<sup>10</sup> Wie Anm. 9. p. 55.

<sup>11</sup> Dr. E. Küster p. 91 u. s. f.

<sup>12</sup> Dr. E. Küster. p. 154. u. s. f.

gang am Callus. Auch diesen können wir gut am Callusgewebe der Pappelstecklinge studieren. Die äußersten Lagen des Callus unterscheiden sich von den inneren zunächst durch das größere Volumen der einzelnen Zellen: diese sind blasig oder lang schlauchförmig aufgetrieben. Ihre Wände, soweit sie mit der Luft in Berührung stehen, geben die Reaktion verkorkter Häute, indem sie Sudan III reichlich aufnehmen, und färben sich gleichzeitig mit Phloroglucin und Salzsäure wie verholzte Membranen. Ich zweifle nicht, daß den Reaktionen eine ähnliche (oder dieselbe) Substanz zugrunde liegt, wie sie als „Wundgummi“ in den verschiedensten Pflanzen auftritt. Bei genauer Beobachtung fallen auf den Außenwänden der Zellen noch zarte, blasige oder halbkugelig vorspringende Erhabenheiten auf, die vielleicht ganz aus der gummiähnlichen Masse bestehen, deren Reaktion wir eben mitteilten. Auch Mellinck beobachtete sie bereits an Callusbildungen im Blattstiel von *Nymphaea*. Ein besonders gutes Objekt zu ihrer Untersuchung dürften die „Wollstreifen der Äpfel abgeben, die Sorauer beschrieben hat.“ Diese entstehen an der Innenseite des Kerngehäuses als fadenartig verlängerte Zellreihen, „die durch ihre dünnere Wandung auffallend von der Umgebung abstechen und ganz allmählich in das Gewebe des Fruchtfleisches übergehen.“ An der Aussenseite zeigen ihre Zellwände warzenartige Verdickungen.

Später bildet sich in den äußeren Lagen des Callusgewebes ein Korkmeristem, aus dem dann Wundkork entsteht; oder der Callus bildet neues Cambium, Rinde und Holz und in der Rinde wieder neues Periderm.

Da wir auch auf die Vernarbungsgewebe beim Blattfall zu sprechen kommen werden, so ist es angezeigt, diesen Prozeß in Kürze hier anzuführen.

Nach den Untersuchungen vieler Autoren war es zuerst v. Mohl<sup>2</sup>, der den Blattablösungsprozess, den er an dicotylen, ihre Blätter periodisch abwerfenden Pflanzen studierte, richtig erkannte und auf anatomische Veränderungen der Parenchymzellen des Blattkissens, auf die Bildung einer Trennungsschicht zurückführte. Nach ihm untersuchte v. Bretfeld diesen Prozeß bei baumartigen Monocotylen, bei Orchideen und Aroideen und führte zu ähnlichen Erkenntnissen.

Bei<sup>13</sup> dicotylen Gewächsen, wahrscheinlich bei allen, tritt längere Zeit vor dem Blattfall eine auffällige Verfärbung der Blätter (Herbstfärbung) auf und im Gefolge davon vielfach eine merkliche Saftabnahme, indem die Blattfläche schrumpft oder das Mark des Blattstieles austrocknet, wobei die Rinde noch häufig auffallenden Wasserreichtum zeigt. Einige Wochen vor dem Abfall treten dann im unteren Teile des Blattstielwulstes, seltener zwischen demselben und dem Blattstiele an dem bisher gleichförmigen parenchym. Gewebe anatomische Veränderungen auf, indem sich die bisher etwa sechseckigen Zellen abrunden, wobei sie natürlich ihre Berührungsfäche reduzieren und die s. g. „rundzellige Schicht“ bilden. Diese besteht meist aus bloß wenigen Zellagen, ist meist stärkeelos und chlorophyllarm und besitzt gebräunte Membranen. Die eigentliche Trennungsschicht bildet sich aber in dem auf den braunwandigen Teil folgenden hellwandigen Gewebsabschnitt, wo eine Zone jugendlicher, zartwandiger Zellen mit kleineren Interzellularräumen und kleineren Stärkekörnern quer den

<sup>13</sup> Dr. P. Sorauer. I. T. p. 341, 342, 643.

Blattstiel durchzieht. In dieser Zone nun weichen die Zellen auseinander, wahrscheinlich, indem die Mittellamellen durch Einwirkung eines Fermentes<sup>14</sup> (Gummiferment nach Wiesner) unterstützt durch organische Säuren aufgelöst werden, worauf sich die Blätter infolge ihres nun zu großen Eigengewichtes ablösen. Ein Teil der zartwandigen Schichte bleibt auf der Narbe, der andere an dem abfallenden Blattstiele.

Die Vernarbung erfolgt nun, wie schon früher angeführt, entweder durch Vertrocknung der rundzelligen Schichte, oder durch ein häufig schon vor dem Blattfall unter derselben angelegtes Periderm. So findet sich eine Korkschichte bei *Populus canadensis* und *dilatata*, *Alnus glutinosa*, *Juglans nigra*, *Daphne Mezereum*, *Sambucus racemosa*, *Viburnum Lantana*, *Lonicera alpigena*, *Vitis vinifera*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Aesculus macrostachya*, *Pavia rubra* und *lutea*, *Acer platanoides*, *Rhus Cotinus*, *Rubus odoratus*, *Prunus Padus*, *Robinia Pseudacacia*, *Cytisus alpinus*, *Paeonia Moutan*. u. s. w. und bei den Aroiden.

Bei Baumfarnen bildet sich eine s. g. glatte Narbe, indem sich die freiliegenden parenchymatischen Gewebe des Blattkissens verdicken und die Blattstielhöhle verschließen.

Bei den baumartigen Monocotylen geht nach v. Bretfelds Untersuchungen die Ablösung der Blätter und die Vernarbung in ähnlicher Weise vor sich, nur daß hier die Trennungsschichte schon in der Jugend des Blattes angelegt erscheint.

In der Einfügungsstelle desselben treten nämlich kleinere rundliche parenchym. Zellen auf, unmittelbar unter der Wachstumszone gelegen. Hat dann das Blatt seine Entwicklung abgeschlossen, dann entwickelt sich diese in der Insertionsstelle gelegene Zone weiter, indem sich ihre Zellen abrunden, und die Zellen der unteren Lagen von den Blattwinkeln ausgehend und gegen die Mitte hin fortschreitend ihre Wandungen bis auf das Dreifache verdicken. Auf diese Weise kommt eine scharf ausgeprägte Trennungslinie zwischen den zart- und den dickwandigen Zellen zustande. Dann erfolgt die Abtrennung des Blattes unter Einfluß seines Gewichtes.

Die Vernarbung erfolgt durch Korkgewebe, das entweder aus der unter den dickwandigen Zellen übriggebliebenen Lage unverdickter Zellen hervorgeht, oder sich beim Fehlen dieser Lage aus dem Rindenparenchym entwickeln kann.

Bei den Orchideen, welche ihre Blätter abwerfen, tritt ebenfalls eine Trennungsschichte auf, bestehend aus zarten, protoplasmareichen, parenchym. Zellen, welche weder Stärke noch Öl führen. Diese Schichte ist häufig begleitet von einer Lage s. g. Netzfaserzellen, die dann auch die Vernarbung besorgen. Dort, wo sie an das zartwandige Parenchym angrenzen, bildet sich die Trennungslinie.

Haben wir so in kurzem Abriß die einzelnen Vernarbungsgewebe, insbesondere die beim Blattfall auftretenden kennen gelernt, so wenden wir uns nun den eigentlichen Ausführungen zu.

Ich wurde zu vorliegenden Untersuchungen angeregt, durch die bereits mitgeteilte Bemerkung Dr. E. Küsters über die Ausbildung eines Hautgewebes im Callus von Pappelstecklingen, das sowohl Holz-

<sup>14</sup> Dr. Julius Wiesner. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Jahrg. 1885 Bd. XCII. über das Gummiferment.

Dr. H. Molisch. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Jahrg. 1886. Bd. XCIII. I. A. Untersuchungen über Laubfall. p. 181, 182.

wie Korkreaktion gab. Letztere Tatsache bewog mich, Wunden verschiedener Pflanzen auf diese Reaktionen hin zu untersuchen.

Ein geeignetes Objekt bot sich mir im *Phyllocactus* Ackermanni Hw., an dem ich Brandwunden und mechanische Wunden untersuchte. Da die hier, wie bei anderen Cacteen zur Beobachtung gelangenden Vernarbungsgewebe auch schon wegen gewisser anatom. Charaktere das Interesse beanspruchen, sollen sie eingehender besprochen werden.

Ein wohlentwickeltes Exemplar, das bisher im Glashause gestanden war, wurde im vorigen Jahre in den Garten versetzt, wo es in den heißen, regenlosen Junitagen den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt blieb. Durch ihre Kultur im Glashause verweicht, reagierte die Pflanze nach einigen (5—7) Tagen, nachdem sie einer Temperatur bis  $34.5^{\circ} \text{C}^{15}$  in der Sonne ausgesetzt war, mit auffallenden Erscheinungen.

An den älteren Trieben bildeten sich rote Punkte und kleine Insehn, mit rotem Farbstoff gefüllt; sie zeigten also eine Verfärbung, die bei intensiver Beleuchtung auch bei anderen Sukkulente (Opuntia, Sedum) etc. (Küster p. 58) beobachtet wird. Auch die jungen, zarten Triebe wurden auf der besonnten Seite rötlich. Ihre früher glatte Oberfläche wurde runzelig und trocknete schließlich ganz zu einer grauen lederartigen Masse ein, die sich leicht abheben ließ. Dabei bogen sich die Triebe gegen die besonnte Seite, so daß diese die konkave wurde.

Das Gewebe dieser Brennwunden untersuchte ich auf Querschnitten.

Nach dem Grade ihrer Erhaltung und nach ihrem histologischen Charakter lassen sich drei Schichten unterscheiden. Die erste besteht aus eingetrockneten Zellen, die beiden anderen stellen neue infolge der Verwundung entstandene Gewebe vor.

Die Epidermis und die darunterliegenden Grundgewebszellen (Fig. 1, 1) waren vollständig eingetrocknet und stellten eine im Bilde dunkle Masse dar, die in fast regelmäßiger Anordnung Auftreibungen führte, gefüllt mit homogenem, eingetrocknetem Schleime, der eine mehr, weniger konzentrische Schichtung aufwies. Ab und zu fanden sich in demselben einzelne, seltener einige wenige größere Krystalle (tetragonale Pyramiden), die sich durch ihre Löslichkeit in Salzsäure, Unlöslichkeit in Essigsäure, sowie dadurch, daß sie mit Schwefelsäure monokline Krystalle gaben, als Calciumoxalat erwiesen.

Darunter lagen dann drei bis vier Zellschichten, die ebenfalls eingetrocknet waren, aber noch ihr mit Luft gefülltes Lumen bewahrt hatten, ihre braunen Membranen waren verzerrt und ließen zwischen sich Interzellularen frei. In einigen Fällen zeigten sie eine Anordnung wie typische Korkzellen, deren Größe sie auch hatten.

Was ihre Reaktionen anbelangt, so ist folgendes anzuführen. Nach dreitägiger Einwirkung von Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure änderte sich sonst nichts, nur wurden die Membranen durch

<sup>15</sup> Nach den Untersuchungen von Askenasy (Bot. Zeit. 1875, No. 27) erwärmen sich Pflanzenteile von intensivem Sonnenlichte getroffen, stärker als die umgebende Luft. So nahmen *Sempervivum* und *Opuntia* eine Temperatur von  $43-49^{\circ}$ , selbst  $51-52^{\circ} \text{C}$  an, während dünnere Blätter, z. B. von *Gentiana cruciata* sich gleichzeitig nur bis  $35^{\circ}$  erwärmten.

Nach A. B. Frank, „Die Krankheiten der Pflanzen“, p. 175.

Salpetersäure gelb. Chlorzinkjod färbte sie gelbbraun. Nach dreitägiger Behandlung mit verdünnter Kalilauge und darauffolgender sechsstündiger Behandlung mit Chlorzinkjod wurden die Membranen der äußersten Partien der Schichte violett,<sup>16</sup> während die innersten Partien selbst bei länger andauernder gleicher Behandlung nur eine gelbbraune Färbung zeigten. — Mit Sudan III färbten sich die Membranen der Schichte rot. Von besonderem Interesse ist aber, daß die inneren Partien auch die geläufigen Holzreaktionen auf Phloroglucin und Salzsäure, Anilinsulfat u. Schwefelsäure, Orcin und Salzsäure gaben. Besonders kräftig traten diese Färbungen bei jungen Wunden auf, während sie an älteren nicht mehr zu beobachten waren.

Der die Zellwand imprägnierende Stoff verliert also mit der Zeit die Fähigkeit — dies offenbar durch Zersetzung — Holzreaktion zu geben, und es bleibt nur die mit Sudan III sich färbende Substanz erhalten, bis auch diese durch die fortschreitende Zersetzung zerstört wird.

Die zweite Schichte (Fig. 1<sub>2</sub>) bestand aus einer ein- bis mehrfachen Lage von Sklerenchymzellen, die lückenlos neben und über einander gelagert, an den Wundrändern direkt, ohne Zwischenbildungen in die Epidermiszellen übergingen, oder Zwischenbildungen eine Strecke weit noch derart zeigten, daß die Epidermiszellen und eventuell noch einige wenige (2) Schichten daruntergelegener Grundgewebszellen ihre Wandungen stark verdickten und so nach ihrem Baue und besonders nach ihren Reaktionen der gleich zu besprechenden Sklerenchymzellen ähnlich wurden. Dabei blieb der ursprüngliche äußere Membranteil der Epidermiszellen unverändert und hob sich während der Reaktion scharf von den Verdickungsschichten ab. Auch waren die Epidermiszellen ungetüpfelt und tangential außerordentlich stark abgeplattet, so daß sie nur ein spaltförmiges Lumen zeigten. Die unter ihnen gelegenen sklerotischen Elemente waren im allgemeinen schwächer getüpfelt als die unter der Wundfläche auftretenden Sklerenchymzellen.

Was die letzteren anbelangt, so waren sie auch stark tangential abgeplattet. (Fig. 2). Ihre Membranen waren außerordentlich verdickt und zwar die der Wundfläche zugekehrten Teile, sowie die Seitenteile in der Regel stärker, als die übrigen. Ferner zeigten sie eine sehr deutliche konzentrische Schichtung und führten zahlreiche, miteinander korrespondierende, einfache Tüpfelkanäle von kreisrundem Querschnitt. Die nach innen gekehrten Membranteile waren, wie schon erwähnt, dünner und oft überhaupt ganz unverdickt und dann natürlich auch ungetüpfelt. In keinem Falle beobachtete ich lebenden Zellinhalt. Meist waren die Zellen nur mehr luftführend.

Derartige sklerenchymatische Elemente fand ich bei der Pflanze nicht als normale Bildungen, so daß ich sie hier als absolute Neubildung, entstanden infolge von Verwundung auffassen muß. Wir haben also hier einen Fall von „Callusmetaplasie“ im Sinne Küsters. Da aber hiebei die Elemente in ihrer Größenausbildung und bezüglich ihres Inhaltes hinter den normalen Elementen zurückbleiben, müssen wir hier von einer „kataplastischen Metaplasie“ sprechen. In ihren Reaktionen stimmten sie im großen und ganzen mit der ersten Schichte überein.

<sup>16</sup> Dr. A. Zimmermann. Die Botanische Mikrotechnik 1892. p. 146—147. Nach Gilsons Untersuchungen dürfte diese Färbung nicht auf dem Vorhandensein von Cellulose in der Korkmembran, sondern auf dem der Phellonsäure beruhen, die sich, sowie ihr Kaliumsalz mit Chlorzinkjod intensiv rosa—kupferrot färbt.

Salzsäure greift sie nicht an; Salpetersäure färbt sie gelb. Schwefelsäure bringt selbst nach zweitägiger Einwirkung nichts anderes als eine Quellung der Membranen hervor, was aber so stark geschieht, daß die Tüpfelkanäle fast verschwinden. Bezüglich der Behandlung mit Chlorzinkjod, dann mit verdünnter Kalilauge und darauffolgend mit Chlorzinkjod zeigen sie dasselbe Verhalten wie die inneren Partien der ersten Schichte, sie werden gelbbraun. Dann geben sie auch die Reaktion auf Sudan III, — aber nicht so intensiv wie die Korkzellen — und die bereits angeführten Holzreaktionen. Aber die Rotfärbung mit Sudan III und die Violettfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure tritt vielfach nicht in allen Teilen der Membran gleich stark auf. Offenbar waren die diese Reaktionen gebenden Substanzen in der Membran nicht gleichmäßig verteilt.

Ich muß hier einen Befund anführen, den Dr. H. Molisch<sup>17</sup> an querdurchschnittenen Stengeln von *Saccharum officinarum* machte und der mit unserem übereinstimmt. Er schreibt: „Auffallenderweise zeigen die Wände der Parenchymzellen nach Verwundung gleich dem Gummi sehr deutliche Holzstoffreaktion. Das Eintreten einer derartigen chemischen Veränderung in der früher unverholzten Zellhaut infolge von Verwundung ist überhaupt eine häufig und leicht zu konstatierende Tatsache, selbst bei Geweben, die für gewöhnlich gar keine Neigung zur Verholzung zeigen, wie z. B. bei *Collenchym*“.

Nach dreitägiger Behandlung mit Kalihydrat, ebenso nach Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure nehmen sie noch die charakteristischen Färbungen auf Sudan III und auf Phloroglucin und Salzsäure an.

Nach einstündigem Digerieren mit Kaliumchlorat und verdünnter Salzsäure unterbleibt die Violettfärbung; dagegen färben sich die Membranen mit Sudan III noch stark rotgelb, auch wenn man sie davor mit Alkohol ausgewaschen hat.

Nach einviertelstündiger Einwirkung von kalter Salpetersäure färben sich die Membranen auf Phloroglucin und Salzsäure nur sehr langsam; aus Sudan III nehmen sie wie die der ersten Schichte und die des Periderms reichlich roten Farbstoff auf.

Behandelt man aber die Schnitte durch eine Viertelstunde mit kochender Salpetersäure, so quellen die Membranen dieser Schichte außerordentlich stark auf, so, daß sich die Zellen ganz abrunden und ihr Lumen beträchtlich einengen, wobei die Tüpfel verschwinden. Mit Phloroglucin und Salzsäure nehmen sie nunmehr eine rotbraune Farbe an. Mit Sudan III färben sie sich wie früher nach Behandlung mit Kaliumchlorat und Salzsäure gelb bis rotgelb. Die erste Schichte und das Periderm färben sich wieder rot.

Die angeführten Reaktionen stimmen mit denen des Wundgummi überein, wie er im Kern und Schutzholz bei den verschiedensten Pflanzen als gefäßausfüllendes Mittel auftritt. Und ich stehe nicht an, sie auch hier demselben Stoffe zuzuschreiben. Daß die Membranen nach Behandlung mit Kaliumchlorat und Salzsäure, und nach Einwirken von kochender Salpetersäure — mit Sudan III sich noch gelb bis rotgelb färben, spricht wohl nicht gegen die Auffassung dieses die Membranen imprägnierenden Stoffes als Wundgummi. Denn einer-

<sup>17</sup> Dr. H. Molisch. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Jahrg. 1888. Bd. XC VII. I. A. Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. p. 292.

seits wird ja die Substanz durch diese Mittel doch chemisch verändert, während sie gegen die anderen resistent blieb; und andererseits läßt sie sich ja nicht vollständig den Membranen entziehen. Ich verweise hierbei auf die Resultate, zu denen Praël in seinen „Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume“ (Pringsh. Jahrb. f. w. B. 1888. Bd. XIX) hinsichtlich der Membranfärbung der Farbhölzer gekommen ist. — Der die Kernhölzer färbende Stoff (bei Haematox. Campech., Caesalpin., Sappan., Baph. nitid., Pterocarp. Santal., u. s. w.) war zwar in Wasser, Alkohol, Äther, in Kalihydrat u. s. w. löslich, doch „konnten die Membranen auch bei wiederholter und andauernder heißer Einwirkung jener Mittel nicht völlig vom Farbstoff befreit werden.“ Die Erklärung sucht Praël in „der Struktur der Membran und in der durch dieselbe begünstigten innigen Infiltration der Pigmente in dieselbe und im Zusammenhange damit in dem Tätigsein der Flächenanziehung.“

Neben dieser physiologischen Funktion, die darunterliegenden gesunden Gewebe vor der zersetzenden Einwirkung des von außen kommenden Wassers und andererseits auch vor übermäßiger Wasserabgabe zu schützen, ist noch die mechanische Funktion der sklerotischen Schichte ins Auge zu fassen. Sie läßt sich leicht aus der Anordnung der Zellen entnehmen. Auf dem Schnitte umspannt nämlich diese Schichte die lebenden Teile in Form eines Bogens, lagert also wie eine Gewölbekuppel auf denselben, um sie vor Quetschung und vor Zerreißen durch die darüberliegenden eingetrockneten Zellagen zu schützen, in denen ja derartige nachteilige Spannungen durch das Eintrocknen aufgelöst werden müssen.

Die dritte, zu innerst gelegene Schichte (Fig. 1, <sup>3</sup>) bestand aus 8—10 Lagen von Korkzellen, die immer noch ein deutliches Korkmeristem erkennen ließen. Sie waren tangential abgeplattet, zartwandig und schlossen lückenlos aneinander. Sie gaben die gewöhnlichen Korkreaktionen auf alkoholische Chlorophylllösung, Sudan III, Alkanna-tinktur. Die Kerne der Meristemzellen waren rundlich und nahmen oft den ganzen Querschnitt der Zelle ein; oder sie waren oval, und dann lagerten die Kerne zweier benachbarter Zellen meist der gemeinsamen Membran dicht an. Chlorophyllkörner waren in ihnen spärlich und klein. Die Stärkekörner waren unter der Wunde verschwunden. Wie es scheint, gehen auch die Schleimzellen des ursprünglichen Gewebes in der Bildung des Meristems auf.

Mechanische Wunden — Schnittwunden, die den ganzen Querschnitt älterer Triebe einnahmen; — zeigten dieselben Vernarbungs-gewebe. Von Interesse ist die Ausdehnung derselben. Während sie den Wundrand nur wenig kappenförmig übergriffen, begleiteten sie das Gefäßbündel, in dem ich Wundgummi vorfand, noch eine lange Strecke weit an seiner Außenseite in das Innere des Triebes hinein und bildeten so eine Art Scheide um dasselbe. Bemerkenswert ist, daß die parenchymatischen Zellen in der Umgebung des Gefäßbündels in größerer Ausdehnung verkorkten, wenn in dieser Scheide die sklerotischen Elemente fehlten. Demselben Wundverschluß begegnete man auch im Marke; nur war er hier tiefer hineingerückt und kam unter das Niveau der äußeren Vernarbungs-gewebe zu liegen.

Fassen wir nun die Ergebnisse zusammen. Wird ein Trieb verletzt, so trocknen die oberflächlichen Schichten ein und bilden einen provisorischen Wundverschluß, indem sie in ihren Membranen Wund-

gummi aufspeichern. Unterdessen werden die darunterliegenden Gewebe zu metaplastischer Umbildung ihrer Elemente veranlaßt, zu dem Zwecke, die gesunden Gewebe vor mechanischer Verletzung zu schützen. Daneben unterstützen sie die Funktion dieses provisorischen Verschlusses, um sie schließlich ganz zu übernehmen, bis sich das die Wunde völlig abschließende Periderm gebildet hat.

Daran schließt sich eine Beobachtung, die ich an *Convallaria majalis* machen konnte. Wird ein Rhizom quer durchrissen, so sterben die verletzten Zellen ab, wobei sich ihre Membranen rotbraun färben. Die benachbarten, unverletzten Zellen des parenchymatischen Grundgewebes bilden zwar einige schwache Teilungswände parallel der Wundfläche aus, unterliegen aber schließlich auch der fortschreitenden Zersetzung. Ihre braunen Membranen geben dann Korkreaktion auf Sudan III und Holzreaktion auf Phloroglucin und Salzsäure.

Auf dem Querschnitt durch das gebräunte, in Zersetzung begriffene Rhizomende fallen schon dem bloßen Auge inmitten des braunen Grundgewebes einzelne dunkelrote Punkte auf, die um das Zentrum des Schnittes herumliegen. Es sind dies die Gefäßbündel, (konzentrisch mit zentralem Phloëm, in einem gemeinsamen Grundgewebe eingebettet und von einer gemeinsamen Scheide umgeben), deren Gefäße etwa 1 cm weit mit Wundgummi verstopft sind. Das metamorphosierte Grundgewebe nimmt gegen das Innere des Rhizoms zu allmählich an Ausdehnung ab und begleitet schließlich nur mehr die Gefäßbündel, deren verstopfte Gefäße am tiefsten ins Rhizom hineinreichen.

Die mikroskopische Untersuchung der Schnitte (Fig. 3) gab nun folgende Aufschlüsse, die an die bei den Cacteen gemachten Befunde erinnern. Die normalerweise farblosen Gefäßwände waren gelb und umschlossen den bereits erwähnten Wundgummi, der eine gelblich-braune Masse darstellte.

Die Wände des zentralen Phloëms (Ph), sowie die Membranen des Grundgewebes, letztere oft auf dem ganzen Querschnitte, vor allem aber immer an den die Gefäßbündel umgebenden Zellen (1.) waren gebräunt und gaben die charakteristischen schon angeführten Reaktionen. In einiger Entfernung (2—3 Zellagen) von den Gefäßbündeln waren in den Parenchymzellen zarte Scheidewände parallel dem Umfange der Gefäßbündel zu beobachten (2). Über ihre Natur konnte man den besten Aufschluß an Schnitten finden, die möglichst weit vom Rhizomende geführt wurden. Dort gaben sie nämlich nur Reaktion auf Sudan III, erwiesen sich also als Korkzellen.

Wir sehen also auch hier, daß das gesunde Parenchymgewebe von dem seiner ursprünglichen Funktion entzogenen Gefäßbündel durch eine doppelte, dasselbe umgebende Scheide isoliert wird.

Daß es nicht nur bei mechanischer Verletzung, sondern auch nach erfolgter Pilzinfektion zur Ausbildung des beschriebenen doppelten Vernarbungsgewebes kommen kann, konnte ich an *Sedum maximum* beobachten. Blätter und Stengel dieser Pflanze waren von einem Pyrenomyceten befallen, (seine Bestimmung war mir wegen Mangel der Sporen nicht möglich) der subcuticular in der oberen Hälfte der nach außen gekehrten Membranteile der Epidermiszellen lebte und dieselbe zu starkem Wachstum anregte. Daß es die äußere, unmittelbar unter der Cuticula gelegene Hälfte der Epidermismembran ist, welche den Sitz des Pilzes bildet und zu solchem Wachstum angeregt wird, geht daraus hervor, daß die Cuticularleisten, die gegenüber den Seitenwänden

der Epidermiszellen in die äußere Membran derselben vorspringen, tangential abgerissen waren, wobei der abgerissene äußere Teil von dem inneren durch die wachsende Cellulose abgedrängt wurde. Ihre Cellulose-natur gab sie zu erkennen, indem sie sich mit Chlorzinkjod blau färbte.

Die übrigen Membranteile der Epidermiszellen, sowie die einiger (2—3) Lagen der darunterliegenden Grundgewebszellen bräunten sich, anfänglich nur stellenweise, später vollständig, verloren ihren Zellinhalt und starben ab.

In Schwefelsäure wurden sie nun nicht mehr aufgelöst; mit Chlorzinkjod bräunten sie sich stark; dann zeigten sie Reaktion auf Sudan III und auf Phloroglucin und Salzsäure, doch traten auch hier die beiden Reaktionen nicht gleichmäßig auf, fehlten vielmehr oft an manchen Stellen. So gaben die Membranen an den Rändern der Infektionsstelle fast nur Reaktion auf Sudan III.

Darunter fand sich dann ein Korkgewebe. Von Interesse ist, daß in demselben ganze, von einer Meristemzelle abstammende Partien der radialangeordneten Elemente außer der Kork- oft noch die Holzreaktion gaben.

Desgleichen fand sich ein zweifaches Vernarbungsgewebe bei den Blättern von *Hedera helix* und *Prunus Laurocerasus*.

In anderen Fällen unterbleibt die Ausbildung eines Korkgewebes. Dann übernimmt die eingetrocknete Schichte auch den definitiven Schutz. Allerdings greift hiebei, da der abschließende Kork fehlt, die Eintrocknung und Zersetzung weiter.

So untersuchte ich Oberflächenwunden am Blattstiele von *Ficus carica*. Außen fanden sich einige Lagen vertrockneter Zellen mit schwach gelblich gefärbten Membranen und einem gelbbraunen, körnigen, mit Sudan III sich färbenden Inhaltsstoff. Darunter kamen dann 5—6 Zellagen mit gebräunten Membranen, welche Reaktion auf Sudan III und auf Phloroglucin und Salzsäure gaben.

Dieselben zwei Schichten eingetrockneter Zellen, von denen die erste bloß Kork, die zweite aber Kork- und Holzreaktion gab, traten auch bei Querwunden an Blättern derselben Pflanze auf, ferner an den Phyllocladien von *Ruscus aculeatus* und an den Blättern von *Rhododendron*.

Ebenso fanden sie sich am Wundrande von Blattlöchern bei *Agave americana* und an den absterbenden Seitenteilen der Blattbasen bei *Phoenix dactylifera* etc. In beiden Fällen waren in den eben in Veränderung begriffenen, sowie in den angrenzenden, noch normalen Zellen schwache Teilungswände parallel der Wundfläche zu konstatieren. Hier läßt sich leicht entnehmen, daß der die Holzreaktion gebende Stoff sich zuerst zersetzt.

Im Vorhergehenden wurden kurz die anatomischen Einzelheiten des Blattgelenkes bei Laubbäumen besprochen. Selbstverständlich wurden auch die Gewebe der Blattnarbe auf ihre chemischen Eigenschaften hin untersucht; und da war denn schon von vorneherein ein positives Resultat zu erwarten, umso mehr, als schon Dr. H. Molisch<sup>18</sup> Verholzung der Gewebe in der Nähe der Trennungsschichte nachgewiesen hat. „Bei sehr vielen Blättern unserer Holzgewächse verholzen

<sup>18</sup> Wie Anm. 14. Dr. H. Molisch, p. 177.

in unmittelbarer Nähe der Trennungsschichte bald größere, bald kleinere Zellkomplexe, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man geeignete Schnitte mit einem der bekannten Wiesner'schen Holzreagentien; z. B. mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt“. u. s. w. Bezüglich der Verholzung im Blattgrunde unterschied er fünf Fälle. „Die Verholzung erstreckte sich 1. nur auf das unterhalb der Trennungsschichte liegende Periderm, 2. nur auf die rundzellige Schichte (*Ulmus campestris*), 3. nur auf die oberhalb der Trennungsschichten gelegenen Zellagen (*Tilia parvifolia*), 4. auf zwei (*Gymnocladus canadensis*) oder alle drei der genannten Lagen, 5. auf gar keine (*Ligustrum vulgare*).

Die Verholzung greift in den einzelnen Schichten entweder durch den ganzen Querschnitt des Blattgrundes um sich — und dies ist der gewöhnliche Fall — oder nur in den peripher gelegenen Partien.“

Ich untersuchte Blattnarben mit und ohne Periderm. Überall gaben die gebräunten Membranen der rundzelligen Schichte, deren innerste Zellen oft schwache tangentielle Scheidewände erkennen ließen (*Prunus Cerasus*, *Sambucus nigra*, *Betula alba*, *Rosa canina*), wenn nicht durch die ganze Schichte, so doch in der inneren Hälfte derselben Holz- und Korkreaktion.

Ein doppeltes Vernarbungsgewebe (rundz. Schichte mit metamorphisierten Membranen und Periderm) fand sich bei *Prunus Cerasus*, *Tilia grandiflora*, *Ulmus campestris*, *Aesculus Hippocastanum*, *Ampelopsis hederacea*, *Populus nigra*, *Alnus glutinosa*, *Syringa vulgaris* und *Atropa Belladonna*; dagegen bildete die rundzellige Schichte allein das Vernarbungsgewebe bei *Sambucus nigra*, *Betula alba*, *Cytisus Laburnum*, *Rosa canina* und *Philadelphus coronarius*.

Schließlich wurde auch die von A. Mayer als Metaderma beschriebene Schichte an Rhizomen von *Veratrum*, *Aconitum* und *Symphytum* ebensowie das eingetrocknete Gewebe der vernarbenden Kartoffel in unserem Sinne untersucht; doch konnte hier keine auf Wundgummi hinweisende Reaktion beobachtet werden.

Fassen wir nun die Ergebnisse zusammen, so kommen wir zum Schluß zu folgenden Sätzen:

1. Die Vernarbung verwundeter Pflanzenorgane erfolgt entweder durch Eintrocknen des verletzten und bloß gelegten Gewebes (bei Blattnarben die „rundz. Schichte“) oder dadurch, daß sich unter demselben noch ein spezifisches „Heilgewebe“ bildet.

2. Die Zellen des eintrocknenden Gewebes speichern in ihren Membranen Stoffe auf, welche die Reaktionen des „Wundgummi“ geben. Hiedurch werden sie in den Stand gesetzt, entweder einen dauernden Wundverschluß zu bilden, oder wenn noch eigene „Heilgewebe“ auftreten, wenigstens provisorisch den Wundverschluß übernehmen zu können.

Im allgemeinen sind die Reaktionen umso schärfer, je rascher das Eintrocknen erfolgt, d. h. einer je stärkeren Wasserabgabe die Gewebe ausgesetzt sind.

3. Bei *Phyllocactus A.* und anderen Cacteen bildet sich über dem Periderm eine Zone sklerenchymatischer

Zellen aus, die als ein Fall einer „kataplastischen Metaplasie“ angesprochen werden muß.

4. Bei den Rhizomen von *Veratrum*, *Aconitum*, *Symphytum* etc. erfolgt der Wundverschluß durch das von A. Mayer beschriebene Metaderma.

#### Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Querschnitt durch die Vernarbungsgewebe bei *Phyllocactus Ackermanni*. (Zeiss. Obj. C. Ok. 2.)

1. Eintrocknete und metamorphosierte Zellschichte.
2. Sklerenchymschichte.
3. Periderm.

Fig. 2. Sklerenchymzellen, (Reichert. Obj. Sa Ok. 2.)

Fig. 3. Querschnitt durch ein Gefäßbündel von *Convallaria majalis*. (Zeiss. Obj. E. Ok. 4.) Ph. Phloëm.

