

**Untersuchungen
über die pflanzliche Sekretbildung
unter besonderer Berücksichtigung von
Valeriana officinalis**

Von der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich
zur Erlangung der Würde eines Doktors der Naturwissenschaften

genehmigte

Promotionsarbeit

vorgelegt von

Fritz Wetterwald

dipl. Apotheker
aus Derendingen

Referent: Herr Prof. Dr. H. Flück

Korreferent: Herr Prof. Dr. R. Eder

Leer - Vide - Empty

Die vorliegende Arbeit wurde im pharmazeutischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer und lieben Freund

Herrn Prof. Dr. H. Flück

danke ich an dieser Stelle aufrichtig für sein dieser Arbeit entgegengebrachtes Interesse und seine wohlwollenden Anregungen.

Während der praktische Teil der Arbeit im Frühjahr 1933 zum Abschluss kam, wurde die schriftliche Abfassung derselben durch das Mitwirken verschiedener Umstände stark verzögert. Das verständnisvolle Entgegenkommen meines verehrten ehemaligen Arbeitgebers und lieben Freundes Herrn Dr. F. Hauser, Apotheker in Zürich, sei hier auch gebührend verdankt.

Leer - Vide - Empty

Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung	7
I. Teil.	
<i>Allgemeiner Teil.</i>	
Einteilung der verschiedenen Sekretorgane	9
I. Innere Sekretorgane	10
A. Einzellige innere Sekretorgane	10
B. Mehrzellige innere Sekretorgane	21
I. Gruppe: Sekretäume	21
II. Gruppe: Andere innere Sekretorgane	42
II. Äussere Sekretorgane	45
II. Teil.	
<i>Die Sezernierungsverhältnisse bei der Baldrianwurzel.</i>	
A. Einleitung	76
B. Orientierende Vorversuche	80
C. Untersuchungen an fixiertem Material	86
I. Mikrotommaterial	87
1. Kern- und Plasmaverhältnisse in der Hypodermis	87
2. Kern- und Plasmaverhältnisse im Subhypoderm	97
3. Die speziellen Verhältnisse in der Wurzelspitze	98
4. Membranverhältnisse unter besonderer Berücksichtigung der Hypodermis	100
II. Untersuchungen an noch sekrethaltigen Präparaten (Handschnitte)	104
D. Untersuchungen an Frischmaterial	106
a) Untersuchung der Natur des Sekretes der Baldrianwurzel	106
a) Löslichkeits- und Färbungsversuche	108
β) Untersuchung der Flüchtigkeit	112
γ) Prüfung auf Fett und fettes Öl	114
δ) Untersuchung auf Gerbstoffgehalt	115
b) Das Sekret der Subhypodermis und seine Bildung	118
c) Die Hypodermis, ihr Sekret und dessen Bildung	130
d) Untersuchungen über das Sekret der oberirdischen Organe von <i>Valeriana officinalis</i>	138
E. Diskussion der durchgeführten Untersuchungen	141
Zusammenfassung	146
Literaturverzeichnis	149

Leer - Vide - Empty

Einleitung.

Das Problem der pflanzlichen Sezernierung hat schon zahlreiche Forscher beschäftigt. Seine Vielgestaltigkeit und die sehr häufig schwierig aufzuklärenden Verhältnisse gaben Anlass zur Aufstellung vieler, sich zum Teil vollständig widersprechender Theorien. Unter den mannigfaltigen Publikationen befinden sich einzelne, die eher auf den Charakter von Kampfschriften, denn wissenschaftlicher Arbeiten erheben können und deren persönliche Seite unangenehm zur Geltung kommt. Beim Studium der nach Hunderten zählenden Veröffentlichungen, die in mehr oder weniger innige Berührung mit dem Problem der Sekretion gelangen, fällt auf, wie sehr einzelne Autoren darauf bedacht sind, die Lösung der schwierigen Frage in eine allgemeine Formel zu kleiden, sie zu schematisieren. Dazu sind sie bis zu einem gewissen Grade sicher berechtigt, jedoch muss der Versuch einer prinzipiell gleichartigen Deutung der Sekretionsvorgänge bei den verschiedenen Spezies nach dem heutigen Stand der Forschung unserer Ansicht nach verworfen werden.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in zwei Teile. Wir hatten anfänglich beabsichtigt, das Sekretionsproblem an einer grösseren Anzahl von Pflanzen mit verschiedenen Sezernierungsorganen zu studieren. Dies erwies sich aber leider in der Folge als nicht durchführbar, da sich sonst die Arbeit allzusehr in die Länge gezogen hätte. Das Studium der Sezernierungsverhältnisse beim Baldrian erwies sich als langwierig. Die ziemlich vielen, jedoch meist kurzen und oft sich widersprechenden Angaben über diese Frage liessen letztere interessant genug erscheinen, um sie eingehend zu behandeln und so zu einer endgültigen Lösung zu gelangen oder doch wenigstens den dazu führenden Weg weitgehend vorzubereiten.

Der zuerst ins Auge gefasste, verschiedene Sezernierungstypen umfassende praktische Teil der Arbeit hatte das Studium einer grossen Menge Literatur erfordert. Da wir auf diese Weise zu einer sehr umfassenden Bibliographie eines grossen und wichtigen Teiles des Sezernierungsproblems gelangten, erscheint es uns trotz der nachträglichen, oben erwähnten Beschränkung der eigenen Untersuchungen nützlich, die bisherige Literatur eingehend zu berücksichtigen. Dabei erwies sich eine ganze Reihe Wiederholungen als unvermeidlich, da schon in mehreren

Arbeiten mehr oder weniger umfassende Literaturauszüge erschienen sind. Wir konnten jedoch immer wieder das Fehlen uns wichtig erscheinender Publikationen konstatieren, und besonders in einem Falle vermissten wir die notwendige Objektivität. Es erschien uns daher auch im Interesse späterer Untersuchungen auf dem Gebiete des Sezernierungsproblems gegeben, die Literatur so vollständig wie irgend möglich in einem Literaturverzeichnis zusammenzufassen.

Im ersten Teile der Arbeit sind die Ergebnisse unserer Literaturstudien enthalten. Wir verzichten auf eine chronologische Aufzählung der gemachten Publikationen und ordnen dieselben unter Berücksichtigung der Untersuchungsergebnisse und der Ansichten der betreffenden Autoren. Wir befassen uns in der Hauptsache mit der Sekretion von ätherischen Ölen und Harzen und behandeln andere Sekrete, wie Schleim, Gummi, Wachs, Milchsäfte, Gerbstoff, Mesekret, Nektar, Verdauungssäfte, Enzyme, Hormone, Balsam, Wasser, Kieselsäure, Kalksalze, Wundsekret (also auch das dem sekundären Harzfluss entstammende Harz) u. a., nur, wenn es die Umstände erfordern.

Im zweiten Teil der Arbeit behandeln wir die Sezernierungsverhältnisse bei den Valerianaceen, insbesondere diejenigen der officinellen Baldrianwurzel.

I. Teil.

Der verschiedenartige Charakter der Sezernierungsorgane bedingt eine getrennte Behandlung der einzelnen Haupttypen. Wir verzichten auf eine Einteilung in Sekrete, Exkrete usw. im Sinne *Haberlandts* (58), *Linsbauers* (97) oder *Frey-Wysslings* (43), da wir uns vor allem mit der Entstehung und nicht dem Zwecke dieser Stoffe befassen. Wir unterscheiden folgende Gruppen:

I. *Innere (= endogene) Sekretorgane.*

A. *einzellige* (die sezernierende Zelle ist zugleich auch Ablagerungsort des Sekretes: Sekretzellen, Ölzellen).

B. *mehrzellige* (mehrere Zellen sezernieren in denselben Sekretraum, wobei je nach dessen Ursprung Sezernierungsort und Ablagerungsstelle identisch sein können oder nicht: schizogene, lysigene, oblitoschizogene, schizolysigene Sekretbehälter, drüsenartige Sezernierungsorgane usw.)

II. *Äussere (= exogene) Sekretorgane*: Drüsenhaare sowie andere an der Oberfläche befindliche Zellen oder Zellkomplexe, die Harze, ätherische Öle und andere Stoffe ähnlicher Natur absondern.

Um die Ergebnisse unserer Literaturstudien möglichst klar und übersichtlich darzustellen, haben wir das Sezernierungsproblem in einzelne Unterprobleme zerlegt. Wir werden bei den verschiedenen Organtypen nach Möglichkeit die folgende Gliederung innehalten:

1. Ort und Vorgang der Bildung des Sekretes,
2. Ausgangsmaterialien,
3. Membranverhältnisse,
4. Permeabilitätsverhältnisse,
5. Ablagerungsweise,
6. Bedeutung der Sekrete (für alle Organtypen gemeinsam unter II. behandelt).

I. Innere Sekretorgane.

A. Einzellige.

1. Ort der Bildung des Sekretes.

Folgende drei ¹⁾ Meinungen müssen hauptsächlich unterschieden werden:

a) Das Sekret bildet sich in einem Teile der Membran, wobei letztere eine weitgehende chemische Veränderung infolge Verschleimung erleidet. Es sind *Tschirch* (180—186, 188, 190—196) und seine Schule, die diese Ansicht vertreten. *Tschirch* gibt an, dass sich an der Innenseite der Membran ein an Dicke zunehmender Schleimüberzug bilde, womit schliesslich die Grenze zwischen Zellwand und Plasma verwischt werde und es zu einer Verschmelzung von innerer Wand- und äusserer Plasmapartie komme. Der weiterschreitende Verschleimungsprozess ergreife in der Folge auch entferntere Wand- und Plasmapartien. In dieser Schleimzone trete das erste Öl in Form zahlreicher Tröpfchen auf, und der Autor bezeichnet erstere mit dem Namen «resinogene Schicht». Die Öltröpfchen sollen sich später im mittleren Teil des Zellumens zu einem grossen Tropfen vereinigen. *Tschirch* fand solche Verhältnisse bei den Sekretzellen zahlreicher Pflanzen, namentlich Lauraceen, Magnoliaceen und Zingiberaceen. *Biermann* (9), ein Schüler *Tschirch*s, baute die Theorie seines Lehrers noch weiter aus und dehnte sie durch Untersuchungen an sehr zahlreichen Objekten auf viele Familien aus. Er berichtet, dass in den Ölzellen der Ölbildung die Entstehung einer Schleimmembran vorangehe, und konnte diese Regel bei allen Ölzellen führenden Familien mit wenigen Ausnahmen, z. B. *Acorus Calamus*, feststellen. Nach *Biermann* schwindet mit dem Auftreten der resinogenen Schicht der Kern; jedenfalls hat er ihn niemals mehr bemerkt, sobald Öl zu sehen war. Letzteres tritt erst dann auf, wenn sich die resinogene Schicht gebildet hat. Mit der Zunahme des Öles geht die teilweise Auflösung der resinogenen Schicht Hand in Hand, wobei ihr Rest meist einen Beleg der Zellwand darstellt, der von gewissen Forschern nach *Tschirch* und *Biermann* fälschlicherweise für nicht vollständig resorbiertes Plasma gehalten wurde. *Biermann* führt zahlreiche Reaktionen an, die die Verschiedenheit von resinogener Schicht und Plasma illustrieren sollen.

¹⁾ a) und b) könnten zwar gut zusammengefasst werden, da sie ineinander übergehen und beide sehr im Gegensatz zu c) stehen. Die grosse Bedeutung von a) veranlasste uns aber, eine gesonderte Behandlung vorzunehmen.

Er weist auch auf die nahe Verwandtschaft zwischen Öl- und Schleimzellen hin, welche bedingt, dass die beiden in jungem Zustande oft nicht voneinander zu unterscheiden sind.

Die *Tschirch-Biermannsche* Theorie der Ölbildung in den Ölzellen wurde in der Folge häufig bekämpft. Dies bewog *Tschirch* in der III. Auflage seines Werkes über die Harze und Harzbehälter zu einer Änderung seiner Stellungnahme im Sinne der von uns später beschriebenen *Bertholdschen* Ansichten. Damit gab er die Nichtexistenz seiner resinogenen Schicht in diesem Falle zu, aber nicht etwa auch die Nichtbeteiligung der Membran an der Sekretbildung. Zu den ebenfalls noch zu erwähnenden Meinungen *A. Leemanns* (92/93) vermochte sich *Tschirch* nicht durchzuringen. Im Gegenteil! *Tschirch* sagt bezüglich der Auseinandersetzungen mit seinen Gegnern wörtlich: «Ich habe die Einwände sorgfältig geprüft und die ganze Frage im Zusammenhang nochmals durchdacht, bin aber nach Ausmerzung einiger Irrtümer [Ölzellen¹⁾], die geeignet waren, das Problem zu verwirren, bestimmter als zuvor, zu der schon 1914 begründeten Überzeugung gelangt, dass die Rolle, die ich der Interzellulärsubstanz oder Mittellamelle bei der Exkretbildung zuschreibe, auf der ganzen Linie zu Recht besteht und dass man unbedingt von einer chemischen Arbeit in dieser Membranpartie sprechen muss. Die Arbeit in ihr ist eine Funktion der kolloiden Natur dieser Membran und vollzieht sich sowohl im Innern wie an der Oberfläche, die eine Grenzschicht und daher der Sitz der elektromotorischen Kräfte ist, in der die Gesetze der Elektroendosmose, der Oberflächenspannung, des Oberflächendruckes u. a. m. zur Wirkung kommen, eine als Biokolloid anzusprechende Schicht, in der wir, solange sie am Leben ist, mit einer ständigen Störung des Gleichgewichtes, also mit ständiger Bewegung rechnen müssen.» *Tschirch* gibt jetzt für die Ölzellen an, dass die Exkretbildung in der zur Membran gehörigen Blase erfolge und die sekretogenen Substanzen durch den Blasenstiel einwandern, und vermutet, es handle sich bei der Blase um eine Bildung der Interzellulärsubstanz.

b) Die Membran ist zwar aktiv an der Sekretbildung beteiligt, erleidet jedoch keine Umwandlung wie unter a), vor allem tritt keine Verschleimung und somit auch keine eigene resinogene Schicht auf. Diese Meinung, mit verschiedenen Varianten, wird von mehreren Forschern vertreten. Sie ist älter als die vorhergenannte, denn schon 1886 wurde sie von *W. Berthold* (8) veröffent-

¹⁾ Von uns beigelegt!

licht. Dieser Autor hatte Untersuchungen an Vertretern der gleichen Pflanzenarten gemacht wie später *Tschirch* und kam zur Ansicht, dass der Öltropfen in einer beutelförmigen Aussackung der Zellmembran entstehe, die in das Lumen der Zelle hineinragt. Nach *Berthold* ist der Stiel, mittelst dem der Beutel der Membran anhaftet, kutinisiert. *Haberlandt* (58, III. Auflage) prüfte die Angaben *Bertholds* nach und bestätigte sie vollinhaltlich. Später (58, V. Auflage) hingegen änderte er seine Ansichten im Sinne der Untersuchungen seines Schülers *Rudolf Müller* (122), auf dessen Arbeit weiter unten eingegangen wird. *A. Meyer* (10) fand die Angaben *R. Müllers* nicht überzeugend und gab denen *Bertholds* den Vorzug. Die Tatsache, dass das Stielchen nicht massiv ist, sondern Sekret enthält, bewog ihn zu dieser Stellungnahme; denn im andern Falle müsste nach ihm in der Sekrethülle ein Loch entstehen und sich diese mit dem Lochrand am Näpfchen festsetzen. *Meyer* hielt eine solche Entwicklung für unwahrscheinlich.

Shirasawa (162), Schüler *Tschirchs* (!), erklärt, dass das Sekret in den Blättern von *Laurus Camphora* häufig in beutelförmigen Häutchen vorkomme.

Eng an die Arbeiten *Bertholds* schliessen sich trotz der grossen Zeitspanne diejenigen *Curt Lehmanns* (94) an. Dieser machte Versuche auf viel breiterer Basis bei einer grossen Zahl von Spezies unter Verwendung von frischem und fixiertem Material. Die grosse Bedeutung dieser Untersuchungen verlangt eine etwas eingehendere Betrachtung derselben. Nach *C. Lehmann* beginnt die Sekretbildung mit dem Auftreten von körnigen Inhaltskörpern in den Ölzellen. Das Sekret entsteht in der Zellmembran. Von hier wird es mittelst eines kurz vor Beginn der Sezernierung entstandenen Näpfchens in eine Blase abgeschieden, die unter Verdrängung des Plasmas an Grösse gewinnt. *Lehmann* weist darauf hin, dass sich im Augenblick, da die Sekretbildung beginnt, im Plasma grüne, stark lichtbrechende Tröpfchen zeigen, welche anfangs klein sind, sich jedoch rasch vergrössern. Im Gegensatz zu den meisten Forschern, die letztere schon für Sekret halten und sich die Bildung des grossen Öltropfens durch deren Zusammenfliessen vorstellen, behauptet *Lehmann* auf Grund von Löslichkeitsreaktionen und Färbungen, es handle sich bei ihnen nicht um Sekret, sondern nur um Baustoffe für dasselbe, indem sie von der Zellmembran resorbiert werden, um dann als ätherisches Öl in die Blase abgeschieden zu werden. *Lehmanns* Ansichten sind also denjenigen *Tschirchs* betreffend der Leistung chemischer Arbeit durch die Zellmembran sehr nahe verwandt.

Vor Beginn der Sekretion erkennt man nach *Lehmann* die Ölzellen an ihrem auffallend grossen Kern, der meistens einer Seite der Zellmembran genähert ist. An dieser pflegt die Blase aufzutreten, und der Kern legt sich fast stets an deren Unterteil an und bleibt noch längere Zeit sichtbar. Zusammen mit dem Plasma wird er immer mehr verdrängt, unter gleichzeitiger Auflösung, die einen langsamen Verlauf nimmt und nicht, wie *Biermann* (9) sagt, sehr rasch vor sich geht. *Lehmann* zieht aus dem Verhalten des Kernes den Schluss, dass er sich an der Sekretbildung aktiv beteilige. Irgendwelche Strukturunterschiede gegenüber den Kernen der gewöhnlichen Parenchymzellen liessen sich jedoch in keinem Falle feststellen.

c) Die Membran fällt für die Sekretbildung ausser Betracht. Sekrete werden nur vom Plasma gebildet und nur dieses besitzt die Fähigkeit, solch komplizierte Stoffumwandlungen vorzunehmen.

Unter den älteren Autoren vertritt der schon genannte Schüler *Haberlandts*, *R. Müller* (122), diese Ansicht. Seine Untersuchungen ergaben teilweise Übereinstimmung mit *Berthold* (8); durch seine Schlussfolgerungen distanziert er sich aber stark von ihm, und *Müller* wird so zum Vorläufer *A. Leemanns* (92). *Müller* findet in den Ölzellen der Laubblätter von *Aristolochia brasiliensis* ebenfalls eine das Sekret umgebende Blase, die mittelst eines napfartigen Übergangsstückes mit der Zellmembran in Verbindung steht. Er bezeichnet den Napf als teilweise kutinisiert und gibt an, dass er unmittelbar an die Kutinlamelle der Zellwand ansetze. Wir zitieren den Autoren wörtlich: «Die Anlage des Näpfchens erfolgt ziemlich frühzeitig, und zwar in Form einer Ringleiste. Auch die Kutinisierung einer Membranlamelle setzt frühzeitig ein, zuerst an der Aussenwand, dort, wo der Napf sich befindet. Beide, Näpfchen wie Kutinlamelle, beziehungsweise die innerhalb derselben gelegene Zelluloselamelle, scheinen, soweit sich vorläufig die Sachlage überblicken lässt, aus den peripheren Anteilen des Plasmas durch Verdickung und gleichzeitig stoffliche Umwandlung hervorzugehen, um alsdann an die ursprüngliche Zellulosemembran des Sekretbehälters opponiert zu werden.» Über die Entstehung des Öles schreibt *Müller*, dass dieses zuerst aus dem Plasma in eine Anzahl kleinerer Vakuolen abgesondert werde, von denen die der Ringleiste am nächsten liegende sich an diese anlege. Die Vakuolenwand werde dann zur Beutelwand unter Verschmelzung mit dem Trichterrand (Näpfchen). Schon vorher habe die Verschmelzung dieser Vakuole mit den übrigen stattgefunden.

A. Leemann (92) findet in den Ölzellen von Vertretern mehrerer Spezies (*Asarum europaeum*, *Laurus nobilis*, *Cinnamomum camphora* u. a.) ebenfalls die schon erwähnte, mit einem Näpfchen der Membran anliegende Sekretblase vor. Das Sekret entsteht auf Kosten des Protoplasmas. Neben der Blase finden sich noch ölähnliche Tröpfchen frei im Plasma, die der Autor nicht als fertiges Öl, sondern als Vorstufe dazu ansieht. Sie vereinigen sich nach und nach mit der immer grösser werdenden Sekretblase, und zwar direkt und nicht über den Umweg durch die Membran. A. Leemann befasst sich eingehend mit den Ansichten *Tschirchs* und gelangt zu deren Ablehnung. Dabei hält er der *Tschirchschen* Schule ungeeignete Arbeitsmethoden und teilweise auch ungenaue Beobachtung oder falsche Deutung der Ergebnisse vor. Er behauptet, dass die von *Tschirch* gegebene und durch Zeichnungen illustrierte Darstellung der Entwicklung einer Ölzelle von *Cinnamomum Cassia* nicht der Wirklichkeit entspreche. So bezeichnet er das eine Stadium als ein durch Alkoholwirkung entstandenes Kunstprodukt, und in einem andern Stadium will er eine regelrechte, gewöhnliche Schleimzelle erkennen, die gar nicht hieher gehört. Die von *Tschirch* und *Biermann* zur Identifizierung des Schleimes verwendete Streifung reiht der Autor unter die schon manchem Botaniker zum Verhängnis gewordenen optischen Täuschungen ein und lehnt das Vorhandensein von Schleim ab.

An den zur Beobachtung ausserordentlich günstigen Sekretzellen von *Persea indica* nahm *Leemann* (93) besonders erfolgreiche Untersuchungen vor, die ihm den Ausbau seiner Theorie gestatteten. Die Figuren 1—8 illustrieren die Entwicklung einer solchen Ölzelle, wie sie von ihm dargestellt wird. Der Autor führt den Begriff des «Initialtropfens» ein. Damit bezeichnet er jenen ersten Tropfen, der ein ölähnliches, stark lichtbrechendes Gebilde darstellt und sich später an der Zellmembran fixiert. Er scheint aus einer Membran und einer inneren Flüssigkeit zu bestehen. Bei letzterer handelt es sich aber noch nicht um ätherisches Öl. Ein Näpfchen (Kupula) ist in diesem Stadium gar nicht vorhanden, sondern es entsteht erst, nachdem sich der Initialtropfen in zwei, meist durch eine Querwand getrennte Gebiete gegliedert hat, aus der der Zellwand benachbarten Hälfte! Der andere Teil geht in die Haut des später auftretenden Öltropfens über und wird vom Verfasser *membranogener Tropfen* genannt. Doch entsteht das Öl nicht zur Hauptsache in letzterem, sondern im Protoplasma und dringt dann in denselben ein. Dort, wo sich der Initialtropfen der Membran ansetzt,

erleidet diese eine Einbuchtung. Nach *A. Leemann* bestehen Kupula und Membran des Öltropfens aus demselben Material und stammen, sekundär der Membran angehängt, aus dem Plasma. Zur Bekräftigung

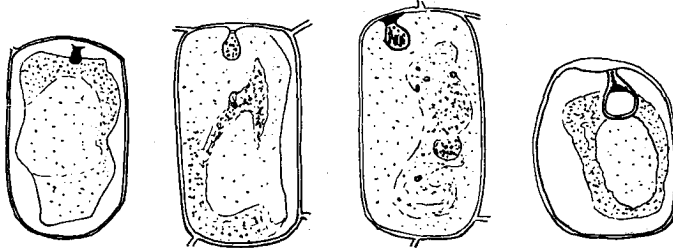


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

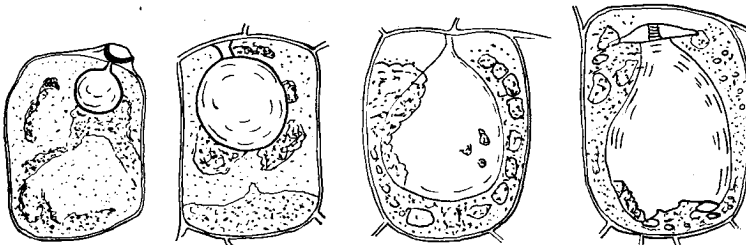


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

seiner Aussagen bemerkt der Autor noch, dass er auch frei im Zellinnern befindliche Tröpfchen nachweisen konnte, die in ihrem Verhalten ganz dem Initialtropfen entsprachen.

Leemann unterscheidet also drei Stadien in der Entwicklung der Sekretzellen: 1. Initialtropfen; 2. membranogener Tropfen; 3. Öltropfen mit Kupula. Die Zunahme des Öltropfens geschieht auf Kosten des Protoplasmas. Der Kern wird ebenfalls resorbiert, aber die Degeneration beginnt bedeutend später, so dass er noch längere Zeit gut zu beobachten ist. Der ganze Vorgang kommt nach *Leemann* einer Nekrose gleich.

Die noch an anderer Stelle zu erwähnende *H. Popovici* (138) verlegt die Ölbildung ebenfalls in das Zytoplasma und wendet sich ausdrücklich gegen die Meinung, das Sekret habe seinen Sitz in einer Vakuole.

H. H. Janssonius (76) stellt anhand von Untersuchungen an den Schleim- und Ölzellen der Lauraceae die Richtigkeit der Lehre *Tschirchs*

(resinogene Schicht) in Abrede. Er spricht auch von der Korrelation zwischen den beiden gleichzeitig vorhandenen Zellarten (Summe der beiden konstant, jedoch zahlenmässiges Verhältnis unter sich wechselnd) und schliesst, dass man daher annehmen dürfe, sie beide entspringen derselben Anlage und die Differenzierung trete erst später auf. *Janssonius* sieht darin ebenfalls eine gegen *Tschirch* sprechende Tatsache, obschon ja letzterer und seine Schüler schon längst von diesen Verhältnissen Kenntnis besaßen und sie als für ihre Theorie beweisend betrachteten.

Nach *A. Meyer* (110) wird in den Ölzellen das ätherische Öl im Plasma in der Nähe des Kernes abgeschieden.

E. Zacharius (222) konstatiert das erste Auftreten des Öles im Protoplasma, und zwar als Tröpfchen nahe dem Nukleus. Mit zunehmendem Wachstum der letzteren findet er Rückbildung von Nukleus und Protoplasma und deren Abwesenheit (bisweilen unter Zurücklassung eines häutigen Wandbelages) im ausgewachsenen Zustand.

E. Lauterbach (90) hält den Schleim der Schleimzellen der Cacteen für ein Produkt des Plasmas und will von einer Teilnahme der Membran an der Sezernierung nichts wissen. Er macht darauf aufmerksam, dass man in Fällen, wo die äussere Plasmaschicht (Plasmaschlauch) sehr dünn sei, bei etwas ungenauer Betrachtung leicht die Membran für den Herkunftsort des Schleimes halte. Der Autor bezeichnet den Kern als anfänglich gross und erwähnt dessen Degeneration im Laufe der Entwicklung, wie auch diejenige des Plasmas.

H. Euler (37) gelangt auf Grund chemischer Überlegungen zur Ansicht, dass nur das Plasma zu einer der Sezernierung entsprechenden Arbeit befähigt sei.

Gardiner und *Ito* (44) vertreten ebenfalls auf das bestimmteste die Meinung, dass die Sekretbildung ausschliesslich Sache des Protoplasmas und jede Beteiligung der Zellmembran in Abrede zu stellen sei. An den Schleimzellen von *Blechnum* und *Osmunda* vorgenommene Untersuchungen ergaben unter Anwendung der Plasmolyse die Anwesenheit des Schleimes im Protoplasma.

Nach *Moreau* (120) tritt das Sekret in Form anfänglich ganz kleiner Tröpfchen im Zytoplasma auf.

R. Chodat (18), Lehrer *Leemanns* und, wie dieser, Gegner der *Tschirch'schen* Ansichten, findet es äusserst unwahrscheinlich, dass die Membran ohne Mitwirkung des Protoplasmas aktiv sein kann.

Tunmann-Rosenthaler (204) stellen sich ebenfalls ganz auf den Standpunkt, dass die Sekretbildung im Plasma vor sich gehe.

Dippel (27) bestreitet irgendwelche Degeneration der Zellmembran der einfachen Sekretzellen der Weisstanne und hält einzig und allein das Zellinnere für den Ort der Harzbildung. Wir werden auf diese Arbeit noch zu sprechen kommen.

2. Ausgangsmaterialien.

Über diesen Punkt gehen die Meinungen weniger auseinander. Dies dürfte mit der durch die Änderung im Aufbau der Zellmembran hervorgerufenen Isolierung der Sekretzellen gegen aussen zusammenhängen; denn es wäre bestimmt gewagt, mit einer genügenden, wenn überhaupt mit einer Materialzufuhr von den Nachbarzellen her zu rechnen. So erscheinen uns diese Zellen auf sich selbst angewiesen, und sie sind es, die die Baustoffe zum Aufbau des Sekretes liefern. Aus naheliegenden Gründen wird allgemein das Plasma als Ausgangsmaterial betrachtet. Auch *Tschirch* ist dieser Ansicht, und er und seine Schule müssen eigentlich in erster Linie an eine Nekrose denken; denn nach ihnen verschwindet der Kern viel früher als nach den meisten andern Forschern. Der Streit entsprang erst aus der Frage, ob das Plasma an der Sekretbildung allein beteiligt sei.

Über die mit der Entstehung des Sekretes einhergehenden chemischen Umwandlungen bestehen natürlich nur Hypothesen. Nach *Euler* (37) bilden sich die Terpene aus Zucker, der vorerst in Aceton und Acetaldehyd abgebaut wird. Durch gegenseitige Reaktion der letzteren zwei entsteht β -Methylcrotonaldehyd und als Additionsprodukt zweier Moleküle des Aldehyds das leicht in zyklische Terpene überzuführende Geraniol.

A. Leemann (93) verwirft *Eulers* Theorie, weil einerseits der Zuckergehalt dieser Zellen minim ist und andererseits ja offensichtlich das Plasma selbst verbraucht wird. Der gleiche Autor vertritt die Ansicht, dass der in der äussersten Schicht des Plasmas befindliche Initialtropfen aus Lipoiden entstehe. Nach der Theorie *Overtons* bestehe ja die genannte Plasmaschicht selbst auch aus solchen. Die modernen Forschungen *Hansteen-Cranners* (63) sowie *Grafes* (51) und *Magistris* (52) bestärkten *Leemann* in der Annahme; es handle sich um Phosphatide. Er stellte eingehende Vergleichsversuche über das Verhalten von Lezithin und Initialtropfen inkl. Kupula gegenüber zahlreichen Reagenzien an und kam zum interessanten Ergebnis der vollständigen Übereinstimmung. Bei dieser Gelegenheit stellte er auch fest, dass es sich bei der früher erwähnten Membran des Initialtropfens nur um eine Pseudomembran handeln kann. Die Entstehung des ätherischen Öles denkt sich *Leemann* in der

Weise, dass bei der mit der Nekrose einhergehenden Autolyse das Protoplasma bis zu den Aminosäuren abgebaut wird. Diese gehen unter Desaminierung in Aldehyde über. Z. B. soll *l*-Leucin Isovaleraldehyd geben, der durch Aldolisation zweier Moleküle in ein aliphatisches Terpen mit grosser Neigung zur Ringbildung übergeht.

Die Angaben *Dippels* (27) über die Entstehung des Harzes erwähnen wir bei den gangartigen Sekretbehältern.

Gegen die, besonders in älteren Arbeiten häufig anzutreffende Meinung (z. B. *Politis* [137]), dass Gerbstoffe an der Sekretbildung beteiligt seien, nehmen u. a. *Moreau* (120), *Guilliermond* und *Mangenot* (54) sowie *Popovici* (138) Stellung.

3. Membranverhältnisse.

Diese gaben Anlass zu zahlreichen Meinungsäusserungen. Dabei stand sehr oft nicht eigentlich die chemische Natur der Zellwand oder einzelner Partien derselben im Mittelpunkt des Problems, sondern der Streit drehte sich darum, ob gewisse Schichten und Teile überhaupt zur Membran zu rechnen oder ob sie als zum Plasma gehörend zu betrachten seien. Die letztere Fragestellung geht selbstverständlich mit dem unter 1. behandelten Problem teilweise Hand in Hand.

Die in der Membran der Sekretzellen in der grossen Mehrzahl der Fälle eintretende Verkorkung (abgesehen von den anfänglich bis zur Auffindung besserer Methoden durch *Höhnel* [71, 73] mangels geeigneter Reaktionen unterlaufenen Fehler) ist schon lange bekannt, und es ergaben sich nur Meinungsdivergenzen bezüglich der davon erfassten Partien und des Zeitpunktes ihres Auftretens. Zwischen den einzelnen Spezies bestehen in dieser Hinsicht oft grosse Unterschiede, wie dies z. B. die Arbeiten von *Zacharius* (222) und von *Biermann* (9) dartun.

v. Wisselingh (217) will in der Membran von Ölzellen teilweise Verholzung nachgewiesen haben. Diese Behauptung ist isoliert geblieben und hat nicht viel Beachtung gefunden. Jedenfalls weisen andere Autoren nicht auf diese Erscheinung bei Harz und ätherisches Öl produzierenden Sekretzellen hin.

G. Chauveaud (17) hingegen beschreibt den Übergang von Milchsaft sezernierenden Zellen in Fasern, bedingt durch eine fortschreitende, das Zellumen immer mehr verengende Verholzung der Membran. Es handelt sich dabei um Zellen eines besonderen, leicht zu übersehenden Sezernierungsapparates der Koniferen, der mit der Harzsekretion nichts zu tun hat und der vom gleichen Autor (16) aufgefunden worden war.

Die Ansichten *Tschirchs* über die Membran (Verschleimung der inneren Schichten derselben, beidseitige Ausdehnung des Prozesses in radialer Richtung unter Beteiligung der äusseren Plasmapartien und Vermischung der ergriffenen Schichten mit den entsprechenden der Membran, führen zur Entstehung der «resinogenen Schicht», die er als zur Membran gehörend bezeichnet) haben wir schon früher erwähnt. *Tschirch* (192) verteidigt sich in späteren Publikationen gegen die Angriffe *Eulers* (37), der nicht zugeben will, dass auch die Membran als Sitz chemischer Arbeit in Frage komme. Es ist jedoch auffällig, wie wenig *Tschirch* auf die hier besprochenen Sekretzellen eingeht, sondern sich fast nur noch mit mehrzelligen Sezernierungsorganen beschäftigt. Er gibt zu, dass im Gegensatz zu diesen bei den einzelligen über die Zugehörigkeit der resinogenen Schicht eher Zweifel entstehen können. Seine Zuteilung zur Membran sei auf Grund der entstehenden inneren Haut erfolgt und deshalb durchaus logisch.

Die Arbeiten *Biermanns* (9) sind in dieser Hinsicht besonders lehrreich, denn aus ihnen scheint die Mitwirkung des Plasmas an der Ölbildung deutlich hervorzugehen. Bei der Besprechung des Überganges von Schleimzellen in Sekretzellen, wie dies bei *Cinnamomum Cassia* der Fall ist, gibt der Autor an, dass die weitere Bildung von Schleimschichten in diesem Augenblick aufhöre und gleichzeitig das Plasma feinkörnige Struktur annehme. Letzteres verschmelze sich dann mit den innersten, homogen werdenden Schleimschichten, die man als sekundäres, der primären Zellmembran aufgelagertes Produkt ansehen müsse, unter eigentümlichen Erscheinungen. In einem Falle ziehen sich mehr oder weniger dicke Schleimfäden oder Schleimblasen in das Innere des Plasmas (*Cinnamomum Cassia*, *Laurus nobilis*), im andern gehen eigenartige Strahlungen vom Plasma aus (*Valeriana*, *Zingiber*, *Curcuma Zedoaria*, *Magnolia*, *Piper*). Als Produkt dieser Auflösungs- oder Verschmelzungsprozesse resultiere die resinogene Schicht *Tschirchs* in Form einer schaumigen, blasig-vakuoligen Masse, in welcher man dann ganz kleine, in der Entstehung begriffene Sekrettröpfchen nachweisen könne, die sich recht bald zu einem grösseren Tropfen vereinigen.

Grosse Differenzen bezüglich der Membran bestehen zwischen den Untersuchungsergebnissen jener Autoren, welche in den Sekretzellen jene schon erwähnte, mit einem Näpfchen versehene Sekretblase aufgefunden haben. *Berthold* (7)¹⁾ und *C. Lehmann* (94) betrachten das

¹⁾ Wir weisen darauf hin, dass *Berthold* viel später einen neuen Verfechter seiner Ideen in dem bei den äusseren Sezernierungsorganen erwähnten *Kisser* erhielt.

Näpfchen als Auswuchs der Membran. Nach *R. Müller* (122) und *A. Leemann* (93) hat es seinen Ursprung im Plasma. Auch über die Natur der Sekretblasenwand gehen die Ansichten stark auseinander. *Berthold* hält sie für Zellulose, *Haberlandt* (58) sieht in ihr eine plasmatische Vakuolenwand, und *Curt Lehmann* (94) vermutet, es handle sich um eine plasmatische Haut, der fettartige, vielleicht suberinähnliche Stoffe eingelagert seien, die eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen bestimmte Reagenzien hervorrufen. Das Verhalten der deutlich semipermeablen Haut weise mit Sicherheit auf deren nichthomogenen Charakter hin. Da *A. Leemann* die Membran als an der Sezernierung unbeteiligt betrachtet, verliert er nicht viel Worte darüber. Er gibt nur an, dass die Sekretzellen ihre Membran sehr frühzeitig durch Verdickung oder Suberlinlamellen verstärken und sich dadurch den Einflüssen der Umgebung weitgehend entziehen. Auch soll ihre Membran stark von Phosphatiden durchsetzt sein, was die Ansetzung des Initialtropfens erleichtern oder vielleicht sogar erst ermöglichen soll. Jedenfalls scheine der Phosphatidgehalt an der Ansatzstelle der Kupula besonders hoch zu sein. Eine Verschleimung der Membran konnte der Autor bei den von ihm untersuchten Sekretzellen niemals beobachten.

4. Permeabilitätsverhältnisse.

Diese geben uns bei den Sekretzellen zu keinen weiteren Äusserungen Anlass mehr, da sie schon in den vorangehenden Abschnitten 2 und 3 zur Sprache gekommen sind.

5. Ablagerungsweise.

In diesem Punkte sind die meisten Autoren einig in der Auffassung, dass zunächst zahlreiche kleine Tröpfchen von Sekret auftreten, die sich dann später zu einem einzigen, grossen Tropfen vereinigen. Anderer Ansicht sind *Berthold* (8) und *C. Lehmann* (94), die nur einen einzigen Sekrettropfen festgestellt haben wollen und deren Beobachtungen bereits in den vorangegangenen Kapiteln erörtert wurden. *A. Meyer* (110) nimmt ebenfalls einen besonderen Standpunkt ein. Er spricht von einer Ölvakuole und sagt, dass der Protoplast solange am Leben bleibe, als dieselbe an Grösse zunehme. Die Abscheidung der ätherischen Öle geschieht nach ihm in der Nähe des an Zytoplasmafäden aufgehängten Zellkernes.

B. Mehrzellige innere Sekretorgane.

Hier gab nicht nur der Vorgang der Sekretion Anlass zu zahlreichen Kontroversen, sondern schon die Entstehungsweise der in Frage stehenden Sekretbehälter wurde Gegenstand vieler Auseinandersetzungen. In unserer Arbeit werden wir uns in erster Linie mit dem erstgenannten Problem befassen und das andere als mehr nebensächlich betrachten. Schon aus diesem Grunde verzichteten wir auf eine Besprechung der Sekretbehälter innerhalb einer nach der Entstehungsweise derselben gerichteten Einteilung. Wir vermeiden aber diesen Weg auch deshalb, weil sich unsere Studie infolge der oft widersprechenden Meinungen der Forscher ganz bedeutend umfangreicher gestalten würde. Zudem betreffen die grossen Meinungsverschiedenheiten über die Entstehungsweise der Sekrete fast nur die nach dem schizolysigenen respektive lysigenen Typus entstandenen Sekretbehälter. Wer sich für das Studium der Bildungsweise der Sezernierungsorgane interessiert, findet dazu sehr reichlich Gelegenheit im Werke von *Tschirch* und *Stock* (195) über die Harze!

Aber auch eine Einteilung nach der botanischen Zugehörigkeit der Pflanzen würde viel zu weit führen, weshalb wir, wie schon bei den einfachen Sekretzellen, nach Forschungsergebnissen vorgehen werden, und zwar innerhalb zweier Untergruppen, deren separate Behandlung für die Übersichtlichkeit und Klarheit unserer Darstellung unbedingt erforderlich ist. In eine erste Untergruppe fassen wir alle jene Sezernierungstypen zusammen, bei denen das Sekret sich in grösseren Sekreträumen, wie Gängen, Schläuchen und ähnlichen Gebilden, ansammelt. In der zweiten, bedeutend umfangärmeren Gruppe wird von allen übrigen in Betracht fallenden Organen die Rede sein (innere Drüsenhaare usw.).

I. Gruppe: «Sekreträume».

Wir möchten vorausschicken, dass schon *de Bary* (3) die Sekretbehälter nach deren Entstehungsweise in schizogene und lysigene eingeteilt hat. Als *schizogen* bezeichnet er einen zur Sekretaufnahme geschaffenen Interzellularraum, der durch das Auseinanderweichen *bleibender* Gewebelemente entstanden ist. *Lysigen* nennt er einen solchen, der durch Degeneration, Auflösung, oder in manchen Fällen ZerreiSSung, *vergänglichlicher* Zellen oder Gewebe zustande gekommen ist. Für den ZerreiSSungstypus im besonderen hat *de Bary* (3) den Ausdruck «*rhexigen*» geprägt. Als weitere Typen wurden später von *Tschirch* (193) noch zwei, der *schizolysigene* und der *oblitoschizogene* erwähnt. Wie der Name

sagt, handelt es sich im ersten Falle um eine Kombination von schizogener und lysigener Bildungsweise, indem der anfänglich rein schizogene Bildungsprozess schliesslich lysigenen Charakter annimmt. Nach *Tschirch* ist dieser Typus weit verbreitet im Gegensatz zum oblitoschizogenen, der nur für die Myrtaceen Gültigkeit haben soll. *Lutz* (98) gibt nämlich an, dass hier die die schizogenen Ölbehälter umgebenden Zellschichten obliterieren, ohne sich aber zu lösen, womit diese Sekretbehälter zwischen den schizogenen und schizolysigenen einzureihen sind.

Die über die Entwicklung der Sekretbehälter bei den einzelnen Spezies geltenden Ansichten älterer Autoren (wir erwähnen z. B. *Link* [96], *Treviranus* [177], *A. B. Frank* [42], *Trécul* [176], *van Tieghem*, *Leblois* [91], *N. J. C. Müller* [121], *de Bary* [3], *Höhnel* [71—73], *Tschirch*) haben in sehr zahlreichen Fällen bis heute Geltung behalten, zum Teil sind sie, besonders in neuerer Zeit, auf Widerstand gestossen. Die am meisten umstrittenen Sekretbehälter sind diejenigen der Myoporaceen, Myrtaceen und Rutaceen. *Arthur Meyer* (110), der schon sehr früh die Einteilung der interzellularen Sekreträume im Sinne *de Barys* (3) für reformbedürftig hielt, wollte den Begriff lysigen durch symplastisch ersetzen und die nach *de Bary* zum schizogenen Typus gerechneten Sekretbehälter als interzellulare Sekretbehälter bezeichnen, vermochte aber mit seinen Ideen nicht durchzudringen.

Wie schon erwähnt, können wir auf die Forschungsergebnisse dieser Richtung in den nun folgenden Besprechungen nicht näher eingehen, sondern sie nur beiläufig erwähnen. Gleichzeitig wiederholen wir noch einmal, dass wir uns mit dem sehr weit verbreiteten, vom wirtschaftlichen Standpunkte aus bisweilen wichtigeren sekundären Harz- und Gummifluss nicht beschäftigen werden. Wie neulich noch *M. Stumpf* (170) dargetan hat, handelt es sich in den genannten Fällen oft um Vorgänge, die ohne jeden zytolytischen Vorgang verlaufen und einfach dadurch zustande kommen, dass den sezernierenden Zellen sehr reichlich Material zugeführt wird.

1. Ort und Vorgang der Bildung des Sekretes.

a) Das Sekret entsteht nicht im Innern der an den Sekretbehälter grenzenden Epithelzellen und ist in deren Plasma niemals nachweisbar, sondern es entsteht im Sekretbehälter selbst.

α) Die Bildung des Sekretes geschieht mit Hilfe der «resinogenen» Schicht. Letztere entsteht aus der Zellmembran,

indem diese auf der gegen den Sekretraum gerichteten Seite eine ähnliche Umwandlung erfährt wie im Falle der einfachen Sekretzellen. Jedoch fällt hier die Mitwirkung des Plasmas aus plausiblen Gründen nicht in Betracht.

Tschirch (182, 188 u. a.) ist auch hier der wesentlichste Vertreter dieser Ansicht, nach der sich auf der Aussenmembran der Kanalzellen ein Schleimbelag bildet, der im Anfangsstadium oft den ganzen Interzellularraum erfüllt und in dessen Innern das Sekret (meist Harz) gebildet wird. Dichte und Homogenität des Belages sind an der Epithelzellenwand am grössten und nehmen gegen das Kanallinnere ab, wo häufig blasige Struktur erkennbar wird. Ist eine bestimmte Menge Harz in der Gangmitte abgelagert worden, so bildet sich an der Berührungsstelle von Harz und resinogener Schicht ein hautartiges Gebilde, die «innere» Haut, die sich chemisch gleich verhalten soll wie der Schleimbelag und weder auf Plasma- noch Zellulosereaktionen anspricht. Die Sekretzunahme geht auf Kosten der resinogenen Schicht. Wenn *Tschirch* letztere als zur Membran gehörend betrachtet, so geschieht dies jedenfalls mit mehr Recht als im Falle der einfachen Sekretzellen. *Tschirch* bringt die Harzerzeugung in Zusammenhang mit der Bildung von Schleim und Gummi. Während bei den harzbildenden Pflanzen die sekretogene Schicht oder Kappe resinogen werde, bleibe sie z. B. bei den schleimerzeugenden Cycadeen schleimig und bei den gummibildenden Amygdaleen als Gummischleimschicht oder -kappe erhalten.

Mikosch (112) brachte ebenfalls die Gummibildung zur Harzbildung in Beziehung.

Selbst nach der Publikation mehrerer, überaus exakter Arbeiten, die gegen die *Tschirchsche* Theorie Sturm laufen und die wir noch behandeln werden, schreibt *Tschirch* (196) noch in neuester Zeit, unter Verwendung von Sperrdruck: «Dass das Sekret in den sezernierenden Zellen gebildet und in den Kanal sezerniert wird, ist eine neuerdings oft aufgestellte Behauptung, die aber niemals bewiesen wurde.» Dieser Satz darf nicht unwidersprochen bleiben. Wir haben uns die Mühe gegeben, unsere Arbeit vor Polemik und Tendenz zu bewahren und dieselbe ganz objektiv zu halten. Gerade der Objektivität zuliebe müssen wir sagen, dass die Bildung von Sekreten in den Epithelzellen mindestens ebensogut bewiesen ist, wie der von *Tschirch* angenommene Sachverhalt, und dass die neueren und neuesten Arbeiten seiner Gegner von ihm nicht experimentell nachgeprüft und widerlegt worden sind. *Tschirch* bringt als Haupteinwand gegen die gegnerische Auffassung, wonach nur das

Plasma zur Sekretbildung befähigt sei, immer wieder die von ihm beschriebenen Fälle, wo in der nächsten Nähe der Sekretbildung überhaupt kein Plasma zugegen ist. Damit meint *Tschirch* z. B. die Kern- und Wundgummi- sowie die Kern- und Wundharzbildung, wo nur noch die Interzellulärsubstanz als dauernd «am Leben bleibendes» Biokolloid wirken könne. *Tschirch* weist darauf hin, dass allgemein die von der Interzellulärsubstanz erzeugten Produkte speziellen physiologischen Zwecken dienen (Wundverschluss, Wundschutz, Transpirationsschutz Anlockung usw.) und mit der Ernährung und dem Stoffwechsel nichts zu tun haben. Weil es sich um Spezialfunktionen handle, besäßen sie auch einen besonderen Generator. Nach *Tschirch* hat man es hier mit einer deutlichen Arbeitsteilung zu tun.

Rosenthaler und *Stalder* (144) beschreiben die resinogene Schicht der Sekretgänge von *Cnicus benedictus* und gelangen zu Ergebnissen, die sich mit den Aussagen *Tschirchs* sowie *Tunmanns* decken. Die Autoren berichten auch, niemals Sekret in den Kanalzellen beobachtet zu haben.

F. Höhlke (70) konnte in den Randzellen der schizogenen Harzlücken von *Aspidium athamanticum* niemals Harz oder ätherisches Öl nachweisen, sondern fand die Lokalisation des Sekretes auf den Interzellularraum allein beschränkt. Er hält das Sekret für das Produkt einer Membranumwandlung und findet nach Lösung des Sekretes mit Alkohol sichtbar werdende, konzentrisch angeordnete Lamellen.

A. Bécheraz (4) fand die Theorie *Tschirchs* bestätigt bei Vertretern zahlreicher Familien mit schizogenen Sekretgängen (Abietineen, Umbelliferen, Guttiferen, Burseraceen, Araliaceen, Clusiaceen u. a.). Im Gegensatz zu den Angaben *Tschirchs* gelang ihm jedoch die Wahrnehmung einer Schichtung der resinogenen Schicht nur in einem einzigen Falle. Ölartigen, in den Epithelzellen befindlichen Tröpfchen sprach *Bécheraz* die Identität mit dem Sekret des Sekretraumes ab. Das abweichende Verhalten derselben beim Erhitzen liess ihn zu diesem Schlusse kommen.

O. Tunmann (200) stellte eingehende Untersuchungen über die resinogene Schicht der Sekretgänge der Umbelliferen an, bei denen sie am besten ausgebildet sein soll, und gibt Methoden zu deren Auffindung bekannt. Nach ihm ist die gegen Agenzien äusserst widerstandsfähige «innere Haut» nicht ein gleichmässiger Überzug, sondern ein siebartig durchlöcherteres Gebilde. Er beschreibt auch die schleimartige Natur der resinogenen Schicht sowie deren Gehalt an Pektin oder diesem sehr nahe verwandten Stoffen. Die Färbung der resinogenen Schicht

mit Pektinfarbstoffen beweiße deren Beziehung zur Mittellamelle. Derselbe Autor (198) nahm Untersuchungen an den Harzgängen von *Ginkgo biloba* vor, wobei er nur im Gang selbst Harz feststellen konnte.

A. *Sprecher* (165) wandte seine Aufmerksamkeit ebenfalls den Harzgängen von *Ginkgo biloba* zu und kam unter Ablehnung *Briquets* (12) zum Schlusse, dass die lebhaftige Tätigkeit und der erhöhte Chromatingehalt des Zellkernes bezeichnend für eine nähere Beziehung der Epithelzellen zur Sekretbildung sei, als dies nach der Theorie *Tschirchs* der Fall sein solle. Nach *Sprecher* erhalten die Sekretzellen durch das benachbarte Gewebe gewisse Stoffe, die mit Hilfe der resinogenen Schicht in Harz verwandelt werden. Der Autor glaubt jedoch, die Harzbildung sei in vielen Fällen nicht an eine resinogene Schicht gebunden, sondern vollziehe sich oft in einer «diffusiblen» Schicht, die dem Sekret das Hindurchtreten durch die Membran gestatten soll. *Sprecher* sagt zwar ausdrücklich, die letzte Veränderung zu eigentlichem Harz gehe im Kanal vor sich.

J. *Briquet* (12) erforschte die Sekrettaschen der Myoporaceen. Seine Darstellungen sind besonders deshalb interessant, weil er nicht unter dem Einflusse *Tschirchs* stand, jedoch zu fast genau gleichen Ergebnissen gelangt wie dieser. *Briquet* fand niemals Sekrettropfen in den Epithelzellen vor und verlegt die Sekretbildung in die Membran. Die an den Sekretraum grenzende Zellwand verdickt sich nach ihm, und zwar anfänglich in der Mitte. In der Folge schreite die Verdickung beidseitig fort, wobei sich gleichzeitig die Natur der Zellwand sowohl in chemischer als auch physikalischer Hinsicht ändern soll. *Briquet* bezeichnet den Vorgang als «gélification». In der von diesem Prozess ergriffenen Zone bilden sich zur Oberfläche parallele Schichten oder unregelmässige Höhlungen von zunehmender Grösse, in welchen sich das Öl sammle. Durch diese Vorgänge werde eine starke Ausbuchtung der Membran gegen den Hohlraum hin erzeugt, und schliesslich löst sich diese zu einer amorphen Gallerte auf, die sich in letzterem verteile, wobei sich die Öltröpfchen miteinander vereinigen. Der Autor weist auf die Beteiligung des Kernes an der Sekretbildung hin. Die Kerne liegen nach ihm in der Mehrzahl der Fälle dem Sekretraum genähert, und zwar an der Stelle, wo die Aufblähung der Membran ihren Anfang nimmt.

β) Im Gegensatz zu α ist von einer resinogenen Schicht nicht die Rede, sondern das Sekret wird von der primären Membran direkt erzeugt, oder diese geht selbst in Sekret

über. Diese Ansichten werden besonders von älteren Autoren geteilt, sind aber von der neueren Forschung aufgegeben worden.

H. Karsten (80) schreibt die Entstehung von Harz, Wachs, Gummi und Schleim hauptsächlich der Membrantätigkeit zu. Seine Darstellungen sind nicht sehr klar und scheinen dort, wo von inneren Sezernierungsorganen die Rede ist, nur lysigene Vorgänge zu betreffen.

Wigand (215) glaubt ebenfalls an die Umwandlung der Membran in Harz. Dagegen stellt er sich die Bildung des Terpentins aus dem Inhalt sich auflösender Zellen vor. *Wigands* Aussagen sind indessen nicht überzeugend, da er keine eingehenden Versuche vorgenommen hat.

Wiesner (214) glaubt ebenfalls an eine Umwandlung der Membran in Harz und nennt als weiteren in Harz übergehenden Körper die Stärke.

Die drei letztgenannten Autoren hatten auf Grund von mehr oder weniger eingehenden Beobachtungen der Harzbildung in lysigenen Behältern diese Art der Entstehung irrtümlicherweise verallgemeinert. Mit ihnen sind auch *Moeller* (115), *Sachs* (148), *Ducharter* (30) und *Hofmeister* (69) zu nennen. Selbstverständlich sind die Ausführungen dieser Autoren nicht so wichtig, wie die Forschungsergebnisse derjenigen, die erkannt haben, dass die schizogene Bildungsweise viel häufiger vorkommt als die lysigene; denn die grossen Meinungsunterschiede betreffend der Sekretbildung beziehen sich ja eigentlich nur auf die interzellularen Sekreträume.

De Bary (3) hält die Herkunft des Sekretes der schizogenen Räume für unklar und neuer Untersuchungen bedürftig. Er sagt wörtlich: «Es ist selbstverständlich, dass dasselbe, oder wenigstens das Material zu seiner Bildung, aus den Zellen der unmittelbaren und mittelbaren Umgebung stammen muss. Wo es sich, wie z. B. die oben erwähnten harzigen Sekrete (*de Bary* meint damit die von ihm vorher zitierten Befunde *N. C. J. Müllers* [121], in der Umgebung der Behälter, im Zellinhalt nachweisen lässt, liegt die Annahme am nächsten, dass es als solches aus den Zellen in den Behälter tritt, selbstverständlich nicht durch Filtration in grossen Massen, sondern, wie *Müller* annimmt, sukzessive in kleinen Mengen durch die Membran diffundiert.» Vergleiche mit anderen Sezernierungsorganen (Hautdrüsen und Zwischenwanddrüsen) legen jedoch *de Bary* die Vermutung nahe, ob nicht allgemein die Sekrete der schizogenen Behälter zunächst als Bestandteil der Zellwand aufzufassen seien.

Hanausek (60) erklärt sich die Herkunft des Harzes, indem er eine chemische Umwandlung der Aussenlamelle der Membran der Kanalzellen annimmt.

H. Mayr (11) hat eine von den übrigen Forschern deutlich abweichende Ansicht über die Harzbildung in den Harzgängen der Fichten- und Lärchennadeln. Während er einerseits auch niemals nur eine Spur in den Kanalzellen bemerkt haben will, benützt er andererseits diesen Befund als Beweis für die Widerlegung der Ansicht, nach der das Harz aus aufgelöster Membran hervorgegangen sei. *Mayr* findet ausschliesslich schizogene Entstehung der Harzgänge. In den Epithelzellen der Rindenharzgänge findet der Autor ebenfalls nie Harz. Für das Holz und die Markstrahlen ergaben sich jedoch andere Verhältnisse, auf die wir noch hinweisen werden. *A. Meyer* (107) erwähnt mehrmals ausdrücklich, dass er niemals Sekret in den Epithelzellen gefunden habe, und übernimmt bezüglich der schizogenen Behälter ganz die Ansichten *H. Mayrs*.

Guignard (55) erwähnt die grosse Ähnlichkeit der Gummischläuche der Cycadales mit den Harzgängen der Koniferen und berichtet, dass der grosse Kern der anliegenden Epithelzellen der sezernierenden Membran aufliege.

Berthold (8) berichtet, dass bei Citrus das Sekret interzellulär, niemals aber im Zellinhalte auftrete.

Schacht (150) nimmt eine etwas besondere Stellung ein, die sich unserer Ansicht nach hier gut einreihen lässt. Er verleiht der Meinung Ausdruck, dass das Protoplasma eine stark lichtbrechende Substanz ausscheidet, die vermutlich bei ihrem Durchgang durch die Membran in Harz verwandelt werde.

b) Das Sekret ist weder direkt noch indirekt ein Produkt der Membran, sondern es stammt aus dem Plasma. Obschon diese Ansicht am meisten Anhänger besitzt, ist sie, wie schon oben erwähnt, noch nicht endgültig durchgedrungen und hat die *Tschirschke* Theorie auch aus manchen Lehrbüchern der neuesten Zeit noch nicht zu verdrängen vermocht. So findet man sie auch vertreten in den Werken von *Wolff* (220), *Stock* (167), *Wasicky* (211), wobei letzterer allerdings im Anhang noch eine Korrektur anbringt durch Anführung der Untersuchungsergebnisse *Jaretkis* (78). Die Meinung, wonach das Sekret im Protoplasma gebildet wird, ist natürlich bedeutend elastischer und ohne weiteres sowohl auf schizogene als auch auf lysigene Behälter anwendbar. In jenem Falle muss das Sekret die Membran durchdringen, in diesem nicht, weil die Membran in Auflösung gerät.

N. J. C. Müller (121) will Harztropfen nicht nur im Plasma der Kanalzellen, sondern in weitem Umkreise der Behälter gesehen haben.

Dippel (27) studierte die Entstehung des Harzes der Weisstanne und konstatierte, dass die Harzbildung hier ganz vom Inhalte der Holzparenchymzellen ausgehe, wobei vorerst ätherisches Öl und, nach dessen erfolgter Diffusion in weiter innen gelegene Zellpartien, daraus sekundär Harz entstehe. Eine hierbei eintretende Auflösung der Zellstoffhülle einer begrenzten Anzahl Parenchymzellen sei bloss eine gut verständliche Folge der Harzbildung, jedoch niemals Ausgangspunkt derselben.

A. B. Frank (42) geht nicht weiter auf die Bildung der Sekrete ein, sondern beschäftigt sich eingehend mit der Entstehung der Sekretbehälter. Er erwähnt jedoch z. B., dass bei *Myrtus communis* mit der Vermehrung des Sekretes eine Dichteabnahme des Plasmas der Wandzellen einhergehe.

Meyen (104) sowie *Mohl* (117) sprechen von der Bildung des Sekretes im Zellinnern und von der Diffusion durch die Zellmembran nach dem Sekretbehälter.

Schmidt (155) ist der Ansicht, dass vielfach, wenn nicht in der Regel, Wachse, Balsame und ätherische Öle Produkte des Protoplasten seien.

Schwabach (158) konnte in den Harzgängen der Nadeln der meisten Koniferen die von *Tschirch* beschriebene innere Haut nicht auffinden. Die resinogene Schicht konnte die Autorin überhaupt in keinem Objekt feststellen, und sie verlegt die Harzbildung in die Epithelzellen selbst. Eine erwähnenswerte Abweichung und eine mit den Angaben *Tschirchs* teilweise Übereinstimmung konstatierte die Autorin nur bei gewissen Piceaarten, wo sie partielle Auflösung der Membran und damit eintretende Verharzung wahrnehmen konnte. *Schwabach* erklärt, dass letztere Art der Harzentstehung nur als sekundäre Erscheinung aufgefasst werden könne, da die hier vorkommende enorme Membranverdickung der Epithelzellen deren Sezernierungsfähigkeit ausschliesse.

Gauga (45) berichtet, nie eine solche sekundäre Harzentstehung durch Auflösung der Epithelmembranen beobachtet zu haben.

Reinitzer (142) nimmt an, dass bei der Bildung der Harze deren Bestandteile vom Protoplasma der Drüsenzellen erzeugt werden und hierauf in sehr kleinen Mengen durch die Zellmembran nach aussen treten. Hier bleiben sie in der Schleimschicht liegen, sammeln sich so an und fliessen zu Tropfen zusammen, wodurch sie sichtbar werden. Grössere Tropfen verlassen den Schleim und geraten in den Hohlraum.

Der schon früher erwähnte *H. Mayr* (101) stellte die Harzbildung durch die Parenchymzellen des Holzes sowie durch die Markstrahlenzellen der Rinde fest. So fand er im Holz in allen Parenchymzellen der

Markstrahlen, in einzelnen der verdickten Kanalzellen und den ihnen benachbarten Parenchymzellen Harz.

Stshepkina (169) findet das Harz von *Pinus silvestris*, *Abies sibirica*, *Picea pungens* nicht nur im Harzgange vor, sondern auch in den benachbarten Epithelzellen, in den Leitbündeln und in den grünen Parenchymzellen. Das Harz entstehe nicht in den Harzkanälen, bei denen es sich nach *Stshepkina* nur um zeitliche Ablagerungsorte handelt, sondern nur in den Zellen der übrigen genannten Gewebe.

Dass die Sekrete nach *Euler* (37) allgemein nur vom Plasma gebildet werden können, haben wir schon bei den einfachen Sekretzellen erwähnt. Beim Betrachten der *Tschirchschen* Ansichten sagt *Euler*, dass aber sekundäre Umwandlungen im sezernierten Material in gewissen Membranschichten erfolgen können.

Abderhalden (1) verlegt die Entstehung der Sekrete ebenfalls mit Bestimmtheit in das Plasma.

A. Meyer (107) hat seine frühere, von uns schon berücksichtigte Stellungnahme auf Grund eigener Untersuchungen an *Rhus toxicodendron* etwas abgeändert (eigentlich einfach seine früheren Angaben ausgedehnt, wobei die Ergebnisse seiner eigenen Untersuchungen nicht widerlegt, sondern nur erweitert werden). Er nimmt nun an, dass das Sekret im Zytoplasma gebildet werde, jedoch bei den meisten Drüsenzellen keine Sekret-Anten (kleine, aber noch sichtbare Sekrettröpfchen) entstehen, sondern dass sich die Bildung in feinsten diffuser Form vollziehe und das Sekret in dieser Form die Membran durchtrete. Er ist aber geneigt, anzunehmen, dass die Forscher, welche Sekret-Anten erkannt haben wollten, sich getäuscht hatten und so seine Ansicht allgemeine Geltung erhalte.

E. Hannig (61) stellte anhand eingehender Studien an Koniferennadeln fest, dass das Harz sich im Plasma der Kanalzellen bilden muss.

A. Franck (41) setzte als Schülerin *Hannigs* dessen Arbeiten fort und fand seine Aussagen auch für die Harzsekretion im Holz zutreffend. Der Autorin gelang weder die Feststellung einer Membranverschleimung der Sekretgänge noch die Isolierung einer resinogenen Schicht. Sie traf in den Epithelzellen Harztröpfchen an, und zwar auf der dem Kanal zugewandten Seite des Protoplasten, zwischen diesem und der Zellwand, auf dem sogenannten «Sekretfeld». Dieser Nachweis gelang ihr durch die Plasmolyse.

Hannig und *Franck* stellten bei den Koniferen eine typische Periodizität der Sekretionsintensität fest.

A. *Mönikes* (116), ebenfalls Schüler *Hannigs*, nahm eingehende Untersuchungen über die Harzbildung bei Umbelliferen-, Kompositen- und Araliaceenwurzeln vor und fand auch hier Harztröpfchen in den Epithelzellen. Er macht bei den Umbelliferen und Kompositen auf ihre, im Gegensatz zu den Araliaceen und den Koniferen, sehr geringe Grösse aufmerksam und vermutet darin den Grund, weshalb sie stets übersehen wurden. Im Gegensatz zu *Hannig* und *Franck* stiess *Mönikes* bei seinen Objekten nie auf Harztröpfchen ausserhalb des Protoplasten auf der Oberfläche des Sekretfeldes. Er stellte vielmehr eine unregelmässige Verteilung derselben über den ganzen Protoplasten fest und bewies deren Identität mit dem Sekret des Ganges. Auch konnte er sie in allen Epithelzellen des Ganges vorfinden, was nach *Hannig* und *Franck* bei den Koniferen nicht der Fall sein soll. Nach *Mönikes* gelangt bei der Mehrzahl der Umbelliferen, bei den Kompositen und Araliaceen überhaupt kein Schleim in den Sekretgängen zur Ausbildung. Der vorkommenden Schleimbildung hat er aber seine volle Aufmerksamkeit gewidmet und deren Entstehungsweise eingehend studiert. Wenn Schleim vorkommt, so fehlt er nach *Mönikes* oft den jüngsten Entwicklungsstadien und tritt in den späteren durchaus nicht als regelmässiger Wandbelag auf. Die Membranen der betreffenden Sekretgänge sind stets stark verquollen, und der Schleim bildet sich aus der Membran durch wiederholtes tropfenartiges Vorquellen, wobei perl-schnurartige Schleimaggregate zustande kommen, die schliesslich zu homogenem Schleim zusammenfliessen. Der Autor stellt fest, dass diese Schleimbildung mit der Harzsekretion nichts zu tun habe, und stellt sich sehr in Gegensatz zu *Tschirch*. Bei den schleimbildenden Arten konnte er, auch wenn kein Schleim vorhanden war, stets die Membran verquollen vorfinden. Dies führte *Mönikes* zur Annahme, dass hier die Membran überall zur Schleimbildung befähigt sei, jedoch der Prozess regellos einsetze. Das von *Tschirch* oft genannte Grenzhäutchen fand der Autor erst nach Behandlung mit Alkohol als Folge des Schrumpfungsvorganges vor. Er konnte aber kein vom übrigen Schleim verschiedenes Verhalten feststellen, und die von *Tschirch* für die innere Haut angegebenen Reaktionen versagten.

Die Untersuchungen *Guttenbergs* (57) an den Harzdrüsen von *Lysimachia vulgaris* ergaben zwar mit den von *Tschirch* über die Sekretion in schizogenen Behältern gemachten Angaben weitgehende Übereinstimmung, doch gelangte der Autor zu ganz anderen Folgerungen. *Guttenberg* erwähnt das Verquellen der an den Sekretraum grenzenden

Wände, wobei vorübergehend eine Schichtung zu erkennen sei; das Auftreten eines von *Tschirch* «innere Haut» genannten deutlichen Saumes; das Vorhandensein von gegen Lösungsmittel sehr resistenten Tröpfchen oder Stäbchen; das Verwischtwerden der Grenzen zwischen Plasma und Schleim, wobei sich jenes mit diesem zu vermischen scheint; das Fehlen von Sekrettröpfchen im Plasma der jungen Zellen. Dies sind alles Daten, die mit der resinogenen Schicht *Tschirchs* vollständig übereinstimmen, aber nichtsdestoweniger bezweifelt *Guttenberg*, dass man die Schleimschicht der Lysimachiadrüsen für eine resinogene Schicht ansprechen dürfe. Die oben erwähnten Stäbchen finden sich auch in den fertigen Drüsen und erinnern sehr stark an das von *C. Lehmann* (94) bei den «einfachen» Ölzellen geschilderte Grenzhäutchen der Sekretblase. *Guttenberg* meldet die auffallende Tatsache, dass auch ausserhalb der Drüsen Sekretbildung eintritt und man hier mit Sicherheit die Verharzung des Inhalts von Zellen erkennen könne. Dies führt ihn zur Annahme, dass die oben beschriebenen Tröpfchen und Stäbchen, die deutlich im Schleim auftreten, nicht von diesem gebildet werden, sondern aus dem Plasma stammen.

Im Gegensatz zu *Tschirch*, der die Behauptung ausspricht, dass alle entwicklungsgeschichtlich erfassten Pflanzenschleime zur Membran zu zählen seien, rechnet *Walliczek* (210) zwar die Schleime mehrerer untersuchter Familien zu den Membranschleimen, bemerkt jedoch, dass es sich nicht um eine sekundär eintretende, die Verschleimung bedingende Membranmetamorphose handle. Vielmehr habe man es mit einer vom Plasma gebildeten Schleimlösung zu tun, die zentrifugal zwischen Primärmembran und Plasmaschlauch zur Ausscheidung gelangt und in der Folge sich unter mehr oder weniger intensiver Resorption des Plasmas in Schichten differenziert der Zellwand anlegt.

Gaubä (46) beschreibt die Schleimbildung bei den Koniferen und kommt zu Ergebnissen, die teilweise stark an die Sezernierung von Harzen und ätherischen Ölen erinnern, so dass wir sie nicht ganz übergehen wollen. Der Verfasser gelangt zur Überzeugung, dass es sich um sogenannten Inhaltsschleim handeln müsse, und zeigt den Entwicklungsgang eingehend anhand der in den Blättern von *Cryptomeria japonica* vorkommenden Schleimzellen. Nach ihm erscheint der Schleim als zunächst vom Protoplasten umhüllter Inhalt. Der anfänglich sich nicht besonders verhaltende normale Zellkern beginnt mit der Schleimzunahme undeutlich zu werden; er degeneriert und wird resorbiert. In den gleichen Zellen finden sich auch zahlreiche zur Assimilation befähigte

Chloroplasten. Indem sie das Schicksal des Kernes teilen, verlieren sie letztere Eigenschaft.

Nach *H. Dannehl* (24) vollzieht sich die Bildung des Schleimes in den schizolysigenen Schleimbehältern von *Ceratozamia* und den lysigenen Schleimlücken von *Opuntia* im Plasma. Der Verfasser weist auf die wichtige Rolle des Kernes bei der Sezernierung hin, und seine Ansichten decken sich bezüglich der Beteiligung der Nukleolen mit den noch zu erwähnenden Erfahrungen *Ziegenspecks* (140).

Elias (35), *Gilg* und *Schürhoff* fanden, dass bei den Umbelliferen und Rutaceen die Sekretbildung im Zytoplasma vor sich geht. In Übereinstimmung mit *Tschirch* erkannten sie auch die Auskleidung der Gänge mit Schleim, der in den jüngsten Stadien dieselben ganz erfüllt und aus der äusseren Membran der Kanalzellen hervorgeht. Jedoch lehnen sie die Bezeichnung «resinogene Schicht» ab und erklären die Sekretbehälter der Rutaceen als rein lysigenen Ursprungs, während *Tschirch* sie unter den schizolysigenen anführt.

K. Pirschle (134) berichtet, dass bei den Umbelliferen die relativ grossen Kerne der an die Sekretkanäle grenzenden Epithelzellen fast stets der gegen den Interzellularraum gerichteten Membran aufliegen. Ähnliche Verhältnisse fand der Autor bei anderen Familien mit schizogenen Sekretbehältern, z. B. bei den Kompositen. Bei den Koniferen vermisst er diese exzentrische Lagerung.

Einzelne ältere Forscher nahmen zwar an, dass die Sekrete erst im Behälter entstehen, führten jedoch deren Bildung so auf das Plasma zurück, indem sie solches auch in schizogenen Gängen aufgefunden haben wollten, und zwar in Form eines körnigen Belages. Diese Ansicht vertraten z. B. *Russow* (145/146) und *Schaarschmidt*. *Kny* (85) glaubte ebenfalls an das Vorkommen von solchem interzellularem Plasma, doch änderte er diese Ansicht sehr bald wieder auf Grund seiner fortgesetzten Arbeiten (86).

G. Berthold (7) bekannte sich auch zu *Russow* und vermehrte die Zahl der Beispiele durch eigene Untersuchungen. Zum gleichen Thema äusserte sich auch *A. Meyer* (105). In seiner Arbeit über die Vittae der Umbelliferen kommt er auf den körnigen Belag derselben zu sprechen. Dabei stellt er sich in Gegensatz zu *Russow*, der diesen Belag für Protoplasma hielt, indem er die ganz andere Natur der beiden hervorhebt. *Tschirch* geht auf diese verschiedenen Untersuchungsergebnisse ein und erklärt, es handle sich hier einfach um die resinogene Schicht.

Rosenthaler (204) ist einer der erbittertsten Gegner *Tschirchs* und bestreitet Wert und Richtigkeit von dessen Arbeiten über die Bildung der pflanzlichen Sekrete in jeder Beziehung. Er wirft ihm im Gegenteil vor, er sei auf Grund falscher Voraussetzungen und fehlerhafter Beobachtungen zu einer Theorie gelangt, die der Forschung durch die geschaffene Verwirrung nur geschadet habe. *Rosenthaler* ändert diese Auffassung auch nicht nach der Einführung des Begriffes sekretogener an Stelle von resinogener Schicht. Das Urteil dieses Autors kann nicht als vollwertig objektiv hingenommen werden und mutet überhaupt etwas merkwürdig an, wenn man bedenkt, dass derselbe in einer früheren Arbeit die resinogene Schicht selbst studiert und beschrieben hat!

Guilliermond (54) und *Mangenot* gelang es, durch Anwendung von alkoholfreier, wässriger Indophenolblaulösung nach *Zweibaum* (225) und *Mangenot* ätherisches Öl im Zytoplasma der Sekrettaschen und Sekretkanäle verschiedener Pflanzen nachzuweisen (Umbelliferen, Kompositen, Rutaceen).

Auch *Popovici* (138) arbeitete mit Indophenol und anderen Farbstoffen und will ebenfalls mit absoluter Sicherheit, auch schon ohne Färbung, Öltröpfchen im Zytoplasma und den Zusammenhang dieser Tröpfchen mit dem Sekret des Ganges festgestellt haben.

Doetsch (28) verlegt auf Grund seiner Untersuchungen an *Arnica montana* und *Inula Helenium* die Entstehung des ätherischen Öles ebenfalls in das Protoplasma der Epithelzellen. Die Feststellung einer resinogenen Schicht gelang dem Autor nicht, und die Existenz resinogener Substanzen im Sinne *Tschirchs* lehnt er gleichfalls ab.

2. Ausgangsmaterialien.

Während die an schizogene Sekretbehälter grenzenden Epithelien im allgemeinen wenigstens während der Sezernierungsdauer nicht von den benachbarten Geweben isoliert und dadurch im Stoffaustausch nicht gehemmt sind (die sehr oft vorkommende, auf die Sezernierungszellen folgende Schicht mechanisch stark verstärkter Zellen, die als mechanische Scheide bezeichnet wird, bildet nicht einen durchgehenden Ring, sondern wird von Durchlasszellen unterbrochen), hat man bei der Annahme, dass der Entstehungsort des Sekretes in jenen Zellen liege, nicht wie bei den einfachen Ölzellen mit einer Nekrose zu rechnen, um den Vorgang zu erklären. Aber auch jene Forscher, die die Sekretbildung in den Sekretbehälter selbst verlegen, nehmen grösstenteils an, dass die Ausgangsmaterialien aus den Kanalzellen stammen. Deshalb

behält *Tschirch* für diese Zellen den Namen «sezernierende Zellen» bei und nennt die zwecks Umwandlung in fertige Sekrete in die resinogene Schicht abgeschiedenen Materialien «resinogene Substanzen». Während nun zahlreiche Forscher der Meinung sind, es handle sich bei den von den Epithelzellen gelieferten Stoffen um fertige Sekrete oder um wenigstens schon sehr weitgehend vorbereitete Stoffe, betrachtet sie *Tschirch* als den fertigen Sekreten noch sehr wenig verwandt und sagt, dass die Hauptarbeit zur Bildung letzterer von der Membran geliefert werde. In neueren Publikationen (194) nimmt er an, dass in der resinogenen Schicht sich unter Mitwirkung von Enzymen Autoxydationsvorgänge vollziehen, aus denen schliesslich die Sekrete resultieren. Der von *Tschirch* so stark betonte Wesensunterschied zwischen resinogener Substanz und Sekret wird besonders von *Mönikes* (116) verworfen, der die beiden auf Grund eingehender Untersuchungen für identisch erklärt.

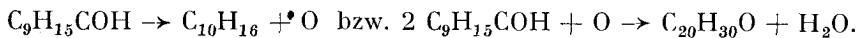
Dippel (27) stellt sich die Entstehung des Harzes in zwei Etappen vor, was übrigens auch zahlreiche spätere Autoren tun. Als Ausgangsmaterial betrachtet er die in den Epithelzellen vorkommende Stärke, welche nach Abgabe von Sauerstoff in Terpentinöl und Wasser zerfallen soll. Unter Sauerstoffaufnahme erfahre ein Teil des Terpentinöls eine Umwandlung in Harz, während ein anderer unverändert bleibe und das Harz in Lösung halte.

Manche Autoren, so auch *Tschirch*, glauben nicht, dass das Harz als sekundäres Oxydationsprodukt des Terpentinöls aufzufassen sei. Derselbe hält auch die Entstehung der Harze nach einem einheitlichen Plane für unwahrscheinlich. *Tschirch* bemerkt dazu, dass schon die Entstehung der resinogenen Substanzen (vom Plasma gebildet) auf sehr verschiedene biochemische Prozesse zurückzuführen sei und damit auch keine Einheitlichkeit in der eigentlichen Sekretbildung (in der Membran ohne Teilnahme des Plasmas) denkbar sei. Das entstehende Primärprodukt sei immer kolloidal. Während man nur Benzharze auf einen sechsgliedrigen Ring zurückführen könne, müsse man die meisten von einer halbierten Hexosenkette und deren Abwandlungen, z. B. das Hemiterpen Isopren, ableiten.

Allgemein spielen Autoreduktionen, besonders aber Autoxydationen eine überaus wichtige Rolle. In diesem Sinne berichtet z. B. *Doetsch* (28). Auch *Tschirch* ist, wie schon erwähnt, dieser Ansicht. Letzterer glaubt jedoch nicht, dass bei jeder Sekretbildung Enzyme beteiligt sind. So sollen sich in den keinen Gummianteil besitzenden Koniferenharzen niemals Enzyme nachweisen lassen.

Karsten (80), Faust (38) und Wiesner (214) führen die Harzbildung ebenfalls auf Kohlehydrate zurück.

Georges Dupont (32) ist der Ansicht, dass die resinogenen Zellen einen Aldehyd von der Formel $C_{10}H_{16}O$ enthalten, aus dem sich nachträglich unter dem Einfluss von Diastase Terpentinöl bzw. Kolophonium bildet:



H. Euler (37) stellt für den Fall der Richtigkeit der Hypothese, nach der der Kautschuk durch Polymerisation von aliphatischen Terpenen entstehen soll, diese Synthese völlig an die Seite derjenigen der Öl-, Terpentin- und Balsambildung in Öldrüsen und Harzkanälen. Überhaupt hat man nach ihm aus rein chemischen Überlegungen für Bau und Ursprung der Hauptbestandteile des Inhaltes der Öldrüsen, Harzgänge und Milchröhren in der Regel analoge Entstehung anzunehmen.

Pigulewski (133) und Saikina behaupten, dass sehr enge Beziehungen zwischen ätherischen Ölen und Harzen bestehen. An Koniferennadeln konstatierten sie eine der Harzanhäufung vorausgehende Ölanreicherung. Im zweiten Jahre konnten sie eine Zunahme der nichtflüchtigen Bestandteile auf Kosten der ätherischen Öle feststellen.

Die neueren Forschungsergebnisse bejahen die Beziehung zwischen Terpenen und Harzen, laufen jedoch auf die Annahme einer nur indirekten Verwandtschaft der beiden hinaus, indem analoge Entstehungsweise und gleiche Ausgangsstoffe vermutet werden, wobei für letztere Zellulose und überhaupt Kohlehydrate in Frage kommen sollen. Die Richtigkeit letzterer Ansicht habe eine gute Stütze in der Bildungsweise lysigener Sekretbehälter, wo die Auflösung von Zellmembranen unter gleichzeitiger Entstehung von Sekret beobachtet wurde.

Tschirch (195) lehnt diese Argumentierung ab. Die genannte Membranauflösung ist nach ihm nur eine sekundäre Begleiterscheinung, die mit der eigentlichen Harzbildung nichts zu tun hat. Der Autor bekämpft stets die Meinung, wonach Harze direkt aus Kohlehydraten (Zellulose, Stärke, Zucker) hervorgehen können¹⁾. Er vertritt vielmehr die Meinung, dass zunächst ein weitgehender Abbau eintreten müsse.

H. Dannehl (24) bringt die Schleimbildung bei Ceratozamia und bei *Opuntia damaschica* in Zusammenhang mit der Tätigkeit des Zellkerns,

¹⁾ Das Wort «direkt» fehlt in Tschirch und Stock (Seite 23) und wurde, so wie auch der nachfolgende Satz, von uns beigelegt, da es uns scheint, nur so könne ein Widerspruch mit der schon erwähnten «Isoprentheorie» vermieden werden. Wir weisen übrigens darauf hin, dass Tschirch selbst in seiner 1914 erschienenen, «Die

indem er, wie dies auch *Ziegenspeck* (140) tut, die sich sehr zahlreich abspaltenden Nukleolen als Speicher der die Sekretbildung bedingenden Fermente ansieht.

H. Mayr (101) meint, dass als Ausgangsmaterialien Stärke, manchmal auch Gerbstoffe in Frage kommen können. Hingegen bekämpft er auf Grund eigener Untersuchungen die Annahme einer Sekretbildung aus der Zellmembran durch nachträgliche Auflösung derselben.

C. Wilke (216) hatte zahlreiche Versuche angestellt, um zu entscheiden, ob Gerbstoff an der Harzbereitung beteiligt sei oder nicht. Er gelangte jedoch zu keinem eindeutigen Ergebnis, da er im Nachbargewebe der Behälter bald Gerbstoff vorfand, bald nicht, und liess somit die Frage weiter offen.

Die Befunde bei *Ginkgo biloba* führten *Tunmann* (198) zur Annahme von Beziehungen zwischen Gerbstoff und Sekret. Ausser Gerbstoff sollen aber bestimmt noch kleine, scharfkantige Körnchen, die sich weder mit Anilinfarben färben noch durch Reagenzien bestimmen lassen, einen Teil der resinogenen Substanzen liefern. Die Tatsache, dass der Autor dieselben nur in jüngeren Zellen ausfindig machen konnte, liess ihn zu diesem Schlusse kommen.

Moeller (115) vermutet, dass sich das Harz der Schwarzkiefer aus Zellwänden bilde.

Gauga (46) sieht in der Stärke die Ursubstanz des Schleimes. Der reichliche Besitz der werdenden Schleimbehälter an Chloroplasten lässt den Autor vermuten, dass diese Sekretzellen das Material zur Schleimbildung selbst erzeugen, bis schliesslich der Protoplast nach eventueller Ausbildung einer Suberinlamelle samt seinen Einschlüssen resorbiert wird.

Im Gegensatz zu den von *Gauga* über die Bildung des Koniferenschleims berichteten Befunde unterscheiden sich nach *Guttenberg* (57) die Sekretzellen von *Lysimachia* von den übrigen gerade durch die ihnen völlig fehlenden Chloroplasten.

Membran als Sitz chemischer Arbeit» betitelten Publikation den Begriff «direkt» auch verwendet. Damals schrieb er noch: «Wie die Synthese der als Bestandteile der Sekrete auftretenden aromatischen und hydroaromatischen Verbindungen zu denken ist, kann nicht zweifelhaft sein. Die Hexosen mit offener Kette werden sich zu sechsgliedrigen, die Pentosen zu fünfgliedrigen Ringen schliessen, die dann mit Tetrosen oder anderen viergliedrigen Ketten zu di-, tri- und polyzyklischen Ringen zusammentreten. Ob hier aber als Zwischenglied der hydroaromatische hexazyklische Zucker Inosit auftritt, bleibt zu untersuchen. Inositartige Substanzen sind in Sekreten oft gefunden worden.»

Stshepkina (169) wiederum trifft das Harz der Tabakblätter im chlorophyllhaltigen Parenchym an.

Nach *Doetsch* (28) ist der Kohlehydratgehalt in den sezernierenden Zellen nur gering. Es erscheint ihm deshalb unwahrscheinlich, dass die Terpenbildung direkt mit dem Kohlehydratstoffwechsel in Beziehung steht. *Doetsch* glaubt vielmehr, dass man den Eiweisskörpern und deren Abbauprodukten, den Aminosäuren, diese Rolle zuschreiben müsse. Der Autor erwähnt auch die Möglichkeit einer Beteiligung der Ascorbinsäure an der Entstehung der Sekrete. Das reichliche Auftreten dieses Körpers in Pflanzen mit zugleich hohem Gehalt an ätherischem Öl legte ihm diese Vermutung nahe.

Die Ansicht, wonach sich die Terpene¹⁾ auf das Isopren C_5H_8 zurückführen lassen, findet ihren wichtigsten Verfechter in *Ruzicka* (147). Die Tatsache, dass die Synthese verschiedener Terpene aus Isopren möglich ist, spricht sehr für diese Hypothese. Der Nachweis von Isopren in der Pflanze selbst ist hingegen noch nicht gelungen.

Die Isopren-Theorie ist viel weniger zum Gegenstand von Auseinandersetzungen geworden als die Frage, aus welchen Stoffen das Isopren selbst gebildet werde. Im grossen und ganzen geht aus den erfolgten Literaturzitataten hervor, dass sich der Streit hauptsächlich darum dreht, ob Kohlehydrate, Fette oder Eiweissstoffe als Ursubstanzen für die Sekrete und somit auch für deren Baustein, das Isopren, in Frage kommen.

Oppenheimer (126) nimmt den Standpunkt ein, dass es sich dabei um ein noch gänzlich ungelöstes Problem handle.

Emde (36) ist einer der wenigen modernen Autoren, die dem Isopren für den Aufbau der Sekrete überhaupt keine Bedeutung zuschreiben; er behauptet vielmehr, dass die Lävulinsäure $CH_3-CO-(CH_2)_2-COOH$ als Terpenbaustein in Betracht komme.

3. Membranverhältnisse.

Im Falle der Sekretbildung im Plasma spielt die Membran für dieselbe direkt nur eine untergeordnete Rolle, und die betreffenden Autoren widmen ihr deshalb nicht viele Worte. Wie bei den «einfachen Ölzellen» ist auch hier die eintretende Verkorkung von Wichtigkeit, und

¹⁾ Nach der Einteilung von *Ruzicka* sind ätherische Öle, Balsame, Harze, Kampfer, Vitamine, Saponine, Karotinoide und Kautschuk alles zu den Terpenen zu rechnende Körper.

wird von zahlreichen Forschern erwähnt. Sie ist auch bei den «Sekret-räumen» sehr verbreitet und bildet die Regel, von der es natürlich auch Ausnahmen gibt, z. B. fehlt die Verkorkung bei den Harzbehältern sämtlicher Taxaceen und bei den Schleimbehältern von *Juniperus Sabina*, wie *Gaubas* (46) berichtet. Genannter Forscher hat sich mit diesem Problem unter Vornahme von grossangelegten Studien an den Blättern der Koniferen am weitgehendsten vertraut gemacht. Er weist u. a. auf die verschiedene Lagerung der Suberinlamelle innerhalb der Membran hin und unterscheidet mit Rücksicht auf den Zeitpunkt der eintretenden Metakutisierung drei Gruppen. Entsprechend dem Umfang der letzteren, je nachdem von ihr nur Zellen des Epithels oder nur der Scheide oder aber von beiden zusammen erfasst werden, ergibt sich eine weitere Unterteilung in drei Gruppen. *Gaubas* (45) macht auch auf die oft innige Verknüpfung von Metakutisierung und Verholzung aufmerksam. Schon *H. Mayr* wollte in Koniferennadeln sklerotisierte Harzkanalzellen nachgewiesen haben, blieb jedoch mit dieser Ansicht lange Zeit isoliert. Eine grössere Arbeit erschien später von *Möbius* und handelt von den mechanischen Scheiden der Sekretbehälter, wobei der Autor ebenfalls auf eintretende Sklerotisierung hinweist.

A. Meyer (110 u. a.) und seine Schule befassten sich sehr eingehend mit dem Problem metakutisierter Zellen der Harzbehälter und bearbeiteten es in morphologischer, chemischer und physiologischer Hinsicht. Diese Autoren legen u. a. die mannigfachen Unterschiede zwischen Suberinlamellen verschiedener, oft einander nahe verwandter Spezies dar, die in ihrem Verhalten gegenüber Reagenzien zutage treten. Nach *Gaubas* (45) sollen aber auch schon innerhalb derselben Spezies je nach der Lage in den verschiedenen Organen und in diesen wiederum entsprechend den verschiedenen Geweben Differenzen auftreten. Solche können auch durch verschiedene Entstehungsursachen (normale und traumatische Metakutisierung) bedingt sein.

Die Forscher der *Tschirchschen* Richtung machen die in Kürze schon zitierten Angaben über die zur Membran gehörige resinogene Schicht. *Tschirch* selbst schreibt derselben Wabenstruktur zu. Neuestens noch berichtet er (195) zu diesem Thema, dass eine Membranschicht zweifellos zur Exkretbildung in Beziehung stehe, nämlich die als Mittel-lamelle bezeichnete Interzellulärsubstanz. Diese bleibe im Gegensatz zur sekundären Membran dauernd kolloid und lasse sich durch den ganzen Pflanzenkörper verfolgen: über die sogenannten Auskleidungen der Interzellularen, zu der resinogenen Schicht der schizogenen Exkret-

behälter, über die Auskleidung der Atemhöhlen an den Schliesszellen der Spaltöffnungen vorbei, hinaus bis zu der Aussenseite der Epidermisaussenwand und dann auch zur Aussenseite der Wurzelhaare. Die früher schon erwähnten Auskleidungen der Interzellularen zählt also *Tschirch* ebenfalls zur Mittellamelle. Dieser stark quellende, von körnig vakuoliger Beschaffenheit oder von Balken durchzogene Belag sei der Ort, wo die Exkretropfen entstehen und werde von ihm deshalb «resinogene oder sekretogene Schicht» genannt. Es handelt sich also nur um die Wiederholung der schon 1914 vertretenen Ansicht (192). Eine solche (196) publizierte der Autor später auch noch in den *Helvetica chimica acta*. In dieser Arbeit bringt er die Interzellulärsubstanz in Beziehung zum Lignin, und zwar auf Grund des Auftretens des Koniferylalkohols in manchen Harzen, da auch im Lignin nach *Tschirch* Koniferylreste stecken. Die Frage liess *Tschirch* mit der übrigens sehr diskutierten Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion nachprüfen. Dabei wurde im Holzteil so zahlreicher Pflanzen bei der Interzellulärsubstanz positive Ligninreaktion erhalten, dass *Tschirch* annimmt, die Interzellulärsubstanz zeige in der Regel Ligninreaktion.

Die Ansichten *Tschirchs* über die Fähigkeit der Membran, chemische Arbeit zu leisten, finden eine wichtige Stütze in den Arbeiten von *Hansteen-Cranner* (63). Danach finden sich in der jungen Membran sehr reaktionsfähige Phosphatide eingelagert, weshalb jene nicht nur als ein mechanisches, sondern vielmehr als ein lebendes, physiologisch wirksames Organ anzusehen sei.

Im allgemeinen ergab sich, dass es sich bei den die Harzgänge auskleidenden Zellen um zarte und dünnwandige Zellen handelt. U. a. vertreten *Thoms* (171), *de Bary* (3), *Haberlandt* (58), *Schwabach* (158) und *Tschirch* diese Ansicht. Wir weisen jedoch darauf hin, dass die Ausnahmen von dieser Regel nicht selten sind. Während *Schwabach* sie für die von ihr untersuchten *Pinus*, *Abies*- und *Juniperus*arten zutreffend fand, beschreibt die Autorin bei allen erforschten *Picea*arten die betreffenden Epithelzellen als mehr oder weniger dickwandig. Diese Dickwandigkeit hat nach *Schwabach* (158) auch einen etwas abgeänderten Sezernierungsmechanismus zur Folge. Während die noch intakte Membran von zur Sekretfärbung dienenden Reagenzien nicht gefärbt wurde, zeigte die in Auflösung übergegangene gleiche Färbung wie das Sekret. Die Autorin schloss daraus, dass die intakte Membran zwar harzbildende Stoffe enthalte, dass letztere aber erst in der sich auflösenden Membran zu Harz werden.

Trécul (175) berichtet, dass in alten Blättern von *Cycas revoluta* die an die Schleimgänge grenzenden Membranen der Epithelzellen stark verdickt seien.

Nach *Guttenberg* (57) besteht bei *Lysimachia* die sekundär die Epithelzellen vom Sekretraum scharf trennende Lamelle wie die andern Wände aus Zellulose und tritt eine Suberinlamelle nirgends auf.

Wichtige, teilweise die Membran betreffende Angaben haben wir aus praktischen Gründen schon im Abschnitt 1 erwähnt (vide besonders bei *Mönikes* [116]).

4. Permeabilitätsverhältnisse.

Stammt das Sekret (ätherisches Öl oder Harz) aus dem Zellinnern, so muss die Membran für solche Stoffe durchlässig sein. Jene Gruppe von Autoren, die das Sekret erst am Ablagerungsort selbst entstehen lässt, bestreitet die Permeabilität der Zellmembran für solche Substanzen; denn es handelt sich dabei um ein sehr wichtiges Argument gegen die gegnerischen Ansichten. So trat auch *Tschirch* (185) den *Schwabachschen* Untersuchungsergebnissen ebenso energisch entgegen, wie die Autorin (159) dieselben verteidigte. In der Antwort auf die Einwände der Frau *Schwabach* sagt *Tschirch* allerdings, dass die Permeabilitätsfrage für seine Theorie gleichgültig sei und er daher auch keine entsprechenden Versuche vorgenommen habe. Dass Balsame durch eine Haut dringen können, beweise doch noch nicht, dass sie in der Pflanze die lebende Membran wirklich durchdringen.

Für die Permeabilität der Membran für ätherische Öle und Harze setzen sich natürlich alle diejenigen Forscher ein, die die Entstehung dieser Stoffe ins Zellinnere verlegen, besonders aber *Pfeffer* (130), *Schmidt* (155), *Heller* (66), *N. J. C. Müller* (121), *Meyen* (104), *Mohl* (117), *A. Meyer* (120), *Schwabach* (158/159), *Kramer* (89), *Czapek* (22), *Hannig* (62), *Franck* (41), *Mönikes* (116), *Abderhalden* (1), *Frey-Wyssling* (43). Auch *Sprecher* (165) hält eine solche für möglich.

Im Gegensatz zu den einfachen Terpenen können die feste Verbindungen darstellenden Polyterpene nach *Frey-Wyssling* (43) nicht durch die Zellwand nach aussen abgeschieden werden.

Von *Schmidt* (155) unternommene Versuche ergaben, dass fette Öle, insbesondere solche mit freien Fettsäuren, die Zellmembran und das lebende Plasma unverändert passieren können. Dieser Vorgang soll sich wahrscheinlich unter vorübergehender Emulgierung vollziehen.

Wigand (215), *Karsten* (80) und *Tschirch* (185) gaben der gegenteiligen Meinung Ausdruck. *Mayr* (101) hält erst die vertrocknete Membran als für Harze durchlässig. *Frey-Wyssling* (43) hält nach dem heutigen Stand der Forschung die Durchlässigkeit der Membran für Harze und ätherische Öle als vollständig sicher.

Guttenberg (57) fasst die Verschleimung der gegen den Sekretraum gerichteten Membran der Sekretzellen als einen zum Zweck der Durchlässigmachung derselben für das Sekret nötigen und leicht verständlichen Vorgang auf.

Dass Schleime die Zellwand durchwandern können, wie dies u. a. *Dannehl* (24) beschreibt, ist infolge des viel geringeren physikalisch-chemischen Unterschiedes zwischen Membran- und Schleimsstoffen leicht verständlich.

5. Ablagerungsweise.

Während einige Forscher, die die Entstehung der Sekrete ins Plasma verlegen, zum vornherein zur Ansicht neigen, dass die Sekretbehälter nicht schon vom Anfang ihrer Entstehung an Sekret enthalten, behaupten die andern, niemals solche ohne Sekret angetroffen zu haben. Die grosse Mehrzahl der Forscher vertritt letztere Meinung. *N. J. C. Müller* (121), *van Tieghem* (174) und *Sachs* (148) zählen zu den erstern. Dabei studierte *Müller* die sekretführenden Interzellularen der Koniferen, *van Tieghem* und *Sachs* untersuchten diejenigen der Kompositenwurzeln.

Mayr (100), *Sanio* (149), *Dippel* (27), *Hanausek* (60), *Tschirch*, *Schwabach* (158), *A. Franck* (41) sind sich darin einig, dass schon der kleinste, zum Sekretbehälter bestimmte Interzellularraum Sekret enthält. Etwas abweichend verhält sich *Guttenberg* (57), der von sogleich oder bald mit Sekret gefüllten Zwischenzellräumen redet.

Dippel (27) weist darauf hin, dass bei mehrzelligen Harzbehältern in den ersten Vegetationsperioden eine Vermehrung des Harzes infolge der möglichen Stoffzufuhr eintritt, während dies bei vereinzelt vorkommenden Harzzellen nicht der Fall sein soll.

Faust (38) sowie *Dufrénoy* (31) berichten über das Entstehen von Harz abseits von den Harzbehältern im ganzen lebenden Gewebe, wie sie das bei *Balsamorhiza sagittata* und *Parthenium* konstatiert haben wollen. Nach ihnen wandert das Harz in dialysierbarer Form über die Markstrahlen nach den Behältern.

Das Auftreten eines sogenannten Sekretfeldes haben wir bei den betreffenden Autoren (*Franck* [41], *Mönikes* [116]) besprochen.

Bezüglich der Grösse der auftretenden Harztröpfchen können bei verschiedenaltigen Entwicklungsstadien Unterschiede auftreten. So berichtet *Hannig* (61) über solche bei den Koniferennadeln, wo anfänglich sehr grosse, später immer kleiner werdende, schliesslich nicht mehr nachweisbare Tröpfchen auftreten. Bei den Umbelliferen lässt sich nach *Mönikes* eine solche Verschiedenheit nicht bemerken.

Guttenberg (57) fand, dass bei den Harzdrüsen von *Lysimachia vulgaris* das sehr wahrscheinlich vom Plasma gebildete Harz zuerst in der Lücke und in der Membran und erst, wenn dort kein Raum mehr ist, auch im Plasma selbst abgelagert wird.

Mönikes (116) bestreitet gegenüber *Tschirch* die Meinung, dass in den jüngsten Stadien Harztröpfchen vorhanden sein sollen.

II. Gruppe: Andere innere Sekretorgane.

Die hier zur Sprache kommenden inneren Drüsenhaare und -flecke unterscheiden sich in der Sezernierungsweise prinzipiell nicht von den im nächsten Kapitel zu behandelnden entsprechenden äusseren Organen. Die getrennte Besprechung erfolgt nur aus praktischen, besonders die Übersichtlichkeit im Auge habenden Gründen.

1. Ort und Vorgang der Bildung des Sekretes.

De Bary (3) fand bei den inneren Drüsenhaaren von *Aspidium filix mas.* niemals Harz oder Öl im Zellinnern oder durch die Zellmembran nach aussen diffundierendes Sekret.

F. Höhlke (70) ist davon überzeugt, dass das Harz der Polypodiaceendrüsen ausschliesslich ein Produkt der Zellmembran darstellt. Der Stiel der Drüsenhaare erzeugt nach diesem Autor kein Harz. Auch in den die Drüsen umgebenden Parenchymzellen liess sich Harz nie nachweisen. Der Beginn der Sezernierungstätigkeit gibt sich durch das Auftreten von Membranverdickungen am Drüsenkopf zu erkennen, die sich bald über den ganzen Kopf ausdehnt. Drüsen mit nur wenig Sekret besitzen viel Plasma, solche mit intensiver Harzbildung lassen einen starken Rückgang desselben feststellen. Vielmals konnte der Autor im Drüsenkopf eine körnige, der Zellinnenwand aufgelagerte Schicht beobachten, und überdies traf er in einzelnen Fällen ein von der Innenseite der Zellwand des Kopfes teilweise abgelöstes, feines Häutchen an, das in Kalilauge aufquillt. Die Harzbildung vollzieht sich nach *Höhlke* an der

Grenze zwischen Kutikula und Zellmembran des Drüsenkopfes, indem letztere in zentrifugaler Richtung sich in Harz umwandelnde Lamellen abscheiden soll. Der Autor nimmt an, dass die Membran aus dem Protoplasma vorweg regeneriert werde. Das oben erwähnte feine Häutchen bringt er damit in Zusammenhang, wie er auch die körnige, der Innenseite der Zellmembran aufgelagerte Schicht als Protoplasmaausscheidung bzw. als erste Anlage einer neuen Zellhautlamelle deutet. Als speziell günstige Untersuchungsobjekte erwähnt *Höhlke* die Drüsen der Prothallien.

Der Verfasser erwähnt im Gegensatz zu dem soeben beschriebenen, am häufigsten vorkommenden Fall, wo das Harz durch Umwandlung von Membranlamellen entsteht, auch einige Spezies, bei denen das Harz aus der Zellwand ausgeschieden wird, angetroffen zu haben. Dabei vollziehe sich die Ausscheidung in den inneren Membranschichten in Form von Stäbchen, die aus unbekanntem Gründen die äusseren Wandpartien (Kutikula) zu durchdringen vermögen, ohne sie blasig emporzuheben, wie dies im erstgenannten Falle eintritt.

Tschirch (184) und *Tunmann* (186) sind überzeugt, dass die Harzbildung Sache der Membran ist. Die gleichen Autoren gelangten nach wiederholtem Studium zur eindeutigen Ansicht, dass sich in den Drüsenflecken der Placentaepidermis von *Capsicum annuum* die Sekretbildung in einer zur Membran gehörigen, subkutikularen Schicht mit Schleimcharakter vollzieht und die Zellen selbst niemals Sekret enthalten. *Tunmann* (197) gibt sogar an, dass auch die resinogenen Substanzen subkutikular entstehen, und zwar in Form von lichtbrechenden Stäbchen und Körnchen und gleichzeitigem Emporheben der Kutikula. Der Sezernierungsprozess soll auch auf ältere Palisadenzellen übergreifen, und bei diesem Sekundärprozess sollen einzelne Zellen ganz in Harz umgewandelt werden. Aber sogar die Kutikula werde mit der Zeit vollständig in Sekret übergeführt.

2. Ausgangsmaterialien.

Dafür kommen nach *Höhlke* (70) gewisse Membranpartien in Frage, indirekt also aus dem Plasma stammende Stoffe, da ja der Autor die Regenerierung der umgewandelten Lamellen aus dem Plasma beschreibt. *Höhlke* nimmt aber keinen direkten Übergang von Zellulose in Harz an, sondern glaubt, dass der eigentlichen Harzbildung eine chemische Umwandlung der Membran vorangehe.

3. Membranverhältnisse.

Nach *Schacht* (150) fehlt den hier besprochenen Sekretorganen als äusserste Umgrenzung eine Kutikula.

Auch *Tschirch* äusserte sich zu dieser Frage in übereinstimmender Weise, indem er bei allen Rhizomdrüsen von *Aspidium filix mas.* keine Kutikula ausfindig machen konnte. Hingegen spricht er von Ausbildung einer sehr zarten Haut um das Drüsenköpfchen zur Zeit der Sekretion und meldet deren Ähnlichkeit mit der inneren Haut schizogener Gänge.

Höhlke gelang es, die Existenz einer Kutikula nachzuweisen. Der Autor weist auf deren grosse Zartheit hin. Ein nachträgliches Wachstum derselben hält er für ausgeschlossen, er glaubt vielmehr, dass die Kutikula etwas dehnbar sei. Ob die Dehnbarkeit eine Eigenschaft aller verkorkten Membranen sei, erscheine fraglich. Auf jeden Fall stehe sie hinter derjenigen gewöhnlicher Zellulosemembranen zurück.

Die von *Tschirch* beschriebene konzentrische Schichtung der subkutikularen resinogenen Schicht wird auch von *Höhlke* erwähnt. Dass nach *Tunmann* die Kutikula der Drüsenflecke von *Capsicum annuum* gänzlich der Sekretbildung zum Opfer fallen kann, haben wir schon erwähnt.

4. Permeabilitätsverhältnisse.

Da *Höhlke* (70) nie Harz im Zellinnern angetroffen hat, hält er ein Durchtreten desselben durch die Zellmembran für vollständig ausgeschlossen. Im speziellen Fall der Gattung *Gymnogramme*, bei der nach dem Verfasser das Harz in Stäbchenform durch die innerhalb der Kutikula liegenden Membranschichten ausgeschieden wird, soll die Kutikula harzdurchlässig sein, und *Höhlke* will in ihr diesbezügliche Poren festgestellt haben.

De Bary (3) hatte schon vor *Höhlke* auf Grund des völligen Fehlens von Harz im Zellinnern die Durchlässigkeit der Membran für Harz als unwahrscheinlich betrachtet, wies jedoch das Bestehen einer solchen Möglichkeit nicht von der Hand.

5. Ablagerungsweise.

Nach *Höhlke* (70) füllen die Sezernierungsorgane anfänglich die Interzellularräume ganz aus. Der Zeitpunkt des Beginns der Sekretion wird vom gleichen Autoren als sehr stark variierend bezeichnet.

II. Äussere (= exogene) Sekretorgane.

Deren Zahl, Formenreichtum und Verbreitung sind sehr gross. Als Prototyp bezeichnen wir die am zahlreichsten vorkommenden, im Bau mehr oder weniger variierenden Drüsenhaare und die ihnen nahe verwandten Kolleteren. Die andern Formen äusserer Sekretorgane, wie z. B. Drüsenflecke und Zwischenwanddrüsen, kommen aber hier ebenfalls zur Sprache. Das sehr häufige Auftreten der genannten Sezernierungsorgane sowie die wirtschaftliche Bedeutung ihrer Sekrete bewirkten, dass sie zum Gegenstand vieler Untersuchungen geworden sind und sich eine reichhaltige Literatur angesammelt hat. Somit ist es leicht verständlich, dass in diesem Abschnitt wieder von mehreren zum Teil von uns bis jetzt noch nicht erörterten Sezernierungstheorien die Rede sein wird.

1. Ort und Vorgang der Bildung der Sekrete.

a) Das Sekret ist nicht ein Produkt des Plasmas, sondern es wird durch die Tätigkeit der Membran erzeugt. Daher ist das Zellinnere stets frei von Sekret.

α) Die genannte Sekretbildung geht mit Hilfe einer speziellen Membranschicht, der sogenannten resinogenen Schicht vor sich. Wiederum sind es vornehmlich *Tschirch* und seine Schule, die diese Ansicht verfechten. Als entscheidend für die Frage, wo sich das Sekret bildet, bezeichnet *Tschirch* die im vorangehenden Kapitel beschriebenen Interzellulardrüsen der Farne.

Höhlke (70), dessen Arbeiten über die letztgenannten Interzellulardrüsen wir schon früher dargelegt haben, kam bei exogenen Drüsenhaaren zu fast denselben Ergebnissen wie dort. Das Harz werde in der Membran in bestimmten Membranlamellen erzeugt, die je nach der Spezies auf eine etwas unterschiedliche Partie der Zellwand verteilt sein können. Im Protoplasma finde sich niemals Harz vor, und dieses sei von jenem stets durch eine deutlich nachweisbare, mehr oder weniger widerstandsfähige Membran getrennt. Der Autor wählte als Untersuchungsobjekte die bereits von *Behrens* (5) studierten aus und unterzog so dessen Arbeiten einer Nachprüfung, die ihn zur Ablehnung der Ansichten *Behrens* bewogen. Den Begriff «resinogene Schicht» braucht *Höhlke* beim Besprechen der Hautdrüsen nicht, doch genügten uns die andern Daten, um ihn an dieser Stelle zu erwähnen.

Sehr umfangreiche Arbeiten auf diesem Gebiet stammen von *Tunmann* (197, 199, 201), der als Schüler *Tschirchs* dessen Angaben vollauf bestätigt findet bei sämtlichen untersuchten Objekten. Letztere waren aus den Spezies zahlreicher Familien ausgewählt worden und umfassten Vertreter der Orchideen, Salicineen, Cupuliferen, Urticaceen, Geraniaceen, Hippocastanaceen, Eurphobiaceen, Oleaceen, Solanaceen, Ericaceen, Labiaten, Caprifoliaceen und Kompositen. Die Tatsache, dass es *Tunmann* niemals gelang, Sekret in den Stiel- und Sezernierungszellen nachzuweisen, bewog ihn, den Ort seines Vorkommens, also den unter der Kutikula gelegenen Raum, auch als dessen Bildungsstätte zu betrachten. Seiner Ansicht nach entsteht das Sekret in einer zur Membran gehörenden resinogenen Schicht. Der Autor fand niemals Harz oder ätherisches Öl allein vor, sondern diese Sekrete waren stets von Schleim begleitet. Wohl aber fand er Fälle vor, wo nur Schleim allein nach dem genau gleichen Prinzip erzeugt wird. Der Schleim erwies sich bei den meisten Spezies als strukturlos, und nur bei wenigen besitzt er Netz- oder Gittercharakter. Bei einigen war häufig die Einlagerung von Stäbchen und Körnchen zu beobachten. Der Schleimbelag verhält sich also sehr verschieden, gehört jedoch stets zur Membran, und er ist identisch mit der resinogenen Schicht. Die sezernierenden Zellen sind nach *Tunmann* sehr plasmareich, enthalten manchmal auch Gerbstoffe und Stärke.

Wir erwähnen noch besonders den Hinweis *Tunmanns* (201), wonach die sogenannten Zwischenwanddrüsen, bei denen nicht nur die an die Kutikula grenzende Aussenwand, sondern auch die Seitenwände an der Sezernierung teilnehmen (und zwar in stärkerer Masse und schon zu einem früheren Zeitpunkte als die erstere), die Entstehung des Sekretes in der resinogenen Schicht ausserordentlich deutlich verfolgen lassen.

In einer späteren Arbeit berichtet derselbe Autor über sehr eingehende Studien an der resinogenen Schicht unter Verwendung verbesserter Arbeitsmethoden. *Tunmann* behauptet auf das entschiedenste, die resinogene Schicht an allen untersuchten Pflanzen (es handelte sich besonders um eine Nachprüfung der weiter unten erwähnten Untersuchungsergebnisse *Behrens* [65] und *Hansteins* [64]) in klarer, unzweideutiger Weise aufgefunden zu haben. Zugleich ergaben die Untersuchungen die Existenz von zwei Haupttypen der Schicht, von denen die Zusammensetzung des Sekretes abhängig ist. In den Fällen, wo dem letzteren grössere Mengen schleimiger Stoffe beigemischt sind, erscheint die Schicht als derbe, zähe, fast gar nicht geschichtete und nur im Jugend-

stadium in Wasser etwas quellbare Schleimschicht, der bakterienähnliche Stäbchen von sehr geringer Grösse lose aufgelagert sind. Die Schicht liegt den Sezernierungszellen fest an. *Tunmann* (201) redet hier vom Stäbchentypus. Andere Verhältnisse traf der Autor beim Vorhandensein schleimarmen, hauptsächlich aus Harz oder ätherischem Öl bestehenden Sekreten. In diesem Falle bildet die resinogene Schicht einen äusserst empfindlichen, quellbaren, vakuoligen Schleimbelag, der ebenfalls der Membran der Sezernierungszellen aufliegt, jedoch sehr leicht losgerissen wird. Es handelt sich dabei um den *Vakuolentyp*. Eine dritte Form, der sogenannte *Maschentypus*, soll sich bei den Zwischenwanddrüsen vorfinden. Sie stellt nach *Tunmann* eine Kombination der beiden erstgenannten Typen dar und steht bezüglich Zähigkeit ungefähr in der Mitte. Sie besitzt aufgelagerte, ziemlich grosse, durchbrochene Maschen und ist wenig quellbar in Wasser, jedoch schon in schwachen Quellungsreagenzien sehr stark.

Vergleichende Betrachtungen drängten *Tunmann* die Frage auf, ob die drei Formen wohl nicht einfach für den Alters-(Entwicklungs-) Zustand ein und derselben Schicht typisch seien. Der Stäbchentypus wäre dabei der jungen, als Schleimmembran angelegten Schicht eigen, der Maschentypus würde ein späteres Stadium kennzeichnen und der Vakuolentypus die völlig resinogen gewordene Schicht charakterisieren. Dieser Ansicht steht nach *Tunmann* die Tatsache entgegen, dass man z. B. bei den Labiaten zu keiner Zeit den Stäbchentypus nachweisen könne.

W. Millacher (113) unterzieht in seiner Arbeit über die Anatomie der Labiaten u. a. auch deren Drüsen eingehendem Studium. Er macht dabei auch Angaben über die resinogene Schicht und gelangt zu Schlussfolgerungen, die sich mit den Ansichten *Tschirchs* decken.

Rosenthaler und *Stalder* (144) beschreiben die Drüsenhaare von *Cnicus benedictus*. Ihre Beobachtungen über den Vorgang der Sekretbildung führten zu gänzlich mit der *Tschirchschen* Darstellung übereinstimmenden Ergebnissen. In Anbetracht der in einem späteren Werk gegen *Tschirch* gemachten Ausfälle *Rosenthalers* zitieren wir einige Angaben wörtlich:

«Die bald beginnende Sezernierung geht von einer resinogenen Schicht aus, welche sich als feiner Belag auf der Aussenseite der Membran des obersten Zellpaares zwischen dieser und der Kutikula findet.»

Über eine in voller Entwicklung befindliche Drüse schreiben die Autoren:

«Auf der deutlich sichtbaren sezernierenden Schicht lagern Tropfen verschiedener Grösse; der übrige Hohlraum ist von stark lichtbrechender, mehr oder weniger zäher Flüssigkeit ganz erfüllt, beides ein Zeichen dafür, dass zwei verschiedene, nicht mischbare Körper sezerniert werden.»

Es soll sich dabei um Schleim und Harz resp. Öl handeln.

J. Hanstein (64) braucht zwar den Namen «resinogene Schicht» noch nicht, gelangt jedoch auf Grund seiner, in der Folge in der Literatur oft zitierten Untersuchungen, bezüglich der Entstehung von Schleim und Gummi, zu teilweise ähnlichen Ansichten wie die *Tschirchsche* Schule. Die Zahl der von *Hanstein* untersuchten Vertreter ist sehr erheblich (z. B. *Cunonia*, *Coffea*, *Aesculus*, *Alnus*, *Ribes*, *Corylus*, *Carpinus*, *Azalea*, *Lonicera*, *Sambucus*, *Viburnus*, *Syringa*, *Rhus*, *Pelargonium*, *Geranium*, *Salvia*, *Datura*, *Nicotiana*, *Platanus*, *Rosa*, *Prunus*, *Pyrus* usw.). *Hanstein* sagt, dass sich Gummischleim aus einer besonderen, unter der Kutikula eingelagerten Schicht in der Wand der Kollaterenzellen entwickelt, der dann durch Sprengung der emporgehobenen Kutikula ins Freie tritt. Die in Frage kommende Schicht bezeichnet der Autor als Kollagen oder Quellschicht. Die Kollagenablagerung kann sich wiederholen, indem nach *Hanstein* in diesem Falle in den Absonderungszellen wiederholt Zellulosemembranen unter der zuerst differenzierten Kutikula ausgebildet werden. Dabei wird teils ein zwischen sie bald aufquellendes Kollagen eingelagert, teils werden zuletzt auch die aus Zellulose gebildeten Membrananlagen von der Gummosis erfaßt, und so kann denn eine lang anhaltende Schleimbildung durch immer neue, aus dem Protoplasma ausgeschiedene solche Schichten stattfinden. Obschon er im Zellinhalt bisweilen Tropfen antraf, die die gleichen Farbreaktionen¹⁾ ergaben wie das Sekret, hielt er dieselben nicht für identisch, sondern sah in ihnen als Material für die äussere Schleimproduktion dienendes Amyloid. In keinem Falle konnte *Hanstein* besondere Organe für die Schleim- und besondere für die Harzabsonderung feststellen, was ihn zur Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen den beiden Sekreten bewog. Nichtsdestoweniger fand er aber für das harzige Sekret einen von dem der Schleimsekretion abweichenden Bildungsmodus, auf den wir später einzutreten haben. Übrigens traf *Hanstein* auch auf einzelne Fälle, wo der ganze Zellinhalt einer sich im Zellinnern abspielenden gummiartigen

¹⁾ *Hanstein* verwandte eine alkoholische Lösung ungefähr gleicher Teile Anilinviolett und Rosanilin. Dieses Reagenz findet man in der Literatur als «Hansteinsches Anilingemisch» sehr häufig vor. Es wurde von zahlreichen Autoren angewandt und von fast allen als sehr unbefriedigend aufgegeben.

Degeneration unterworfen wird, statt in oben beschriebener Weise zu erfolgen.

J. Reincke (141), der die Sekretionsorgane der Laubblätter verschiedener Familien beschreibt, bringt sowohl Zellinneres als auch Zellmembran zur Sekretbildung in Beziehung. Der Autor erwähnt das Aufquellen der subkutikularen Zellhaut; aus dem auffallend dichten Zellplasma und der erstern sollen die erwähnten Sekrete, wobei es sich hauptsächlich um solche schleimiger Natur handelt, entstehen. *Reinckes* Ansichten decken sich im übrigen ganz mit denen *Hansteins* (64), so dass sich ein näheres Eintreten nicht lohnt.

G. Haberlandt (58) lässt in der II. Auflage seiner Pflanzenanatomie wohl den Schleim, nicht aber Harz und ätherisches Öl als Produkt bestimmter, unter der Kutikula befindlicher Zellwandschichten entstehen. In der III. Auflage ändert er seine Stellungnahme, indem er letztere Bildungsweise auch auf Harze und ätherische Öle ausdehnt. Eigene Untersuchungen führten ihn dazu, den Ansichten *Tschirchs* und *Tunmanns* in den wesentlichen Punkten beizupflichten.

β) Die Sekretbildung vollzieht sich in der Membran, aber eine resinogene Schicht wird nicht erwähnt.

De Bary (3), der bei anderen Sezernierungsorganen bezüglich der Frage nach dem Bildungsort der Sekrete eher eine neue Untersuchungen abwartende Haltung einnimmt, spricht sich bei den Hautdrüsen viel bestimmter aus, indem er angibt, dass das Sekret zuerst immer in der Wand der Zellen auftritt und dieser eine eigenartige Struktur verleihe. Immerhin fügt er in vorsichtiger Voraussetzung anderer Möglichkeiten bei, dass die Verhältnisse sich so verhalten, soweit sie anatomisch nachweisbar seien. *De Bary* kennt den Begriff «resinogene Schicht» noch nicht.

Molisch (118) pflichtet, ähnlich wie *Haberlandt* (58), im wesentlichen ebenfalls den Ansichten *Tschirchs* bei.

Nach *Strassburger* (168) vollzieht sich bei *Pelargonium zonale* und *Primula sinensis* der Sekretionsvorgang zwischen Kutikula und übriger Zellmembran.

F. Dormann (29) beobachtete im Innern der Hautdrüsen von *Alnus viridis* Körper, die er für mit der Harzbildung im Zusammenhang stehende Polyterpene hält. Diese Substanzen konnte er auch in den gewöhnlichen Epidermiszellen nachweisen, woraus er auf deren Beteiligung an der Harzbereitung schliesst. Eine resinogene Schicht im Sinne *Tschirchs* kommt nach ihm als Harzbildnerin nicht in Frage, doch glaubt *Dormann*

an die Beteiligung der Membran an der Sekretbildung und möchte den Begriff «resinogene Schicht» auf die ganze Membran angewendet wissen.

Entsprechend der Einteilung unserer Arbeit müssen wir an dieser Stelle auch *J. Kisser* zitieren, obschon wir fast versucht waren, dessen eingehende Untersuchungen über die Drüsenhaare von *Plectranthus fruticosus* schon bei den anfangs behandelten Ölzellen zu erwähnen. Dieser Autor fand nämlich hier Sekretorgane vor, die durchaus an den Sekretbeuteltypus der Ölzellen erinnern, und tatsächlich kommt auch *Kisser* (82) zu weitgehender Übereinstimmung mit *Berthold* (8) und nimmt besonders gegen die Ansichten *Müllers* Stellung. *Kissers* Arbeit erscheint uns noch deshalb besonders interessant, weil sie kurz vor den Arbeiten *A. Leemanns* (92/93) und *C. Lehmanns* (94) publiziert wurde und trotzdem viel weniger Beachtung fand als die letztgenannten. *Kisser* findet das Sekret¹⁾ in den Zellen in Form streng lokalisierter Tröpfchen, die mit einem kurzen Stielchen der Aussenmembran anhaften. Jedes Sekrettröpfchen wird von einer feinen Hülle umgeben, der von *Berthold* zellulose Natur zugeschrieben wurde und was von *Kisser* ebenfalls angenommen wird. Meistens findet sich pro Zelle nur ein solches Tröpfchen. Sind es mehrere, so ist der seltenere Fall der, dass jedes Tröpfchen sein eigenes Stielchen besitzt, mit dem es an der Membran haftet. Viel häufiger kommt es vor, dass die kleineren Tröpfchen dem grossen aufsitzen und nur dieses allein mit einem Stielchen versehen ist, welches an die Membran geht. Trotzdem ist jedes dieser Tröpfchen selbständig, d. h. es kann wachsen und wird von einer Hülle umgeben, so dass ein Verschmelzen nicht eintritt. *Kisser* beschreibt im Gegenteil ihre gegenseitige Abplattung. Das Verhalten dieser Tröpfchen führte den Autor zur Verwerfung der Ansichten *Müllers* (122) und zu der Aussage, dass im Plasma kein Öl nachgewiesen werden könne, weil es nur in die beschriebenen, beutelförmigen «Interzellularräume» abgeschieden werde. *Kisser* stellt diese Tatsache als vollkommene Übereinstimmung mit der Sekretabsonderung durch Drüsenhaare hin, wo durch Abheben der Kutikula von der Zelluloselamelle analog ein sekundärer Interzellularraum gebildet werde und so das Sekret in beiden Fällen ein Zellulosehäutchen passieren müsse, um in den Hohlraum zu gelangen.

Wie *C. Lehmann* hält auch *Kisser* die Membran für den Ort der Entstehung des ätherischen Öles. Im Gegensatz zum ersteren weist er

¹⁾ Wir weisen nochmals darauf hin, dass wir in unserer Arbeit dem Begriff «Sekret» allgemeine Bedeutung beimessen und keine physiologische Einschränkung vornehmen. *Kisser* spricht in diesem Falle von Exkret.

aber noch speziell darauf hin, dass seine Befunde auf keinen Fall der *Tschirchschen* Auffassung im weitesten Sinne (Ausdehnung des Begriffes «resinogene Schicht» nicht nur auf eine eng begrenzte Partie der Zellwand, sondern auf die Membran im allgemeinen) entgegenstehen.

G. Volkens (209) nimmt gewissermassen eine Mittelstellung ein. Obschon er im Verlaufe seiner Arbeit mehrere Arten von Sezernierungsorganen zu Gesicht bekam, spricht er nur bei Drüsenhaaren etwas eingehender über den Prozess der Harzausscheidung. Dazu gibt er noch an, zu keinem klaren Ergebnis gelangt zu sein. Er will jedoch mit Sicherheit das Fehlen fertiger Harztröpfchen in den Sekretzellen selbst festgestellt haben. Als einzige Auffälligkeit dieser Zellen bezeichnet er den ausserordentlich homogenen Charakter deren Plasmas. Der Autor fand aber auch nichts, das auf die Membran als Erzeugerin des Harzes hindeuten würde. *Volkens* gelangt zur Ansicht, dass das Harz nicht als solches an die Oberfläche trete, sondern in einer andern Form die Membran passiere und erst an der Aussenseite durch Lufteinwirkung weitere Umwandlungen erleide.

D. Fehér (39) berichtet über die Abscheidung von Harzbalsam auf den jungen Trieben verschiedener *Populus*arten und gelangt dabei zu Schlussfolgerungen, die uns veranlassen, den Autor neben *Volkens* zu stellen. *Fehér* ist davon überzeugt, dass im Zellumen kein Sekret, wenigstens kein fertiges, gebildet wird, und es gelang ihm niemals, dort solches nachzuweisen. Einen von *Tschirch* erwähnten Gummigehalt des Harzes sowie die Existenz einer resinogenen Schicht verneint der Autor. Er kommt häufig auf *Volkens* (209) zurück und teilt dessen Ansichten weitgehend. *Fehér* glaubt nicht, dass die subkutikuläre Entstehung des Sekretes die einzige Möglichkeit der Sekretbildung sei, sondern er hält für die normale und natürlichere Form der Sekretabscheidung das Durchdringen der Kutikula, indem die resinogenen Substanzen in irgendeiner Form die Kutikula passieren und erst an der Oberfläche die endgültige chemische Umwandlung erfahren sollen. Die subkutikuläre Entstehung des Sekretes beginne erst, wenn die später zu Sekret werden den Substanzen die dicker gewordene Kutikula nicht mehr zu durchdringen vermögen.

b) Die Sekretbildung ist einzig und allein Funktion des Zellplasmas. Die Zellmembran fällt als selbständiger, vom Plasma unabhängiger Erzeuger von Sekret ausser Betracht.

Diese moderne Anschauung (*Tschirch* bezeichnet sie zwar als die klassische und nennt seine Meinung die moderne Ansicht) hat hier bedeutend mehr Schwierigkeiten, Fuss zu fassen, als etwa im Falle der anfangs behandelten Sekretzellen. Dies schon deshalb, weil hier nicht wie bei den letzteren, der *Tschirchschen* Schule ein Untersuchungsfehler unterlaufen ist, den man an die Seite des Übersehens des besprochenen Sekretbeutels stellen könnte.

J. Hanstein (64) verlegt die Bildung von Harz und Balsam der Blastokolla in das Innere der in Frage kommenden Zottenzellen, wobei das Sekret auf Kosten des schwindenden Plasmas entstehen soll. Seine Stellungnahme kann man jedoch keineswegs als durchaus bestimmt bezeichnen.

J. Klug (83) zitieren wir anschliessend an *Hanstein*, weil auch er eine etwas besondere Stellung einnimmt. Bei der Sekretbildung in den Drüsen der Labiaten und Kompositen handelt es sich nach ihm um lysigene Vorgänge. Während der Sezernierung degenerieren Kern und Membran der fraglichen Zellen. Falls die Wände nicht ganz verschwinden, erweisen sie sich stets als frei von Zellulose.

J. Behrens (5) fand bei *Pelargonium* zonale Öltropfen im Protoplasma; jedoch sammelt sich in einem späteren Stadium das Öl an der Spitze der Sekretzelle zwischen Plasma und Wand, und das Plasma erscheint dann frei von Öl. Gleiche Verhältnisse traf der Autor bei *Erodium cicutarium* an. Während aber bei dieser Pflanze der beschriebene Zustand erhalten bleibt, geht der Prozess bei *Pelargonium* noch weiter unter Entstehung einer anfangs zellulosischen, nachher kutinisierten Wand zwischen Plasma und Öltropfen und erneutem, jetzt bleibendem Auftreten von Öl im Zellinnern. Für die Bildung des Sekretes der Kopfhaare an den Sporangien von *Pteris serrulata* gelten nach *Behrens* ähnliche Verhältnisse. Bei *Ononis spinosa* will derselbe ein Beispiel für den Durchtritt des im Plasma erzeugten Sekretes durch die ganze Aussenmembran gefunden haben und setzt diesen Befunden *Hansteins* (64) Angaben über *Viola* an die Seite. Ein solches Hindurchpressen des ätherischen Öles durch die Aussenmembran gibt *Behrens* auch für *Senecio viscosus* an.

Der Vollständigkeit halber weisen wir auch hier nochmals auf die schon wiederholt zitierten Autoren *Euler* (37) und *Czapek* (22) hin, die einer auf der Tätigkeit der Membran beruhenden Sekretbildung ganz ablehnend gegenüberstehen.

C. Hannig (62), der den schon mehrmals untersuchten Drüsenhaaren von *Pelargonium* seine Aufmerksamkeit gewidmet hat, gelangt zur eindeutigen Ansicht, dass das Sekret zuerst in Form grösserer oder kleinerer Tröpfchen unterhalb der Zellulosemembran im Protoplasma erscheint.

Martinet (99) vertrat die Ansicht, dass die in den sezernierenden Zellen gebildeten Sekrete an ihren Bestimmungsort zwischen Drüse und Kutikula gelangen, indem sie durch die Membran austreten.

H. Pfeiffer (131) gibt zu, dass zwar das durch ausgetretene Drüsen-säfte bewirkte Emporheben der Kutikula im Scheitel des Drüsenhaares die Ansichten *Tschirchs* stützen könnte, vermag aber dennoch wie *Euler* nicht an die Fähigkeit der Membran, solche chemische Umwandlungen ohne Mithilfe des Protoplasmas vorzunehmen, zu glauben.

W. Mazurkiewicz (102) studierte die Verteilung des ätherischen Öles im Blütenparenchym und seine Lokalisation im Zellplasma. Als Objekte dienten ihm die Blüten von *Lilium candidum*, *Convallaria majalis*, *Polianthes tuberosa*, *Dianthus caryophyllos*, *Philadelphus coronarius*, *Rosa*, *Lathyrus odoratus*, *Tilia ulmifolia*, *Tilia platiphyllus*, *Heliotropium peruvianum* und *Erythraea centaurium*. Das ätherische Öl tritt nach den Angaben des Autors im Hautplasma auf, und letzteres soll die Rolle eines ölausscheidenden Organs spielen.

A. Meyer (110) verlegt die Sekretbildung auch bei den Drüsenhaaren in das Zytoplasma, nimmt jedoch an, dass das Öl dort in so kleinen Tröpfchen zur Ausscheidung gelange, dass eine Beobachtung derselben nicht möglich sei. Aus diesem Grunde hält er es für wahrscheinlich, dass *Behrens* (5) speziell bei *Ononis* einer Täuschung zum Opfer gefallen sei. *Meyer* nimmt an, dass die Membran nicht imstande sei, Harze zu bilden.

Drehte sich bis dahin der Streit im grossen und ganzen immer um die Frage, ob das Sekret ein Produkt der Tätigkeit des Plasmas oder der Membran sei, so kommen wir jetzt auf eine Reihe von Forschern zu sprechen, die sich nach Entscheidung des Problems im erstern Sinne noch die Frage vorlegten, ob wohl das Sekret im Plasma diffus gebildet werde oder ob besondere, zu dessen Bildung bestimmte, etwa den Chlorophyll produzierenden Chloroplasten vergleichbare Organe vorhanden seien. Die meisten in Frage kommenden Autoren gelangten zur Ablehnung der Annahme der diffusen Entstehungsweise, kamen aber bezüglich der die Sekrete bildenden Organe nicht durchwegs zu übereinstimmenden Ergebnissen.

Politis (137) untersuchte die Bildung des ätherischen Öles in den Drüsenhaaren verschiedener Geraniaceen und Labiaten. Im jungen Stadium sollen die sezernierenden Zellen sehr reich an eine Tanninverbindung enthaltenden «Chondrioconten»¹⁾ sein. Letztere verdicken sich nach und nach an beiden Enden, und unter Teilung werden aus letzteren schliesslich zwei kleine Kugeln, die noch wachsen und hierauf in die Vakuolen gelangen, wo sie nach einiger Zeit in Lösung gehen. Das entstehende ätherische Öl mache sich bemerkbar, indem der Vakuoleninhalt lichtbrechend werde, während gleichzeitig der Gerbstoff verschwinde.

F. Moreau (120) bezeichnet als Bildungsort der ätherischen Öle das Zytoplasma, in welchem er es in Form ganz kleiner Tröpfchen zuerst auftreten sah. Der Autor bringt die Sekretbildung in Beziehung zu den Chondriosomen. Diese spielen aber seiner Ansicht nach nur eine passive Rolle. Infolge ihres Lipoidcharakters sollen sie dem ätherischen Öl als Lösungsmedium dienen, und mit Hilfe dieses Vehikels sei dem Öl die Fähigkeit gegeben, in die subkutikuläre Sekrettasche zu wandern.

H. Popovici (138) ging auf die Ausführungen *Moreaus* ein und verlegt wie dieser den Vorgang der Sekretbildung ganz ins Zytoplasma. Hingegen vermochte *Popovici* durchaus keine Relation zwischen Mitochondrien und Entstehung des ätherischen Öles nachzuweisen.

Guilliermond und *Mangenot* (54) wollen im Zytoplasma der sezernierenden Zellen der Sekrethaare des Nussbaumblattes Tröpfchen von ätherischem Öl nachgewiesen haben. Letzteres soll sich durch mit Indophenolblau färbbare Granulation bemerkbar machen. Die Autoren setzen sich auch mit den Ausführungen *Politis* und *Moreaus* auseinander. Nach *Guilliermond* und *Mangenot* besitzen die sezernierenden Zellen einen grossen Kern und ein sehr deutlich ausgebildetes Vakuolensystem. An der Bildung des letzteren sei auch eine halbflüssige, sehr stark lichtbrechende Substanz mit Tannincharakter beteiligt, welche weitgehend an Chondriosomen erinnern, sich aber im mikrochemischen Verhalten von den vorhandenen, wirklichen Mitochondrien eindeutig unterscheiden soll. Die beiden Autoren konnten weder eine Beteiligung des Gerbstoffes noch der Chondriosomen an der Bildung des Sekretes feststellen.

J. Ripert (143) befasste sich mit der Entstehung des Pfefferminzöles und gelangte ebenfalls zur Ansicht, dass den Chondrioconten eine Rolle

¹⁾ Chondrioconten stellen eine fadenförmig gewundene Art von Mitochondrien dar.

bei der Sekretbildung zuzuschreiben sei. Nach Befunden dieses Autors werden die Stoffe, aus denen sich nachher das Öl bildet, im Protoplasma einer einzigen Zelle, in der Fusszelle des Drüsenhaares erzeugt. Der Anfang der Sekretbildung mache sich bemerkbar durch das körnige Aussehen und den grossen Mitochondrienreichtum des Plasmas. Schon in diesem Zeitpunkt, wo die später zu Sekret werdenden Stoffe noch im Zellsaft gelöst seien, trete ein gut wahrnehmbarer Mentholgeruch auf. *Ripert* erwähnt, dass auch das Plasma der weiter entstehenden Zellen der Drüsenrosette reich an Mitochondrien und deren Kern reich an Chromatin seien. Der Verfasser gibt an, dass sich der Sezernierungsvorgang beim gleichen Drüsenhaar wiederholen und auf diese Weise eine entleerte Drüse nach einigen Stunden wieder mit Öl gefüllt sein kann.

A. Ossowsky (127) will Sekret bildende Organe in Form ovaler oder stäbchenförmiger Körperchen aufgefunden haben; letztere sollen Proteine und Kohlehydrate enthalten und sich im allgemeinen durch sehr grosse Widerstandsfähigkeit gegenüber Säuren, Alkohol und heissem sowie kaltem Wasser auszeichnen. 10 %ige Kalilauge rufe an ihnen geringe Quellung hervor. (In Anbetracht der Forschungsergebnisse anderer Autoren dürfte es sich dabei wohl ebenfalls um Chondriosomen handeln.)

Auch *Ziegenspeck* und seine Schule verlegen die Sekretbildung nicht nur einfach in das Plasma, sondern sie beschreiben den Vorgang etwas näher. Die Hauptarbeit wird nach ihnen vom Kern geleistet. *Ziegenspeck* (140) und *Postelmann* (139) untersuchten *Pelargonium*, *Primula obconica* und *sinensis* sowie als besonders günstiges Objekt *Mentha rotundifolia*. Das Kernkörperchen soll Teile als Randnukleolen an den Kern abgeben. Letztere sollen sich in kleine Körnchen teilen und sich endlich gänzlich auflösen unter gleichzeitigem Auftreten von mit Haematoxylin färbbaren Tröpfchen im Zytoplasma. In diesen vermuten die Autoren Vorstufen des endgültigen Sekretes. Unter erneuten Wandlungen im Kern scheinen diese Tröpfchen durch das durch Haematoxylin nicht mehr färbbare fertige Sekret ersetzt zu werden, das sich an der Spitze als Kappe ansammelt. Ähnliche Vorgänge, verbunden mit starkem Kernwachstum, wurden bei den genannten Primulaceen beobachtet.

K. Konopka (88) beschreibt in ähnlicher Weise die Tätigkeit des Kerns bei Verdauung, Sekretion und Reizbewegung der *Drosera rotundifolia*.

Frey-Wyssling (43) sagt, dass eine endotherme, energiebedürftige Reaktion wie die der Terpenbildung unbedingt an das Plasma gebunden sei. Die eigentliche Terpensynthese könne die Membran wegen Fehlens

der Energie nicht vollziehen. Der Autor erwähnt jedoch die Möglichkeit einer Veränderung der gebildeten Terpene ausserhalb der Zelle. Nach Frey sind bei der Terpenbildung keine Chondrioconten im Spiele.

R. Jaretsky (77) und T. Triebel (78) treten sehr energisch für die Bildung der Sekrete im Zellplasma selbst ein, indem sie sagen: «Nach den vorliegenden Befunden kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass das Sekret nicht erst zwischen Zellwand und Kutikula gebildet wird, sondern schon im Plasmaleib und von dort in den Raum zwischen Zellwand und Kutikula sezerniert wird.» Im Gegensatz zu *Ziegenspeck* und *Postelmann* (139/140), denen sie einseitige Untersuchungsmethoden vorwerfen (diese Forscher arbeiteten speziell mit die Kernanteile günstig fixierenden Lösungen wie Carnoy und unterliessen es, auch die Chondriosomen fixierende Gemische zu verwenden), gelangen *Jaretsky* und *Triebel* zur Ansicht, dass die Sekretbildung auf die Tätigkeit der Chondriosomen zurückzuführen sei. Die Autoren erzielten bei *Salvia officinalis* nach Fixierung mit Eisessig-Alkohol nach Carnoy zwar mit den von *Ziegenspeck* publizierten Abbildungen weitgehend übereinstimmende Bilder, konnten aber keine Beziehungen zur Sekretion im Sinne dieses Forschers beobachten. In mit die Mitochondrien hervortreten lassenden Gemischen fixierten Objekten erkannten die Autoren in den sezernierenden Drüsenköpfchen derselben Spezies sehr zahlreiche, mannigfaltig geformte Massen (Chondriosomen), wobei solche von Stäbchen- oder Diskusform in der Mehrzahl waren. Schon allein die Tatsache, dass in den nicht sezernierenden Zellen Chondriosomen fehlten, liess auf den Zusammenhang letzterer mit der Sezernierung schliessen, doch scheint sich den beiden Forschern noch ein besserer Beweis für ihre Entstehungshypothese der Sekrete geboten zu haben, da sie behaupten, die Bildung des Sekretes in grössern Chondriosomenkugeln direkt beobachtet zu haben. Wenigstens sahen sie in deren Innerm eine stark aufleuchtende Masse, die sie mit Bestimmtheit für Sekret ansehen. *Jaretsky* und *Triebel* nehmen an, dass die Sekrete auf Kosten der Chondriosomen entstehen, indem diese aufgezehrt werden und nicht etwa eine den Plastiden ähnliche Funktion ausüben. Immerhin erklären die Autoren diese Frage noch nicht für abgeklärt und versprechen neue Untersuchungen.

2. Ausgangsmaterialien.

In diesem Abschnitt kommen zum Teil Dinge zur Sprache, die aus leicht verständlichen Gründen mit schon früher gemachten Mitteilungen übereinstimmen.

Für *Haberlandt* (58) ist die Natur der für den Aufbau der Sekrete in Frage kommenden Substanzen nicht sicher festgestellt. Er erwägt die Möglichkeit, dass es sich um Produkte einer chemischen Metamorphose bestimmter, fortwährend regenerierter Zellwandschichten handeln könnte. Glaubwürdiger erscheint dem Verfasser jedoch die Herkunft der Rohmaterialien aus dem Zellumen. Er erwähnt dabei in Anlehnung an *Tunmann* Fette und Gerbstoffe.

Knapheisowna (84) berichtet, dass die Drüsen an den Blättern der Prunusarten grosse Mengen Gerbstoff und Zucker enthalten.

Heckel und *Schlagdenhauffen* (65) glauben an das Bestehen von Zusammenhängen zwischen Gerbstoffen und Bildung von ätherischen Ölen.

Gleicher Ansicht ist *Politis* (137). Die Autorin erwähnt das Vorhandensein zahlreicher tanninhaltiger «Chondrioconten» in den Sekret-haaren verschiedener Labiaten und Geraniaceen.

Guilliermond und *Mangenot* (54) weisen auf den Reichtum an tanninartigen Körpern in den Drüsenhaaren des Nussbaumblattes hin. Die Autoren bestreiten jedoch, dass dem Gerbstoff eine Rolle bei der Bildung von ätherischem Öl zufalle. Die Darstellung, wonach eine solche Beziehung vorkommen soll, stiess überhaupt immer wieder auf hartnäckigen Widerstand und wurde auch noch von *Popovici* (138), *Moreau* (120) u. a. bekämpft. *Popovici* führt die irrtümliche, besonders oft bezüglich der Drüsenhaare auftretende Meinung, dass sich der Gerbstoff an der Sekretbildung beteilige, auf den beträchtlichen Tanningehalt der Epidermis im allgemeinen zurück. Da die Drüsenhaare auch zur Epidermis gehören, sei das Vorkommen von Gerbstoff in deren Vakuolensystem nichts Auffallendes.

Hanstein (64) bringt sowohl Gerbstoff- als auch Amyloidsubstanzen mit der Sekreterzeugung in Zusammenhang. Er erklärt, dass die Frage, ob die beiden gemeinsamen Zwecken dienen, oder die einen zu diesem (Schleim!), die andern zu jenem (Harz!) Bestandteil des Sekretes verarbeitet werden, ungelöst sei. Er fügt bei, dass in den meisten Fällen beide Stoffe zugleich anwesend seien. Für das nach *Hanstein* im Zellinnern erzeugte Harz besteht nach der Meinung des Forschers immerhin auch die Möglichkeit einer Entstehung aus Zellulose oder dergleichen Wandschichten.

Tschirch und *Tunmann* (186, 199, 201) weisen auf den Reichtum der sezernierenden Zellen an Eiweisskörpern, Gerbstoff und bisweilen auch Fett sowie deren seltenen Gehalt an Stärke hin. Dabei äussert sich

Tunmann (197) dahin, dass man nicht sagen könne, welche dieser Substanzen mit der Harzgenese in inniger Beziehung stehe. Diese, das Material für die Ernährung der Membran und somit nach letzteren Autoren für die Bildung der Sekrete dienenden Substanzen werden von *Tschirch* als die «resinogenen Substanzen» bezeichnet. *Tunmann* (201) weist auch auf den Reichtum der zentralen Zellen mancher drüsiger Organe an Chlorophyllkörnern oder in andern Fällen an Chromatophoren hin und lässt der Möglichkeit Raum, dass diese Körperchen sehr wohl zur Bildung eigener Substanzen geeignet sein könnten.

In einer früheren Publikation äussert sich *Tunmann* (197) bezüglich des Gerbstoffes in etwas abweichender Weise. Er ist dort sehr entschieden der Meinung, dass derselbe für die Sekretbildung nicht in Frage komme, und zwar einerseits deshalb, weil der Gerbstoffgehalt mit dem Alter der Zellen zunehme, anstatt in den jungen Zellen am reichlichsten vorhanden zu sein, andererseits, weil bei manchen Spezies die sezernierenden Zellen überhaupt keinen Gerbstoff enthalten.

Knapheisowna (84) fand in den Drüsen der Blätter der Prunusarten grosse Mengen Gerbstoff und Zucker vor.

Nach *Dormann* (29) hängen wahrscheinlich gewisse, zu den Polyterpenen zu rechnende Inhaltskörper mit der Harzbildung zusammen.

D. Fehér (39) neigt auf Grund des Vorkommens von Gerbstoff im Zellumen der Sekretzellen zur Ansicht, dass ein Zusammenhang zwischen Gerbstoffgehalt und Harzbildung bestehe.

J. Behrens (5) hält in manchen Fällen Stärke, in andern Fett für das zum Aufbau der Sekrete dienende Ausgangsmaterial.

Höhlke (70) ist überzeugt, dass jedenfalls bei den von ihm untersuchten Objekten zahlreiche, kleine Amylumkörnchen das Material zur Sekretbildung liefern.

3. Membranverhältnisse.

Da es die Umstände erforderten, darüber schon im Abschnitt über die Art der Sekretbildung weitgehend zu berichten, können wir diesen Punkt kurz fassen, indem wir auf das dort Gesagte verweisen. Dies gilt insbesondere für die «resinogene Schicht» *Tschirchs* und seine diesbezüglich gemachten Angaben.

Grössere Meinungsverschiedenheiten tauchten auch bezüglich der Frage auf, ob die einmal von den anwachsenden Sekretmassen gesprengte Kutikula in manchen Fällen einer Regeneration fähig sei. Es war hauptsächlich *Hanstein* (64), der diese Ansicht verteidigt hat, und *de Bary* (3),

Behrens (5), *Haberlandt* (58), *Höhlke* (70) u. a. haben sich dieselbe ebenfalls zu eigen gemacht. Anderer Meinung ist z. B. *Volkens* (209), der davon nichts gesehen haben will. Dieser Forscher behauptet sogar, das von sehr zahlreichen Autoren erwähnte Emporgehobenwerden der Kutikula durch das Sekret in keinem Fall beobachtet zu haben.

Fehér (39) nimmt eine ähnliche Haltung ein wie *Volkens*, ist jedoch nicht so einseitig wie dieser. Er gibt an, auf den jungen Blättern der von ihm untersuchten *Populus*arten auffallenderweise, trotz der sehr lebhaften Sezernierungstätigkeit, sehr selten die typischen Stellen mit der abgehobenen Kutikula bemerkt zu haben. Dieser Befund führte den Autor zu den schon früher erwähnten Ansichten über den Vorgang der Sekretion.

Tunmann (197) wendet sich ebenfalls gegen die Auffassung, dass die einmal gesprengte Kutikula wieder regeneriert werde. Dagegen findet er in mehreren Fällen, dass die Kutikula in einem sekundären Prozess umgewandelt und in Sekret übergeführt wird. Zu den *Hansteinschen* Befunden über die Regeneration der Kutikula schreibt *Tunmann* noch, dass es zwar Fälle von solchen Neubildungen gebe, niemals aber bei den von *Hanstein* (64) angeführten Beispielen, bei denen es sich um Fehlbeobachtungen handle. Überall dort, wo eine mehrfache Kutikula vorliegen soll, sei dies auf verschiedene, nach der ersten Sprengung der Kutikula erfolgte Sekretergüsse zurückzuführen, die zur Bildung von «Grenzhäutchen» veranlassen. Bei letzteren handelt es sich einfach um die Berührungsstellen von früher ausgetretener und daher bereits eingetrockneter Sekretmasse und von später entleertem, noch flüssigem Sekret.

Tunmann tritt auch der Auffassung entgegen, wonach die Kutikula für die Sekretbildung selbst notwendig sei. Diese aus der Tatsache, dass die Sekretion nach dem Sprengen der Kutikula oft aufhört, entsprungene Ansicht finde ihre Erklärung in der grossen Zartheit der resinogenen Schicht vom Vakuolentypus, indem diese beim Abfliessen des ätherischen Öles leicht fortgerissen werde.

Tunmann stellt sich auch die Frage, wie der subkutikuläre Drüsenraum zustande komme und nennt folgende Möglichkeiten: Dehnbarkeit der Kutikula, nachträgliches Wachstum derselben oder Grössenverringering des Drüsenkopfes. Letzterer Faktor kommt nach ihm nicht in Frage, wohl aber wirken die beiden andern zusammen. Die Kutikula sei in bestimmten Fällen in sehr erheblichem Masse dehnbar (bis 100 und mehr %) und dazu komme noch ihr sekundäres Wachstum.

Mittlacher (113) ist ebenfalls fest davon überzeugt, dass von einer Regeneration der Kutikula nicht die Rede sein könne.

Höhlke (70) macht nähere Angaben über die Art der Kutikularisierung in der Membran der Drüsen der Gymnogramme. Darnach soll der Prozess von aussen nach innen abnehmen. Die äusserste, am stärksten davon betroffene Schicht sei die Kutikula selbst. Das Sekret entstehe in den darunterliegenden Membranpartien, und nach beendeter Sekretion bleibe ein schwächer kutikularisiertes Häutchen als innerster Teil der Zellwand zurück. Im vorliegenden Falle trete ein Abheben der Kutikula nicht ein. Der Autor legt viel Gewicht auf das frühzeitige Vorhandensein einer trennenden Membran zwischen Sekret und Plasma: die sogenannte innere Haut.

Behrens (5) hatte das Auftreten einer solchen, anfänglich zelluloseartigen, später kutinisierten Haut auch beschrieben, doch verlegte er es in einen bedeutend späteren Zeitpunkt. Nach *Behrens* handelt es sich einfach um eine zweite Kutikula, die nach dem Sprengen und Loslösen der primären an deren Stelle tritt und der Sezernierungsvorgang sich wiederholen kann. Daher will *Behrens* niemals eine solche Haut bei Drüsen von Spezies gesehen haben, deren Kutikula sich nicht erneuert. Hingegen habe deren Auftreten bei den andern Drüsen manche Forscher zur irrigen Ansicht verleitet, das Sekret entstamme der Membran.

Klug (83) schildert das Verhalten der Kutikula bei den Labiatendrüsen wie folgt: vor dem Beginn der Sezernierung soll erstere ein erhebliches Wachstum aufweisen, wobei sie auf einer um das Drüsenköpfchen laufenden Linie in einer hohen, engen Falte abgehoben werde. Diese werde vorerst mit Öl gefüllt, und erst nachher hebe sich die Kutikula vom Scheitel ab.

An dieser Stelle müssen wir auch die von *Kisser* (82) über die Membranverhältnisse bei den Sekretzellen von *Plectranthus fruticosus* gemachten Äusserungen erwähnen. Wie aus der schon weiter vorn gegebenen Darstellung der Aussagen dieses Autors hervorgeht, gehören diese Sezernierungsorgane zu dem im Abschnitt über die einfachen Sekretzellen weitgehend beschriebenen «Sekretblasentyp». Wie *Berthold* (8) und *C. Lehmann* (94) betrachtet auch *Kisser* das Näpfchen als Auswuchs der Membran. Über die Natur der Sekretblasenwand äussert er sich nicht direkt, sondern pflichtet einfach *Berthold* bei, der sie für Zellulose ansah.

Viel geschrieben wurde über die Bedeutung der Kutikula. *Tunmann* (199) nennt als deren Hauptzweck das Verhindern eines zu schnellen Verdunstens des Sekretes.

4. Permeabilitätsverhältnisse.

Wir müssen auch hier wiederholen, was wir schon früher gesagt haben, nämlich, dass dieses Kapitel in engstem Zusammenhange mit der Entstehungsweise, insbesondere dem Bildungsort der Sekrete steht. Somit werden auch in den meisten Fällen entsprechend der Stellungnahme eines Autors zum letztgenannten Problem, dessen Ansichten über die Permeabilität zum voraus festgelegt. Allerdings gilt diese Behauptung nur für die eigentliche Drüsenmembran selbst, nicht aber auch für die Kutikula. Bei den Sekretorganen vom sogenannten Kutikularbeuteltypus sehen wir uns deshalb gezwungen, die Frage nach der Permeabilität zweimal zu stellen: einmal für die zellulose Zellemembran und einmal für die Kutikula.

Hanstein (64), der das Auftreten des Kollagens in eine mittlere Schicht der Kutikula verlegt, glaubt keinen Grund zu haben, anzunehmen, dass letztere auch für noch so kleine Kollagenteilchen durchlässig sei. Bedeutend mehr Schwierigkeiten als dies bei dem eben erwähnten Schleim der Fall war, boten sich dem Autoren bei den nach ihm im Zellinnern gebildeten Harzen. Er sagt deshalb auch, dass es nicht leicht sei, die Frage zu beantworten, wie diese Harztropfen nach aussen gelangen. Ausserhalb der Kutikula könne man meist erst dann Harz wahrnehmen, wenn sie irgendwo durchbrochen sei. Während also die Kutikula dem hinausdrängenden Harz Widerstand entgegensetze, scheine dies für die Zellulosewand weniger zuzutreffen, da weder unterhalb noch innerhalb derselben eine ins Gewicht fallende Harzanreicherung bemerkbar sei. Diese Tatsache könnte zur Annahme einer molekulweisen Harzdiffusion durch die genannte Membran führen. Bei der häufig sich durch überaus grosse Intensität auszeichnenden Harzerzeugung wäre nun aber zu erwarten, dass wenigstens zeitweise so zahlreiche Harzmoleküle zugleich in der Zellwand vorhanden sind, dass dies im chemischen und physikalischen Verhalten der Membran zum Ausdruck kommen sollte. Auffallenderweise sei jedoch davon nichts zu bemerken. Im Gegenteil erscheine die innere Zellwand jederzeit beidseitig scharf vom Sekret getrennt. Diese Tatsache stehe in scharfem Gegensatz zu den bei der Gummi- und Schleimsekretion angetroffenen Verhältnissen, wo die Membran oft ganz verwischt in die Sekretschicht übergehe.

Über das Verhalten der Kutikula sagt *Hanstein*, dass dieselbe dem Harz offenbar viel näher verwandt sei, als die Zellulosemembran. Es sei daher unerklärlich, warum letztere dem Harz weniger Widerstand

entgegensetze als die erstere, häufe sich doch das Harz nach dem Passieren der Zellulosemembran unter der Kutikula an.

Den Forschern, die nichts von einer Sekretbildung im Zellplasma wissen wollen, bereitet natürlich die Frage der Permeabilität der Zellulosemembran viel weniger Schwierigkeiten, da nach ihnen das Sekret erst ausserhalb derselben entstehen soll. Sie verneinen denn auch klar die Permeabilität der Zellulosemembran für Sekret, wenigstens solange die Zellen am Leben seien, so z. B. *Tunmann* (201). In einer andern Arbeit schreibt *Tunmann* (203) zu dieser Frage: «Gewiss vermögen Terpene, Alkohole, Aldehyde in stark verdünnten Lösungen die wasserhaltige Zellstoffwand und die lebende Plasmahaut, wie schon *Overton* angab, leicht zu durchdringen, aber das, was wir im mikroskopischen Bilde im Sekretbehälter sehen, ist ein hoch zusammengesetztes Körpergemisch, in dem neben Harz und Öl stets Schleim, sehr oft Fett und vielfach mineralische Stoffe, selbst Magnesium auftreten und das in dieser Zusammensetzung eben nur im Behälter zugegen ist. Daran kann kein Zweifel sein.»

Bezüglich der Durchlässigkeit der Kutikula decken sich die Angaben *Tunmanns* (201) weitgehend mit denjenigen *Hansteins*. Wie dieser erwähnt er die viel nähere Verwandtschaft zwischen Kutikula und Sekret als zwischen Zellulosehaut und Sekret und kommt daher zum Schlusse, es sei nicht wunderlich, dass das Sekret die Kutikula durchdringen könne. *Tunmann* sagt jedoch ausdrücklich, dass weitere Untersuchungen dennoch das Vorhandensein von besonderen Durchtrittsstellen dartun könnten.

Kramer (89), *Martinet* (99), *Czapek* (22), *Ziegenspeck* (140), *Hannig* (62), *Jaretsky* (78) u. a. machen sich weniger Gedanken über diese Verhältnisse und geben kurzum an, dass sich das Sekret nach dem Passieren der inneren Membranpartien unter der Kutikula ansammle.

Behrens (5) deutet an, dass das Sekret beim Durchtritt durch die Zellulosemembran einen ziemlich grossen Widerstand überwinden müsse; denn er spricht vom «Durchpressen des in der Zelle gebildeten ätherischen Öles durch die Hautschicht des Protoplasmas». *Behrens*, der wie *Hanstein* (64) an die Regeneration der gesprengten Kutikula und Wiederaufnahme der Sezernierungstätigkeit glaubt, führt aus, dass es indessen nicht mehr zu einem nochmaligen Durchpressen des Sekretes durch die Protoplasmaembran komme, sondern dass das Sekret im Zytoplasma liegen bleibe.

Nach *Volkens* (209) können die erst ausserhalb der Kutikula ihren eigentlichen Harzcharakter annehmenden Sekrete die letztere leicht

passieren, so dass diese nicht durch sich stauende Sekretmassen emporgehoben werde, wie die Mehrzahl der Forscher behaupten (z. B. *de Bary* [3], *Behrens* [5], *Bonnier* [11], *Haberlandt* [58], *Hanstein* [64], *Mayr* [101], *Tschirch* [186], *Tunmann* u. a.).

Fehér neigt auch zur Ansicht *Volkens* hin, indem er sagt, dass er zwar beide Möglichkeiten zulasse, dass jedoch das Durchdringen der Kutikula die normale und natürliche Form der Sekretabscheidung sei. Erst mit zunehmendem Alter und damit verbundener Verdickung der Kutikula werde diese immer mehr oder weniger undurchlässig.

Höhlke (70) macht beim Beschreiben des Sezernierungsvorganges bei der Harzbildung der Polypodiaceendrüsen über die Permeabilität der Kutikula die Äusserung, dass dieselbe für das in den unter ihr liegenden Membranschichten in Stäbchenform ausgeschiedene Sekret aus nicht bekannten Gründen durchlässig sei, womit auch ein Abheben der Kutikula unterbleibe. Umgekehrt beschreibt derselbe Autor bei *Pelargonium zonale* und *Pteris serrulata* den Fall, wo die Kutikula weder durchlässig sei noch blasig emporgehoben werde.

Stahl (166) erwähnt das direkte Durchtreten des Sekretes durch die Kutikula bei den Drüsenhaaren verschiedener *Onagraceen*.

5. Ablagerungsverhältnisse.

Vieles darüber mussten wir im Interesse der Verständlichkeit schon in den vorangehenden Abschnitten behandeln. Dies veranlasst uns hier, wo es angeht, das schon Gesagte nicht zu wiederholen oder es nur noch kurz zu streifen, noch nicht erörterten Ansichten und Theorien jedoch etwas mehr Beachtung zu schenken.

Die hauptsächliche, hier zur Sprache kommende Frage ist die, ob die erzeugten Sekrete am Orte ihrer Bildung oder in davon mehr oder weniger entfernten speziellen Behältern dauernd liegen bleiben, oder aber, ob sie ihre primäre Lagerstätte nach Bedarf wieder verlassen können, um in den Stoffwechselkreislauf der Pflanze zurückzukehren. Damit stehen wir aber schon ganz auf dem Boden der Physiologie, denn der Entscheid richtet sich nur darnach, ob es sich bei einem Sezernierungsprodukt um ein Exkret oder um ein eigentliches Sekret handelt. (Wir werden auf diese beiden Begriffe im nächsten Kapitel zurückkommen.) In unserm Falle ist das Urteil dahin zu fällen, dass die von uns eingehender besprochenen Objekte zur Gruppe der nicht mehr am Stoffwechsel interessierten Exkrete zu zählen sind.

Wir haben oben von diesen gesagt, dass sie am Ort ihrer Entstehung oder an einer benachbarten Stelle oder aber weiter davon entfernt abgelagert werden. Wir müssen zu dieser Äusserung die Bemerkung beifügen, dass der letztere Fall in der Literatur nur sehr selten beschrieben und zudem in der Folge von den meisten Autoren als nicht glaubwürdig empfunden wurde.

Charabot (14) ist der wichtigste von den Forschern, die einer Wanderung der ätherischen Öle und Harze innerhalb weiter Grenzen das Wort redeten. Er nahm an, dass die ätherischen Öle im Pflanzenkörper von Zelle zu Zelle wandern und deren Zusammensetzung sich je nach Umständen ändere. Während letztere Behauptung offenbar Grund hat, zu bestehen, drang *Charabot* mit seiner Idee von der Ölwanderung nicht durch und seine Arbeiten wurden Gegenstand zahlreicher Anfeindungen.

Semmler (161) vertrat ähnliche Ideen wie *Charabot* und nahm wie dieser an, dass die ätherischen Öle im Pflanzenkörper wandern.

Nach *A. Meyer* (109) kommt bei dem sogenannten «Mesekret»¹⁾ nach dessen Bildung in seltenen Fällen eine Verlagerung desselben vor.

R. Bloch (10) beschreibt für den Fall von *Ilex aquifolium*, dass ein Teil des Mesekretes unter Benützung der Leitgefässe an andere Stelle transportiert werde, und zwar an die Bildungsstätten von Kutikula und Kork, an deren Aufbau es nach der Ansicht *Blochs* beteiligt ist. Der Autor will sowohl Mesekret auf der Wanderung von Zelle zu Zelle als auch im Leptom nachgewiesen haben.

Die jetzt zur Besprechung gelangenden Meinungsverschiedenheiten über Art, Ort und Zeit gehen prinzipiell etwas weniger weit auseinander als die vorgängig erwähnten.

Während *Behrens* (5) die Sekretbildung in die Zelle selbst verlegt und *Hanstein* (64) für die Harze auch noch teilweise die Ablagerung dort sich vollziehen lässt, berichtet *de Bary* (3), dass im Innern alter Drüsenzellen mit ganz oder fast erloschener Sezernierungstätigkeit allerdings grössere Ansammlungen von harzigem Sekret auftreten können. Er kann sich den Grund dieses abweichenden Verhaltens nicht erklären, nimmt jedoch an, dass dieses in der Membran entstandene Sekret aus ihr ins Zellinnere getreten sei.

¹⁾ Als Mesekret bezeichnet Meyer die im Mesophyll der immergrünen und mancher sommergrünen Blätter vorkommenden, öltartig aussehenden Tropfen, die mit dem Alter der Blätter an Grösse ständig zunehmen und auch im Zeitpunkt des Laubfalles noch erhalten sind.

Tunmann (201) bezeichnet die Ansicht *de Barys* als Irrtum und sagt, dass es sich bei den von letzterem gesichteten Sekretmassen um nichts anderes als Fett handle.

Nach *Volkens* (209) kommt es unterhalb der Kutikula überhaupt zu keiner Sekretansammlung.

Der weitaus grösste Teil der Autoren betrachtet dagegen den Raum zwischen der zellulosischen Zellmembran und der Kutikula als Ablagerungsort des Sekretes. *De Bary, Hanstein, Reincke, Tschirch, Tunmann, Müllacher, Höhlke, Kramer, Martinet, Czapek, Haberlandt, A. Meyer, Hannig, Klug, Kisser, Jaretsky, Postelmann* u. a. vertreten diesen Standpunkt.

Hanstein (64) will gesehen haben, dass bei der von uns früher beschriebenen Regeneration von Kutikula und Sekretion das Harz in der Zelle selbst liegenbleibt und die Zellmembran nicht mehr zu passieren vermag.

Höhlke (70) berichtet, je nach Spezies, verschiedene Ablagerungsformen angetroffen zu haben, und zwar Ablagerung ausserhalb der Kutikula ohne Emporheben oder Sprengen derselben, Ansammlung des Sekretes unter der blasig abgehobenen Kutikula und schliesslich noch Ablagerung in der Zellmembran in meniscusartiger Einbuchtung ohne Abheben der Kutikula.

Über den Zeitpunkt des Beginns der Sekretablagerung existieren ziemlich übereinstimmende Angaben, indem die meisten Autoren ausagen, dass im allgemeinen die sezernierenden Organe schon sehr frühzeitig mit der Sekretbildung anfangen.

Für *Schacht* (150) beginnt die Sezernierungstätigkeit der Harzdrüsen erst, nachdem letztere ihre normale Grösse und Gestalt erreicht haben.

Höhlke erklärte *Schachts* Aussagen als nicht allgemein zutreffend; er fand in den jungen Gewebeteilen der Terminalknospen der Farne Drüsen vor, die trotz ihrer noch ganz geringen Grösse schon reichlich Harz führten. Gleichzeitig habe er aber auch bedeutend besser entwickelte Drüsen noch ohne Spuren von Harz angetroffen.

Behrens (5) behauptet, dass sich das im Plasma gebildete Sekret in Gestalt eines meniscusförmigen Tropfens an der Spitze der Sekretzelle zwischen Plasma und Wand ansammle, nicht aber zwischen dieser und Kutikula.

Nach *Mazurkiewicz* (102) findet sich das ätherische Öl der von ihm untersuchten Blütenblätter im Hautplasma der Parenchymzellen lokalisiert.

Die von *Fehér* (39) bei verschiedenen *Populus*arten gemachten Erfahrungen bewogen den Autor zur Annahme, dass das Sekret entweder direkt an der Aussenfläche der Kutikula oder aber zwischen dieser und der Zellmembran abgelagert werde. Unter welchen Bedingungen der eine oder der andere Fall eintritt, haben wir uns schon in einem früheren Kapitel vor Augen geführt.

Kisser (82) beobachtete bei *Plectranthus fruticosus* ebenfalls zwei Arten von Ablagerung. Die in diesem Falle erwähnte Verschiedenheit hat jedoch nichts gemeinsam mit der von *Fehér* beschriebenen. Nach *Kisser* kommt es bei *Plectranthus* zuerst durch die Tätigkeit der Drüsenhaare zur Sekretablagerung unter deren Kutikula. In einem späteren Stadium trete subepidermale Korkbildung ein, und dadurch komme es zur Vertrocknung der Epidermis und ihrer Anhangsgebilde. Mit dem Beginn der Verkorkung der Zellwände treten in den betreffenden Zellen Tröpfchen von ätherischem Öl auf, deren Anordnung streng auf die nach aussen liegende tangentielle Wand beschränkt sei. Das Sekret liege dann innerhalb der Zelle gewissermassen in einem «Interzellularraum», der durch das zarte Häutchen, das schon von allem Anfang an vorhanden sei, gebildet werde. Dies mache es auch verständlich, warum im Plasma kein Öl nachzuweisen sei. *Kisser* sagt, dass sich dieser Ablagerungsmodus vollkommen mit demjenigen der Drüsenhaare decke. In beiden Fällen werde das Sekret in einen sekundär entstandenen «Interzellularraum» abgeschieden, der durch Abheben der Kutikula von der Zelluloselamelle entstehe, und ebenfalls in beiden Fällen müsse das Sekret eine Zellulosehaut passieren, um in den Hohlraum zu gelangen.

6. *Physiologische und biologische Bedeutung der pflanzlichen Sekretion.*

Wir hatten schon anfangs erwähnt, dass wir diesen Punkt für alle Typen Sezernierungsorgane gemeinsam behandeln werden. Die darüber existierende Literatur ist überaus gross und wir können hier nicht lange bei den einzelnen Autoren verharren. Wir begehren auch absichtlich nicht, diesem Kapitel in unserer Arbeit eine dominierende Stellung zu verleihen, denn man ist nirgends mehr als bei diesem Problem auf blosse Vermutungen angewiesen. Dieses Kapitel findet denn auch nur der Vollständigkeit halber in dieser Arbeit einen Platz und beschränkt sich auf die vorgängig besprochenen Sezernierungsorgane.

Zu einer vielbedeutenden Streitfrage wurde das Problem, ob ein Sekret als nicht mehr in den Stoffwechsel zurückkehrendes Abfallprodukt oder als im gegebenen Zeitpunkt wieder mobil werdender

Reservestoff zu betrachten sei. Dieser Umstand brachte viel Unordnung und Unklarheit in die Terminologie. Im Interesse einer Verbesserung dieser unerfreulichen Zustände wurden mehrere Versuche unternommen, doch wurde durch Meinungsverschiedenheiten zwischen den betreffenden Autoren teilweise noch grössere Verwirrung geschaffen. Aus diesem Grunde haben wir denn auch in dieser Arbeit auf die Anwendung verschiedener Begriffe je nach der Art des ausgeschiedenen Produktes verzichtet und allgemein von Sekreten gesprochen. Überhaupt sind wir geneigt, dem Begriffe «Sekret» allgemeine Geltung, ohne Rücksicht auf den physiologischen Charakter, zu verleihen. Dies um so mehr, da dem Verbum «sezernieren» bis anhin dieser Sinn auch gelassen wurde und man immer wieder ebensogut von «sezernierten Exkreten» wie von «sezernierten Sekreten» liest. Will man die Bedeutung des Begriffes «Sekret» einschränken, sollte man nach unserem Gutdünken auch diejenige des Verbums «sezernieren» gleich behandeln und als Gegenstück einen neuen Ausdruck, z. B. «exzernieren», schaffen. Nichtsdestoweniger erscheint uns jedoch die Auffassung von der generellen Bedeutung des Wortes «Sekret» wünschenswerter, und «Sekret» würde damit zu einem Sammelnamen zweier Begriffe, von denen der eine «Exkret» hiesse, der andere erst noch geschaffen werden müsste. Wir denken dabei an «Endosekret» oder abgekürzt einfach «Endokret» in Gegenüberstellung zu «Exosekret» bzw. «Exkret». «Sekret» und «sezernieren» würden somit neutrale Bedeutung erhalten.

Haberlandt (58) basiert die Bedeutung der Begriffe «Sekret» und «Exkret» auf einer scharfen Unterscheidung von Sekretionsorganen einerseits und Exkretbehältern andererseits. Jene scheiden Sekrete aus, wobei nicht die Sekretion nach aussen, sondern die Ausscheidung überhaupt das primäre sei. Die Exkretbehälter geben sich dadurch zu erkennen, dass die Zellen, aus denen sie bestehen oder aus welchen sie hervorgehen, die Exkrete in ihrem Lumen speichern. Vom ernährungsphysiologischen Standpunkte aus handle es sich bei den Exkreten um Stoffwechselend- oder -nebenprodukte.

Linsbauers (97) Definition ist zweifellos dem Physiologen näher gelegen als die mehr dem Anatomen entgegenkommende Einteilung *Haberlandts*. Nach *Linsbauer* werden nur solche Ausscheidungsprodukte für Sekrete angesehen, die eine lebenswichtige Funktion ernährungsphysiologischer Art zu erfüllen haben. Endprodukte des Stoffwechsels, die in dieser Beziehung eine geringe oder überhaupt keine Rolle spielen, gehören dagegen zu den Exkreten. Daran ändere auch die Tatsache

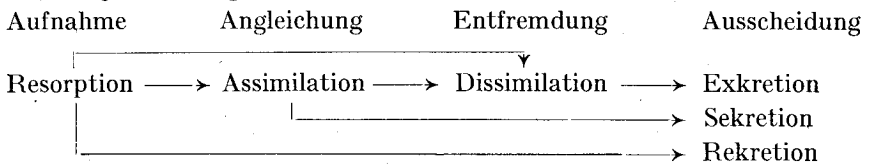
nichts, dass manche von letzteren sekundär in ökonomischer Hinsicht noch recht wichtig erscheinen können. (Es ergibt sich daraus, dass die in der vorliegenden Arbeit behandelten Sekretionsprodukte fast ausnahmsweise in die Kategorie «Exkrete» einzureihen sind.)

Ein drittes Einteilungsschema stammt von *Frey-Wyssling* (43). Dieser Autor fügt zu den im Sinne *Linsbauers* aufgefassten Begriffen «Sekrete» und «Exkrete» noch zwei weitere hinzu: «Gerüstsubstanzen» und «Rekrete». Unter Gerüstsubstanzen versteht er aus dem Stoffwechsel ausscheidende Assimilate, die dem Aufbau der Zellmembran dienen; unter Rekreten — im Gewebe abgelagerte, nicht assimilierte Substanzen, z. B. Mineralien. Die Gerüstsubstanzen zählen zu den Sekreten, werden aber von *Frey* wegen ihrer Wichtigkeit separat behandelt.

Der Autor führt die Einteilung ausschliesslich nach stoffwechselphysiologischen Richtlinien durch, während er anatomische Gesichtspunkte erst in zweiter Linie in Frage zieht und ökologisch-teleologischen Gedankengängen überhaupt aus dem Wege geht. Seine Anschauungen basieren auf den vier grundlegenden Abschnitten des Stoffwechsels, nämlich

1. Stoffaufnahme (Resorption),
2. Stoffangleichung (Assimilation),
3. Stoffabbau (Dissimilation),
4. Stoffausscheidung.

Frey stellt folgendes Schema auf:



Der pflanzliche Stoffwechsel ist gekennzeichnet durch die starke Betonung der Sekretions- und Rekretionsvorgänge. *Exkrete* sind Endprodukte des dissimilatorischen Stoffwechsels, wobei der Autor unter Dissimilation nicht nur Stoffabbau, sondern auch Stoffentfremdung versteht. *Sekrete* sind Ausscheidungsstoffe des assimilatorischen Stoffwechsels. Nach ihrer Abscheidung kommen ihnen noch gewisse physiologische Funktionen zu. Sie unterscheiden sich deshalb von Reservestoffen oft nur physiologisch, indem es sich bei beiden um Assimilate handelt. Im Gegensatz zu den *Reservestoffen* scheiden aber die Sekrete nicht nur vorübergehend, sondern definitiv aus dem Stoffwechsel aus.

Tschirch (194) bezeichnet als «echte Sekrete» solche, die nicht wieder in den Stoffwechsel zurückkehren.

Die Sekrete sind teilweise auch das bekanntlich noch lange nicht einzige Objekt des Streites, der sich um das Problem der Anpassung dreht. Scheidet z. B. eine Pflanze ein Sekret zu einem bestimmten biologischen Zwecke aus, oder erhält ein Sekret erst nachträglich eine solche Bestimmung, nachdem es nun schon einmal da war, und dies aus einem andern, uns vielleicht gänzlich unbekanntem Grunde? Sind manche Sekrete wohl nicht nur als blosser Zufallserscheinungen nach Art spontaner Abänderungen aufzufassen? All das sind Fragen, die man sich stellen kann. Eine sichere Antwort darauf existiert bis heute noch nicht und wird auch schwerlich einmal zu finden sein. Wir werden uns darüber kurz fassen, obschon dieses Problem schon viele Gemüter erregt hat. Zahlreich sind aber auch die Autoren von der Sekretion behandelnden Arbeiten, welche die physiologische Seite des Problems überhaupt nicht in Erwägung ziehen.

Giglioli (47) war der Meinung, das ätherische Öl mache die Zellmembran für Substanzen durchdringbar, die sonst nicht diosmieren können. Diese Behauptung stiess überall auf Ablehnung.

Klug (83) betrachtet das ätherische Öl der Labiaten und Kompositen als Abfallprodukt, das beim Aufbau für das Wachstum der Blätter benötigter Materialien erzeugt werde. Sonst falle ihm aber keine andere Rolle in der Funktion des Blattes zu: Das Öl sei ein Nebenprodukt des Wachstums, nicht aber des funktionellen Stoffwechsels.

Thomson und *Sifton* (172) untersuchten die Harzkanäle in Holz und Rinde von *Picea canadensis* und erklären, dass als erste Ursache der Harzgangbildung nicht vermehrte Nahrungszufuhr oder starkes Wachstum in Frage kommen. Es handle sich allermindestens bei sekundären Geweben stets um eine Störung der normalen Kambiumtätigkeit, und zwar in den meisten Fällen um eine Verwundung. Aus diesem Grunde sei es unzulässig, nur die tangential angeordneten Kanäle als «traumatisch» zu bezeichnen.

Groom (53) kann sich den Grund zur Bildung des Exkretionssystems im sekundären Xylem der Mahagonigewächse (Meliaceae) nicht erklären. Er findet keine gesetzmässige Anordnung und nimmt an, es handle sich um keine periodische Erscheinung.

Kisser (82) wird durch seine Befunde bei *Plectranthus* bewogen, die von *Haberlandt* (58) gegebene Definition der Exkrete und Sekrete abzulehnen. Nicht die Tatsache der Absonderung nach aussen oder der

Speicherung im Innern könne über die Zugehörigkeit eines Stoffes zu einer der beiden Gruppen entscheiden, sondern einzig und allein dessen Verhalten in ernährungsphysiologischer Beziehung. Damit setzt sich *Kisser* in völlige Übereinstimmung mit *Linsbauer* (97). Im Falle von *Plectranthus* fand *Kisser*, dass dasselbe Sekretionsprodukt bei jüngeren Pflanzen durch Drüsenhaare nach aussen abgeschieden wird, bei älteren jedoch in verkorkten Zellen liegenbleibt. *Kisser* schliesst daraus, dass man im Sinne der von *Haberlandt* gegebenen Definition das gleiche Produkt anfänglich als Sekret und später als Exkret bezeichnen müsste, was zweifellos nicht richtig sein könne.

*Gaub*a (45) betrachtet das Koniferenharz als Stoffwechselabfallprodukt, das jedoch sehr oft eine biologische Funktion zu erfüllen habe. Der Autor versucht besonders eingehend die biologische Bedeutung der Metakutisierung der Sekretbehälter zu erklären und sagt, dass sich die Theorie *A. Meyers* und seiner Schule auch auf gewisse Typen von Sekretbehältern anwenden lasse. (Nach *Meyer* sind die Suberinlamellen physiologischer Scheiden wichtig für die Regelung des Stoffverkehrs von Achse und Wurzel in radialer Richtung.)

*Gaub*a schreibt:

«Auch hier ist ein in bezug auf den Harzkanal radialer Stoffverkehr zur Erhaltung der Funktionsfähigkeit des Epitheliums erforderlich, wobei die Kontroverse, ob die Bildung des Harzes in den Epithelzellen selbst (*Schwabach*, *Hannig*) oder in einer „resinogenen“ Schicht aus den von den Epithelzellen sezernierten (resinogenen) Substanzen erfolgt (*Tschirch*), in diesem Falle irrelevant ist. Es ist einleuchtend, dass der Überproduktion eines Abfallstoffes, wie es das Harz ist, selbst wenn ihm in biologischer Hinsicht die Rolle eines Schutzsekretes zukommt, gesteuert werden muss.»

Als weitere biologische Aufgaben der Metakutisierung sieht *Gaub*a die Abkapselung des Sekretes gegen das übrige Gewebe und die Erreichung eines dauernden Festhaltens des als Schutzsekret dienenden Balsams. Der Verfasser setzt dieser Tatsache als gleichwertig die Verhältnisse bei den verkorkten Ölzellen an die Seite und ist der Meinung, dass scharfer Geruch und adstringierender Geschmack vieler ätherischer Öle mechanische Abwehrmittel gegen Tierfrass ersetzen müssen. Die erforderliche Dauerwirkung werde durch die Einkapselung erzielt, die nur ein langsames, aber dennoch wirksames Hindurchdiffundieren gestatte.

*Gaub*a (46), der auch sehr eingehend die Schleimbehälter der Koniferen studiert hat, unterscheidet zwei Typen schleimführender Zellen: einerseits kurzweg als Schleimbehälter bezeichnete, im vollentwickelten Stadium tote Zellen, deren Hauptfunktion in der Deponierung der

Schleime mit allen sich daraus ergebenden physiologischen und biologischen Folgerungen; anderseits durchwegs lebende, nur nebenbei Zellinhaltschleim führende Zellen, deren Hauptaufgabe in der Assimilation oder Stoffumleitung und Gewebedurchlüftung bestehe. Während nun im ersten Falle die Zuteilung der Schleime zu den Exkreten keinen Zweifel aufkommen lasse, seien die Verhältnisse im zweiten Falle nicht immer so leicht aufzuklären. So traf *Gaub*a bei den Koniferen Schleim an, der entsprechend seiner Lokalisation sehr gut am Stoffwechsel hätte teilnehmen können, es jedoch, wie jahrzeitliche Messungen ergeben haben, nicht tue und daher ebenfalls unter die Exkrete einzureihen sei.

Für *Gaub*a besitzt der Schleim die Bedeutung eines Transpirationsschutzmittels. Dessen Vorkommen bei den Koniferen dürfe aber nicht als eine in neuerer Zeit erworbene Anpassung angesehen werden. Der Autor erwähnt auch die Möglichkeit, ob Koniferenschleim Schutz gegen Tierfrass biete, wagt jedoch die Frage nicht zu beantworten, da allfällige Versuche durch die Anwesenheit anderer, in dieser Richtung wirkender Stoffe ausserordentlich erschwert würden.

Nach *Tschirch* soll übrigens die Zugehörigkeit eines Sekretes zu den Exkreten oder zu den Endokreten schon weitgehend durch die Konstitution desselben bedingt sein. Der Autor vertritt nämlich die Ansicht, dass Verbindungen mit zyklischer Struktur in der Pflanze nicht wandern, sondern primär an der Lagerstätte liegenbleiben und nicht mehr in den Stoffwechsel zurückkehren. Bei den Exkreten handle es sich denn auch um Substanzen von zyklischer Konstitution. Die Ermöglichung der Ringschliessung soll bei der Pflanze anscheinend an ganz bestimmte Bedingungen gebunden sein. Bei den meisten Sekreten seien diese nur in der sekretogenen Schicht vorhanden, während sie bei den in Blütenblattzellen erzeugten Sekreten, wie etwa beim Rosenöl, nicht gegeben seien und deshalb auch der Ringschluss fehle, obwohl er möglich wäre.

Derselbe Autor (194) schreibt, man sei vorläufig noch berechtigt, die ätherischen Öle und die Harze als «echte», nicht mehr in den Stoffwechsel zurückkehrende Sekrete zu betrachten. Er fügt jedoch bei, dass man sie aber nicht als Auswürflinge im Sinne von Abfällen oder Nebenprodukten des Stoffwechsels ansehen dürfe, sondern es handle sich bei diesen vielmehr um für bestimmte biologische Zwecke, meist schon sehr frühzeitig gebildete Substanzen, die als solche für die Pflanze offenbar sehr wichtig seien, deren Bedeutung wir aber noch nicht näher kennen. *Tschirch* unterscheidet physiologische und pathogene Sekrete.

Tunmann (203) ist der Ansicht, dass die auf diesem Gebiete herrschenden Meinungsverschiedenheiten durch die Natur der Sache bedingt seien, indem Sekrete zu den verschiedensten Zwecken erzeugt werden. Der Autor behauptet, dass der Ausdruck «Fäkalstoffe», wie er von einigen Forschern auf die Pflanzen bezogen angewendet wird, hier vermieden werden sollte, da ein Vergleich mit der Tierwelt unzulässig sei. Die Pflanzen sollen aller Wahrscheinlichkeit nach gar keine analoge Stoffe erzeugen. Es komme der Pflanze darauf an, gewisse Nebenprodukte zu erschaffen, die zu ganz bestimmten Zwecken aufgebaut und in bestimmten Zellen und Geweben abgelagert werden. Der Autor ist ganz Anhänger der Anpassungstheorie. Er nennt u. a. als Aufgaben der Sekrete: Schutz gegen Tiere, gegen zu starke Transpiration, gegen zu intensive Erwärmung und Abkältung, Einrichtung zum Anlocken von Insekten, zum Heilen von Wunden usw.

Tunmann setzt sich weitgehend mit den von *Charabot* (14) gemachten Äusserungen auseinander und bestreitet deren Richtigkeit. So sagt er, dass der Stillstand in der Erzeugung der Öle während der Samenbildung nicht, wie *Charabot* meint, auf den Verbrauch der Sekrete zurückzuführen sei, sondern ganz einfach auf das nicht mehr vorhandene Bedürfnis an Insekten anlockenden Substanzen.

Von *E. Stahl* (165) stammen sehr eingehende Studien über die Physiologie und Biologie der Sekrete. Er erwähnt insbesondere deren Bedeutung als Schutz gegen Tierfrass und wurde der Hauptverfechter der sogenannten «Schutzwaffentheorie». Er geht sogar so weit, das häufige Auftreten von Sekretgängen als Begleiter von Gefässbündeln rein biologisch zu erklären. Er sagt, dass das Sekret das Eindringen kleiner Tiere in die Leitungsbahnen der Pflanzen verhindere. *Stahl* trat sehr entschieden gegen die Meinung auf, es handle sich bei den Sekreten um nutzlose Abfallprodukte. Er behauptete im Gegenteil, dass es sich bei den Sekreten um lebenswichtige Stoffe für die Pflanze handle.

Schon *de Bary* (3) schrieb dem oxalsauren Kalk und sehr vielen Schleimen, Harzen und ätherischen Ölen den Charakter von nicht mehr in den Stoffwechsel zurückkehrenden Abfallstoffen zu.

Haberlandt (58) spricht gewissen Hautdrüsen Bedeutung als Schutz gegen Tierfrass, anderen solche als Mittel gegen zu starke Transpiration zu. Viele hält er jedoch überhaupt für nutzlos. Der Autor sieht in der Tatsache der häufigen Nachbarschaft von Gefässbündeln und Sekretgängen ein sicheres Zeichen für das Bestehen von physiologischen Beziehungen zwischen den beiden. Andererseits erwähnt *Haberlandt* auch

die Korrelationen zwischen Milchröhren und Sekretgängen und sagt, dass die beiden sich gegenseitig ausschliessen¹⁾ und sich demnach vertreten können. Er weist jedoch darauf hin, dass die Milchröhren im Gegensatz zu den Harzkanälen auch noch Stoffe enthalten, die wieder in den Stoffwechsel zurückkehren können.

Der Physiker *Tyndall* (205) vertrat eine von den üblichen Ansichten stark abweichende Anschauung über die Bedeutung der ätherischen Öle. Dieser Forscher sah in den letzteren ein Mittel sowohl gegen zu intensive Sonnenbestrahlung als auch zu starke Abkühlung während der Nacht, beruhend auf der geringen Durchlässigkeit der mit ätherischem Öl versehenen Luft für strahlende Wärme.

Tyndalls Ansichten wurden von *Dette* (26), *Patschowsky* (128) u. a. bekämpft.

Hungen (75) glaubt, der Schleim gewähre in manchen Fällen der Pflanze mechanischen Schutz, z. B. indem er das schadlose Abgleiten von anstossenden Gegenständen ermögliche.

Euler (37) geht auf die nahen Beziehungen zwischen Harzgängen und Milchröhren näher ein. Wie *Haberlandt* kommt er auf das gegenseitige Ausschliessen der beiden zu sprechen. *Euler*, der aus rein chemischen Gründen zur Annahme gelangt, dass die Milchröhren, Harzgänge und Öldrüsen hinsichtlich Bau und Ursprung der Hauptbestandteile als in der Regel analoge Bildungen aufzufassen seien, stellt sich auf Grund dieser Annahme die Frage, warum diese Gebilde nicht auch physiologisch gleichwertig sein sollten. *Euler* sagt denn auch, dass ihnen die Aufgabe zufalle, organische Nebenprodukte des Stoffwechsels, welche der Pflanze nicht weiter als Nährstoff dienen können, aus den Geweben zu entfernen. Der Forscher trägt indessen der Besonderheit der Milchröhren, auch noch Aufbausubstanzen zu führen, Rechnung.

Nach *Hanstein* (64) kommt dem Gummi der Kolliteren der Laubknospen eine mehrfache Funktion zu: Heranziehung des Saftstromes, Festhalten grosser Wassermengen, Schutz gegen die Verdunstung.

A. Meyer (108/109) hält das Mesekret für Abfallstoffe, die wahrscheinlich aus dem Assimilationssekret der Chloroplasten stammen und die in keinem Falle wieder in den Stoffwechsel zurückkehren.

R. Bloch (10) schreibt dem Mesekret mehr Bedeutung zu als *A. Meyer*. Er glaubt, dass es Verwendung finde zum Aufbau von Kutikula und

¹⁾ *Chauveaud* (16) wollte zwar bei den Koniferen nebst dem Harzgangsystem noch ein zweites, gleichzeitig auftretendes Sekretionssystem, nämlich Milchröhren, aufgefunden haben.

Kork. Die noch zu erwähnenden Befunde *O. Crügers* (19) scheinen für die von *Bloch* vertretenen Ideen zu sprechen. Das nicht verwendete Mesekret werde vor dem Laubfall nicht abgeleitet, sondern bleibe im Blatt.

Volgens (209) erklärt, es handle sich bei den Pflanzen mit «lackierten» Blättern fast immer um Xerophyten, und sieht in dieser Einrichtung einen Transpirationsschutz.

O. Crüger (19) fand bei seinen Untersuchungen über Mesekret und Autoplastensekret an 393 Spezies, dass die Dicke der Kutikula in gewisser Beziehung zum Auftreten von Mesekret steht, indem Blätter mit dicker Kutikula relativ häufig solches aufweisen. Nach ihm findet sich meist mehr Autoplastensekret bei Chloroplasten Mesekret führenden Blättern als bei andern, was mit den angeführten Ansichten *Meyers* in Übereinstimmung steht.

Mazurkiewicz (102) folgert aus der Lokalisation des ätherischen Öles der duftenden Blumen im Hautplasma, dass es sich dabei, vom physiologischen Standpunkte aus gesehen, um ein für die Assimilation unbrauchbares Ausscheidungsprodukt handle.

Nach *Charabot* (14) spielen die ätherischen Öle eine Rolle für die Ernährung der Fortpflanzungsorgane. Sie sollen bei der Befruchtung sowie bei der Bildung der Samen konsumiert werden.

W. Patschowsky (128) sieht die Hauptbedeutung der duftenden Öle der Blumenblätter in der Anlockung von Insekten zum Zwecke der Bestäubung. Als Funktion des ätherischen Öles der epidermalen Drüsen bezeichnet der Autor, schädliche Organismen von den Pflanzen fernzuhalten. Er lehnt die Idee, wonach sie als Wärme- und Transpirationsschutzmittel dienen sollen, ab und erwähnt noch, dass die ätherischen Öle auch als Schutz bei Verwundungen und als Mittel gegen das Austrocknen dienen können.

Oliver (125) fasst das Harz der Nadelhölzer als ein heute überflüssiges Stoffwechselprodukt auf, das in einer weit zurückliegenden, kälteren Zeitepoche den Koniferen als Wärmeschutz gedient haben soll.

Letor (95) beschäftigt sich mit der Bedeutung des ätherischen Öles für die Wüstenpflanzen und stellt ohne experimentelle oder anderweitige Begründung äusserst okkult anmutende Beziehungen der die Pflanze umgebenden Öldämpfe zum «Äther» fest. Als einzige nützliche Angabe in dieser Arbeit ist der Hinweis wichtig, dass durch äusserste Trockenhaltung von aromatischen Pflanzen deren Produktion von ätherischem Öl erheblich gesteigert werden kann.

Walliczek (210) ist der Ansicht, dass die Schleime nicht einheitlich Reserve- oder Auswurfstoffe sind. So bezeichnet er den Schleim der Lein- und Psylliumsamen als der Stärke nahe verwandten Reservestoff. Der Autor behauptet, die Verflüssigung und den Abtransport von Schleim bei zahlreichen Spezies beobachtet zu haben. Dabei konnte er aber keine totale und alle Zellen erfassende Entleerung feststellen und er reiht infolgedessen diese Schleime einerseits nicht bei den Exkreten ein, andererseits hält er es für übertrieben, sie als Reservestoffe in engerem Sinne zu betrachten.

Ripert (143) hält das ätherische Öl der Pfefferminzpflanze für ein regressives Stoffwechselabfallprodukt. Die Tatsache, dass an Reservestoffen reiche Organe, wie Wurzeln und Wurzelstöcke, kein solches enthalten, soll darauf hindeuten, dass in ihm kein Assimilationsprodukt vorliege. Je intensiver die Stoffwechseltätigkeit, desto reichlicher sei die Erzeugung an ätherischem Öl.

Nach *Schimmel* (153) geht es zu weit, die ätherischen Öle als Abfallprodukte zu bezeichnen.

Van der Wolk (221) sagt, die Exkretion bei den Pflanzen sei ebenso wichtig wie bei den Tieren, nur sei sie weniger auffällig. Er ist der Meinung, dass die ausgesprochen teleologische Behandlungsweise, die bis anhin bei den Sezernierungsvorgängen angewendet worden ist, für deren Erforschung falsche Gesichtspunkte aufgestellt hat, und schreibt der zweckbestimmenden Behandlung des Problems nur sekundäre Bedeutung zu.

Frey-Wyssling (43) erklärt die teleologische Erklärungsweise unzulässig. Er ist der Ansicht, die Vielheit der Meinungen beruhe auf der Tatsache, dass man früher nicht wusste, dass diese Körper alle auf einen Grundstoff zurückzuführen sind. Nach *Frey* lässt sich die pflanzliche Exkretion als eine fakultative Begleiterscheinung des intensiven Stoffwechsels während und kurz nach Abschluss des Wachstums deuten. Im Gegensatz zu *van der Wolk* macht *Frey* auf die grossen Unterschiede zwischen pflanzlichem und tierischem Stoffwechsel aufmerksam. Während in diesem der Stoffabbau zwecks Energiegewinnung vorherrsche, trete bei jenem der Stoffaufbau mit stets weitergehender Energieanreicherung in den Vordergrund. Der Harnstoff, das wichtigste tierische Exkret, sei abgebaut, energiearm; bei den Terpenen dagegen handle es sich um energiebeladene, aufgebaute Körper.

II. Teil.

Die Sezernierungsverhältnisse bei der Baldrianwurzel.

A. Einleitung.

Schon die in vielen Fällen relativ einfachen Sezernierungseinrichtungen anderer Pflanzen hatten Anlass zum Entstehen einer ganzen Anzahl sich widersprechender Anschauungen gegeben, und es wäre daher nicht überraschend, wenn dies für die bedeutend kompliziertere Verhältnisse aufweisende Baldrianpflanze noch in vermehrtem Masse zutreffen würde. Indessen halten wir aber vergebens nach einer grösseren bestehenden Literatur Ausschau. *Valeriana* ist zwar schon mehrmals Gegenstand von Untersuchungen gewesen, aber nur ein kleiner Teil der Forscher beschäftigt sich mit der Entstehung des ätherischen Öles und fast keine nur ausschliesslich mit dieser. Eine wirklich eingehende Bearbeitung des Sekretionsproblems bei den *Valerianaceen* ist bis jetzt überhaupt noch nicht erfolgt. Es ist daher verständlich, dass die über Baldrian ausgeführten Arbeiten keine ausschlaggebende Bedeutung in der Sekretionslehre erlangt haben. Der Grund, weshalb der Baldrian nie zu einem Hauptobjekt der Sezernierungsforschung und -theorie geworden ist, liegt darin, dass die Sezernierungsorgane anderer Pflanzen klarere Verhältnisse bieten und experimentell leichter zu bearbeiten sind. Es ist deshalb nicht erstaunlich, wenn wir im Gegensatz zu bisher, wo sich der Streit in der Hauptsache darum drehte, ob ein Sekret im Plasma oder in einer zur Membran gehörigen Schicht erzeugt werde, eine solche Problemstellung in der den Baldrian behandelnden Literatur, wenn wir von *Tschirch* und seiner Schule absehen, überhaupt kaum antreffen können. Wir begegnen hier fast nur Streitfragen mit auf Baldrian selbst beschränkter Bedeutung. Die wichtigste von ihnen betrifft die Lokalisation des ätherischen Öles auf bestimmte Gewebspartien. Ein Blick in die neuesten Lehr- und Handbücher zeigt, dass diese Frage bis heute noch nicht endgültig entschieden ist.

Da der therapeutische Wert des Baldrians weitgehend durch das Sekret bedingt ist, fanden wir es für wichtig, die Bildung desselben ein-

gehend zu studieren. Vorgängig unseren eigenen Untersuchungen sollen die bisherigen Forschungsergebnisse über die Sekretion des Baldrians kurz besprochen werden.

Hérail (68) und *Bonnet* sprechen von einer Rinde, deren Zellen Stärke und ätherisches Öl enthalten. Die Hypodermis erwähnen sie mit keinem Wort, wohl aber soll nach ihnen auch ätherisches Öl in der Endodermis und im Mark vorkommen. *Zacharias* (222) bezeichnet hingegen schon die Hypodermis als die das ätherische Öl führende Schicht und *Grignon* (56) sowie *Koch* (87) tun es ebenso. *Holfert* (74) kann überhaupt keine besonderen Ölzellen oder -räume ausfindig machen und fügt bei, dass nach *Zacharias* die Hypodermis das ätherische Öl führen soll. *Tschirch* und *Biermann* (9) sind gleicher Meinung wie *Zacharias* und suchen die Entstehung des Baldrianöles mit der Theorie von der resinogenen Schicht in Einklang zu bringen. *Tschirch* sagt aber, dass die Untersuchungen mit grossen Schwierigkeiten verbunden seien und der Baldrian zum allgemeinen Studium der Sezernierungsvorgänge ungeeignet sei. *Unger* (206) bezeichnet ebenfalls die Hypodermis als den Sitz des Öles, erwähnt aber auch das gelegentliche Auftreten von Öltröpfchen in den äussersten Rindenzellschichten.

Die ausführlichste Arbeit über die Lokalisation des Sekretes bei den Valerianaceen stammt von *Mignon* (111). Dieser Autor stellte ätherisches Öl in sämtlichen Zellen der Hypodermis fest. Er gibt weiter an, Tropfen von ätherischem Öl in den darunter befindlichen Parenchymzellagen gefunden zu haben. Wenn wir von *Zacharias* (222), der festgestellt hatte, dass sich das ätherische Öl der Baldrianwurzel mit Schwefelsäure kirschrot färbt, sowie von *Unger* absehen, war *Mignon* der erste, der weitgehend Reagenzien und Farbstoffe zum Studium des Öles herbeigezogen hatte. *Gilg*, *Brandt* und *Schürhoff* (49) schreiben, dass bisweilen auch innerhalb der das ätherische Öl führenden Hypodermis Zellen mit solchem auftreten. *A. Meyer* (106), *Planchon* und *Bretin* (135), *Anselmino* (2) und *Gilg*, sowie *Unger*, vertreten ungefähr die gleiche Ansicht. Im Gegensatz dazu enthält nach *Karsten* (79) und *Bennecke*, *Zacharias*, *Grignon* (56) und *Zörnig* (224) nur die Hypodermis ätherisches Öl, und *Wasicky* (211) schliesst sich dieser Meinung an.

Eine ebenfalls unterschiedlich beantwortete Frage ist die, ob alle Zellen der Hypodermis ätherisches Öl enthalten oder ob in einem Teil derselben kein solches nachgewiesen werden könne. *Grignon* sagt aus, dass die Feststellung dieser Verhältnisse nicht leicht sei. Während z. B. nach *Dye* (33) sowie *Mignon* alle Zellen der Hypodermis ätherisches

Öl enthalten, behaupten *Zacharias* (222), *A. Meyer* (106) u. a., dass dies nicht zutreffe.

Unsere Ausführungen werden in der Folge dartun, dass es sich bei einem Grossteil der aufgezählten oder noch später zu erwähnenden Meinungsverschiedenheiten keineswegs einfach um Fehlbeobachtungen handelt, die zu einer andern Darstellung der Verhältnisse führten, als sie schon von anderer Seite dargetan waren. Wir werden vielmehr sehen, dass beim Vorhandensein mehrerer Ansichten über einen Punkt manchmal gewissermassen jeder Standpunkt unter bestimmten Umständen richtig sein kann. Anlass zu abweichenden Forschungsergebnissen mag in manchen Fällen wohl auch die schon von *Unger* (206) erwähnte Tatsache gewesen sein, dass der officinelle Baldrian eine Pflanze ist, deren Habitus durch äussere Einwirkungen sehr leicht beeinflussbar ist. Das führte zur Aufteilung der Spezies in mehrere Varietäten und, je nach Zugehörigkeit zu einer solchen, ändern sich Menge und Eigenschaften des ätherischen Öles einer Pflanze.

Unsere Beobachtungen erstrecken sich in der Hauptsache auf den wichtigsten Bestandteil der gebräuchlichen Droge: auf die Wurzel. Das im Drogenmaterial in viel geringerer Menge vorhandene Rhizom haben wir überhaupt nicht zur Untersuchung herbeigezogen. Dagegen haben wir unsere Aufmerksamkeit auch dem Ölvorkommen in den oberirdischen Teilen der Baldrianpflanze gewidmet, jedoch haben die sich darauf beziehenden Aussagen mehr wegleitenden Charakter.

Zur Untersuchung gelangte sowohl getrocknetes als auch frisches Material. Letzteres wurde direkt oder erst in fixiertem Zustande verwendet. Wir begannen mit Beobachtungen an Drogen- und fixiertem Frischmaterial. Die daran ansetzenden Untersuchungen an nichtfixiertem Frischmaterial ergaben im Vergleich mit den an trockenem und fixiertem Frischmaterial zum Teil gegenteilige Beobachtungen. Die Erforschung der scheinbaren Widersprüche hat uns viel Arbeit gebracht, indessen aber auch erst die Erklärung der komplizierten Verhältnisse beim Baldrian gestattet.

Zur Erleichterung des Verständnisses unserer Ausführungen lassen wir an dieser Stelle eine kurze anatomische Beschreibung der Wurzel von *Valeriana officinalis* folgen.

Ein Querschnitt gibt folgendes Bild: Auf die mehr oder weniger stark verkorkte, teilweise mit Wurzelhaaren besetzte Epidermis folgt die ebenfalls einreihige Hypodermis, deren Zellen nicht von einheit-

licher Gestalt und nicht alle verkorkt sind. Nach innen grenzt das Hypoderm an das Rindenparenchym, welches seinerseits mit der einreihigen Endodermis seinen Abschluss findet. Die Zellen der letzteren sind in der Mehrzahl verkorkt. Bei den unverkorkten handelt es sich um dem Stoffaustausch dienende Durchlasszellen. An die Endodermis schliesst sich der Gefässbündelzylinder an, dessen Struktur je nach Alter (und nach *Tschirch* auch je nach physiologischer Bedeutung der betreffenden Wurzel) ein etwas verschiedenes Aussehen aufweisen kann und dessen äusserste Schicht von dem einreihigen Perikambium gebildet wird.

Im Gegensatz zu den im allgemeinen bei den Dikotyledonen und innerhalb dieser auch bei einem Teil der Baldriangewächse herrschenden Verhältnissen kommt im Bau der Wurzeln von *Valeriana officinalis* die sekundäre Struktur in den weitaus meisten Fällen nur wenig zum Ausdruck. Damit ist bis zu einem gewissen Grade auch gesagt, dass das Dickenwachstum derselben mehr oder weniger unbedeutend ist. Diese Tatsache erscheint uns Grund genug, um in unserer Darstellung auf eine Unterteilung der Wurzelrinde in einen primären und einen sekundären Anteil (Innen- und Aussenrinde) zu verzichten. In Übereinstimmung mit der geringen Erzeugung sekundärer Elemente steht die sehr geringe sekundäre Verkorkung. Aus der Dicke einer Wurzel kann indessen nicht auf die Struktur des Zentralzylinders derselben geschlossen werden, denn diese erscheint sehr veränderlich. Gleich dicke oder sogar dickere Wurzeln wie solche von ausgesprochen sekundärem Typus können rein primären oder nur angedeutete sekundäre Struktur aufweisen. Das stärkereiche Mark ist meist gut ausgebildet, besonders bei Wurzeln mit primärem Bau. In manchen Fällen ist es jedoch auf wenige Zellen reduziert. Die verschieden starke Entwicklung des Markes hat übrigens einen lebhaften Streit heraufberufen. Die *Tschirchsche* Schule (von Namen seien ausser *Tschirch* [187] noch *Neuber* [123] und *Dye* [33] genannt, wobei letzterer sogar drei Typen von Wurzeln gefunden haben will) hat die Behauptung von der Existenz eines auf physiologischer Grundlage beruhenden Dimorphismus im Aufbau der Wurzel aufgestellt. Darnach soll es sich bei Wurzeln mit gut entwickeltem Mark um Ernährungswurzeln, bei jenen mit reichlich mechanischen Elementen um der Festigkeit dienende Wurzeln handeln. Diese auch noch in der neuesten Literatur anzutreffende Hypothese wurde von verschiedener Seite angefochten und die ungleiche Struktur einzig und allein auf Altersunterschiede zurückgeführt. In diesem Sinne lauten die Berichte von *B. Helwig* (67).

B. Orientierende Vorversuche.

Der Wunsch nach einer die Lokalisation des Sekretes verratenden Farbreaktion von spezifischem Charakter veranlasste uns, diesbezügliche Untersuchungen anzustellen, wobei uns als Objekt vorerst Baldrianöl aus dem Handel¹⁾ sowie Baldrianwurzeln verschiedener Herkunft aus der Institutsdrogensammlung dienten. In erster Linie wollten wir erfahren, ob die schon von *Zacharias* (222) angegebene Färbung mit konzentrierter Schwefelsäure Verwendung finden könnte. Daneben kam noch eine Anzahl anderer Reagenzien zur Prüfung.

Die Versuche mit dem Öl²⁾ zeitigten folgende, in eine Tabelle zusammengefasste Ergebnisse.

<i>Reagens:</i>	<i>Eintretende Färbung:</i>
Konzentrierte Schwefelsäure:	Rotbraun → dunkelviolet.
Konzentrierte Salpetersäure 64 %ig:	Rotbraun → dunkelviolet → tief- graublau → graubraun.
Konzentrierte Salzsäure 25 %ig:	Zentrum: Rosa → kirschrot → vio- lett. Rand: Gelb → grün → schmutzig olivengrün → dunkelblaugrün
Konzentrierte Essigsäure:	Keine Färbung.
Konzentriertes Ammoniak 25 %ig:	Keine Färbung, wahrscheinlich teil- weise Lösung (Verseifung?).
Mandelin (Vanadin-Schwefelsäure):	Rotbraun → violett.
Marquis (Formalin-Schwefelsäure):	Braunrot → dunkelviolet.
Fröhde (Molybdän-Schwefelsäure):	Braunrot → rot → violett.
Resorcin-Schwefelsäure n. Ekkert:	Wie Schwefelsäure.
Rosenthaler (Arsensäure-Schwefel- säure):	Rotbraun.
Mecke (Selenigsäureschwefelsäure):	Wie Schwefelsäure.
Jorissen (Morphinschwefelsäure, auch in alkoholischer Lösung):	Wie Schwefelsäure.

¹⁾ Der Firma Siegfried AG. in Zofingen, die uns diesbezüglich unterstützte, sprechen wir unseren verbindlichen Dank aus.

²⁾ Wir waren uns bewusst, dass es sich dabei nicht um Öl des offizinellen Baldrians handelte, sondern um das im Handel ausschliesslich erhältliche Öl des japanischen Baldrians.

<i>Reagens:</i>	<i>Eintretende Färbung:</i>
Vanillin-Schwefelsäure:	Braunrot → kirschrot → violett → blauviolett → stahlblau.
Furfurol:	Keine Färbung.
α- und β-Naphtol:	» »
Sulfanilsäure:	» »
Resorcin:	» »
Salizylsäure:	» »
Hydroxylamin:	» »
Wasserstoffsuperoxyd:	» »
Natriumthiosulfat:	» »
Guajakharz:	» »
Thymol:	» »
Phenylendiamin:	» »
Nessler:	» »
Ferrichlorid:	» »
Chlor in st. n. (HCl + KClO ₃):	» »

Die Reaktion mit Schwefelsäure erfordert wenig, jedoch unbedingt starke Säure. Mit konzentrierter Salpetersäure lassen sich eher schönere Färbungen erzielen. Die von *Ekkert* (34) angegebene Resorcin-Schwefelsäure-Reaktion weist unserer Ansicht nach keine Vorteile auf und ist überflüssig, da sie den gleichen Verlauf zeigt wie mit Schwefelsäure allein. (*Schimmel* [152] hält übrigens die Versuche *Ekkerts*, ätherische Öle mittels Farbreaktionen charakterisieren zu wollen, für völlig wertlos und unzuverlässig!) Mit Formaldehydschwefelsäure wird eine stärkere und schönere, besonders einheitlichere Färbung erzielt als mit Schwefelsäure allein.

Auf Grund der mit dem Öl erzeugten Reaktionen wurde ein Teil derselben an Querschnitten von Drogenmaterial verschiedener Herkunft versucht. Die verwendeten Schnitte stammen von nichteingeweichem, trockenem Drogenmaterial.

Der von unserem Baldrian sehr abweichend gebaute *chinesische Baldrian* ergibt nirgends violette Färbung mit Schwefelsäure, wohl aber Auffärbung des Sekretes mit Fettfarbstoffen.

Nardostachys Jatamansi verhält sich im Bau ebenfalls anders und besitzt zwei konzentrisch angeordnete ölführende Schichten, die sich von ihrer Umgebung durch ihre dunklere Färbung gut abheben. Mit Schwefelsäure färben sich beide Ringe undurchsichtig braun. Von einer violetten Färbung ist jedoch keine Spur zu erkennen.

Aus *Japan* stammender Baldrian gibt die Reaktion sowohl mit HNO_3 als auch mit H_2SO_4 sehr deutlich. Dabei tritt das Öl zum Teil aus den Hypodermiszellen heraus. Man erhält den Eindruck, als ob die Öltropfen von einer Sekretblase umgeben wären. Die Reaktion tritt zuerst da auf, wo sich das Öl in grösserer Menge befindet, während kleine, ausgetretene Tröpfchen bei geringer Vergrößerung noch gelb, bei grösserer schwach violett getönt erscheinen. Es zeigt sich jedoch, dass eine Minderzahl der dem Auge sonst ganz gleich erscheinenden Tröpfchen überhaupt nicht gefärbt wird. Nachdem die Säure einige Zeit gewirkt hat, beginnt sich auch der übrige Schnitt violett zu färben, wobei die Intensität natürlich hinter der in der Hypodermis erzeugten Färbung zurückbleibt. Eine Ausnahme machen nur die Gefässe, die sich scheinbar ebenso stark dunkelviolett färben wie das Öl¹⁾. Die inneren Teile der Wurzel färben sich übrigens, von der Hypodermis abgesehen, vor den äusseren auf. Der Gebrauch von konzentrierter Salpetersäure an Stelle von Schwefelsäure führt zu bedeutend klareren Bildern, indem nur das Öl allein gefärbt wird. Merkwürdigerweise kommt aber bisweilen die Reaktion nicht zustande. Im Parenchym scheinen sich mit beiden Säuren keine Zellen violett zu färben.

Valeriana officinalis var. Heryani kultiv. Europa ergibt unter gleichen Umständen keine Reaktion mit den beiden Säuren. Letztere erzeugen nur ein besseres Sichtbarwerden der Öltropfen. Gleiches Verhalten wie die Variation *Heryani* zeigt *offizineller Thüringerbaldrian*.

Gelangen statt völlig unvorbereiteter Objekte, deren Verhalten oben beschrieben ist, solche zur Untersuchung, die während einiger Zeit (ca. 10 Tage) in der feuchten Kammer gelegen haben, so lässt sich beim offizinellen Baldrian ein Unterschied erkennen. Trat vorher bei diesem mit H_2SO_4 keine Färbung des Öles und auch der Gefässe ein, so gelingt sie nun in diesem Falle ausgezeichnet. Beim chinesischen Baldrian und bei *Nardostachys Jatamansi* bleibt es jedoch auch hier bei der erwähnten Braunfärbung.

¹⁾ Wir bemerken zum Auffärben der Gefässe, dass es sich dabei sehr häufig um eine optische Täuschung handeln dürfte, sei es, dass eingeschlossene Luft eine solche vorspiegelt, sei es, dass die durch normale Einwirkung der H_2SO_4 auf das Gewebe entstehende Bräunung einen violetten Farbton vortäuscht. Auf jeden Fall lässt sich die Färbung nicht einfach durch das grosse Aufsaugvermögen der Gefässe gegenüber der vom Öl her violett gefärbten Säure erklären, indem die Gefässe sehr oft schon lange violett erscheinen, bevor man im Gewebe eine Färbung wahrnehmen kann. Wir haben uns mit dieser Frage nicht weiter befasst, da sie unser Gebiet nicht berührt, und wir weisen einfach auf die angetroffenen Tatsachen hin.

Da die Verwendung von konzentrierter HNO_3 an Stelle von H_2SO_4 die Verhältnisse klarer zutage treten lässt, das Arbeiten damit aber noch unangenehmer als mit letzterer ist, versuchten wir mit weniger konzentrierter Säure auszukommen, wobei der Versuch mit dem isolierten Baldrianöl leidlich gelang. So ergab 30 %ige und noch schwächere HNO_3 die Reaktion noch sehr gut, nur trat sie etwas langsamer ein. Anders verhält es sich mit Schnitten, wo man unbedingt starke Säure in genügender Menge verwenden muss. Die Reaktion erscheint sehr rasch, bleibt jedoch, im Gegensatz zu ihrem Verhalten mit dem Öl allein, nur einige Minuten bestehen. In Ausnahmefällen konnten wir eine maximale Dauer von einer halben Stunde feststellen. Das Verschwinden der violetten Farbe geht fast plötzlich vor sich, und zwar über schwarz, violett, rosa in gelb, die ursprüngliche Farbe. Die Reaktion konnte nach deren Verschwinden niemals zurückerhalten werden. Gleich wie mit H_2SO_4 wird auch mit HNO_3 anscheinend nicht alles Öl gefärbt.

Die mit H_2SO_4 erzielten Farbtöne weichen von den mit HNO_3 erhaltenen etwas ab. Die Färbung ist von ganz bedeutend längerer Dauer als es bei Verwendung von HNO_3 der Fall ist.

Wir stellten auch Versuche mit 25 %iger Salzsäure an gleich behandelte (Aufenthalt in der feuchten Kammer) Droge an. Zur Untersuchung gelangten Drogenmaterialschnitte von Baldrian aus Japan, kultiviertem, offizinellem Baldrian der Variation Heryani, offizinellem Thüringerbaldrian, chinesischem Baldrian, Nardostachys Jatamansi, mexikanischem Baldrian und Baldrian aus Argentinien (*Valeriana effera*). In allen Fällen ergab sich ein negativer Befund, indem eine Färbung des Sekretes ausblieb. Bei dem aus Japan stammenden Baldrian konnten wir folgende, bei den übrigen Arten niemals beobachtete Feststellung machen: Die HCl entzieht den Schnitten einen Stoff, der ihr eine kirschrote Färbung verleiht. In der Hypodermis ist jedoch von einer Sekretfärbung nicht die geringste Spur zu entdecken. Der erwähnte Farbauszug kommt bei Verwendung von H_2SO_4 ebenfalls zustande. Die Violettfärbung des Sekretes stellt sich trotzdem sehr gut ein. Durch die Einwirkung der Salzsäure fließt das Öl der Hypodermiszellen zu einem grossen Teile aus und zeigt dabei eine grünlichgelbe Farbe, im Gegensatz zur violett gefärbten Säure. Die Reaktion stimmt also weitgehend überein mit den an isoliertem Baldrianöl gemachten Versuchen. Mit den andern oben erwähnten Baldrianarten konnten wir mit HCl niemals auch nur eine Spur von Grünfärbung des Hypodermissekretes beobachten.

Wir prüften auch das Verhalten der Reaktionen bei Verwendung von Droge, die während 36 Stunden in destilliertem Wasser gelegen war, und erhielten dabei sowohl mit HNO_3 als auch H_2SO_4 sehr gute Färbungen. Zudem blieb die Reaktion während längerer Zeit auf die Hypodermis allein beschränkt und trat erst bedeutend später als es sonst der Fall war weiter innen auf.

Weniger gut, aber doch noch erhalten wurden die Reaktionen nach einem nur zweistündigen Aufenthalt der Objekte in Wasser. Die Färbung war nicht nur schwächer, sondern auch weniger beständig.

Die Tatsache, dass hier Wasser für den positiven Ausfall der Reaktion notwendig ist, kann unmöglich auf die aufweichende Wirkung desselben zurückgeführt werden, da so starke Säuren einer solchen Wirkung gar nicht bedürfen. Vielmehr scheinen diejenigen Stoffe, welche die Reaktion ergeben, durch das Wasser erst reaktionsfähig gemacht zu werden.

Bei all den beschriebenen Versuchen gelang es uns in keinem einzigen Falle, auf die genannte Weise Sekret in einer Parenchymzelle nachzuweisen. Bei den zuletzt ausgeführten Experimenten an einfach direkt in Wasser aufgeweichten Objekten konnten wir noch folgende Beobachtungen machen: Im Gegensatz zur HNO_3 , die die ganzen Hypodermiszellen auffärbt, bleibt die Reaktion bei Verwendung von Schwefelsäure in sehr vielen Fällen auf die Sekretropfen und die aus verharztem Sekret bestehenden Schollen lokalisiert. Die letzteren behalten die Färbung immer bedeutend länger bei und zeigen sich überhaupt immer widerstandsfähiger als die Tropfen. In nur teilweise gefärbten Zellen erhielten wir oft den Eindruck vom Vorhandensein einer zerrissenen Haut. Diese erschien besonders am Rande violett gefärbt, während das Innere oft noch gelb war.

Um zu erkennen, ob die mit oben genannten Säuren erhaltenen Farbreaktionen nur mit dem Öl auftreten und die im Gewebe erzeugte Färbung auch auf solches zurückzuführen sei, nahmen wir folgende Versuche vor:

Freihandschnitte von in der feuchten Kammer gelegenen Drogenmaterial wurden teils in absoluten Alkohol, teils in Äther gebracht. Mit Ausnahme eines Falles, bei welchem anscheinend das Lösungsmittel noch nicht lange genug gewirkt hatte, trat nirgends mehr die beschriebene Färbung ein. Auch das Gewebe und die Gefäße liessen keinen violetten Ton erkennen, sondern wurden einfach braun.

Andere, vorgängig ebenfalls mittels der Schwefelsäurereaktion auf den Ölgehalt geprüfte Schnitte wurden nach *A. Meyer* während 10 bis

12 Minuten im Trockenschrank bei 130° erhitzt. Nachher waren keine isolierten Tropfen mehr zu erkennen, und die Wiederholung der Reaktion ergab die Färbung mit bedeutend weniger Hypodermiszellen als zu Beginn; der Unterschied trat auch in der viel schwächeren Nachfärbung des Parenchyms zutage. Zu gleichen Ergebnissen gelangten wir beim Erhitzen von in Wasser befindlichen Schnitten über der Bunsenflamme.

Wir versuchten die beiden Reaktionen¹⁾ anschliessend an von uns im Institutsgarten gezogenem, frischem Untersuchungsmaterial. Mit einem ca. 1 mm dicken Wurzelstück trat die Schwefelsäurereaktion nach relativ kurzer Zeit sehr schön ein, und zwar, wie es für die frische Pflanze zu erwarten war, ohne jegliche Vorbehandlung. Wiederum wurden nur Öltropfen oder aber ganze Sekretzellen gefärbt. Auch hier bekamen wir in mehreren Fällen den Eindruck, als ob das Sekret von einer Blase umgeben sei. Mit HNO₃ kam eine Färbung nicht zustande!

Diese mit einer Anzahl Reagenzien unter verschiedenen Umständen erzielten Untersuchungsergebnisse führten uns zum vorläufigen Schluss, dass, trotz gewisser Vorteile der HNO₃, der H₂SO₄ und eventuell mit letzterer kombinierten Reagenzien wie Formalin der Vorzug zu geben sei, während der Salzsäure nur äusserst geringe diesbezügliche Bedeutung zuzuschreiben sei. Ideal fanden wir keines der erwähnten Reagenzien, schon deshalb, weil sie das Gewebe weitgehend angreifen und somit äusserst störend wirken. Auch zur Erforschung des Sekretes selbst erschienen uns dieselben nicht sehr günstig; so bewirkt die H₂SO₄ besonders leicht ein Zerplatzen der Tropfen. Die Untersuchungen an nichtvorbehandeltem Frischmaterial liessen immerhin der Vermutung Platz, dass die Schwefelsäurereaktion zur Feststellung der Lokalisation des Sekretes im allgemeinen, sowie des Zeitpunktes und Ortes des ersten Auftretens desselben, gute Dienste leisten könne.

Beim Ausführen der erwähnten Reaktionen an älterem Drogenmaterial konnten wir häufig eine Wahrnehmung machen, die, obschon sie nichts mit der Sekretion zu tun hat, nicht unerwähnt bleiben soll. Die innersten Gefässe erscheinen in zahlreichen Fällen ganz oder teilweise von einer gegenüber Agenzien sehr resistenten Masse erfüllt, die sich wie folgt verhielt: färbbar durch Sudan, unlöslich in absolutem Alkohol, Weingeist 90 %ig, Chloralhydrat, HNO₃ 64 %ig, H₂SO₄, Äther, Chloroform, Methylalkohol, Essigsäure, Xylol, Benzol; keine Färbung mit

¹⁾ Durch die früher nicht gerade günstigen Erfahrungen mit HCl beeinflusst, verzichteten wir hier auf die Anwendung derselben, was sich später als sehr ungeschickt erwies.

FeCl_3 , H_2SO_4 , Chlorzinkjod; mit Wasserdampf und im Trockenschrank bei 130° nicht flüchtig; langsam löslich in Natriumhypochlorit (10 %ig). Wir gingen der Sache nicht weiter nach, weisen jedoch darauf hin, weil bei andern Pflanzen schon Ähnliches beschrieben wurde.

C. Untersuchungen an fixiertem Material.

Es stammte, je nach der Jahreszeit, entweder von Pflanzen aus dem Institutsgarten oder von im Topf gezogenen Exemplaren. Die verschiedene Jahreszeit blieb ohne jeden Einfluss auf die Untersuchungsergebnisse, da sich in keinem Falle Abweichungen ergaben. Wir wählten als Objekte vorwiegend junge Hauptwurzeln, bisweilen auch Faserwurzeln aus und trachteten darnach, die Wurzelspitze vollständig zu erhalten.

Als Fixiermittel dienten uns Chromessigsäure, Essigsäure-Alkohol nach Carnoy, Pfeiffersche, Zenkersche und Flemmingsche Lösung, 2 %ige Kaliumbichromatlösung, gesättigte Kupferazetatlösung, 10 %iges Formalin und gleiche Teile 1 %iger Chromsäure- und gesättigter Kupferazetatlösung. Die verschiedenen Methoden stellten sich für unsere Zwecke nicht als gleichwertig heraus und waren auch nicht alle für denselben Zweck bestimmt. Die erstgenannten lieferten uns die Objekte zur Herstellung von Mikrotomschnitten. Über das Öl selbst liessen sich selbstverständlich an diesem Material keine Studien machen, da es herausgelöst wird. Das in einem das Sekret nicht extrahierenden Fixationsmittel behandelte Untersuchungsmaterial wurde vornehmlich in Form von Handschnitten studiert.

Die Mikrotomschnitte ¹⁾ wurden in Kanadabalsam eingebettet. Über die angewandten Färbemethoden wird an den entsprechenden Stellen berichtet.

Durch die Untersuchungen an fixiertem Mikrotommateriale hofften wir Aufschluss zu bekommen über den Bau der Hypodermis- und deren Nachbarzellen, die Anordnung von Zellkern und Plasma in denselben und ihre Membranverhältnisse. Bei den letztgenannten beschäftigte uns hauptsächlich die Frage nach der Existenz einer «resinogenen» oder ähnlichen Schicht sowie das Vorhandensein eines Näpfchens und einer Sekretblase.

¹⁾ Das bei Verwendung gewisser Fixationsmittel nötige leichte Auffärben der Objekte vor deren Einlegen in Paraffin erwies sich zugleich als willkommenes Hilfsmittel zur Erkennung günstiger Präparate, da sich die den Farbstoff am stärksten speichernde Wurzelspitze unverzüglich kräftig auffärbte.

Die Studien an Handschnitten von fixiertem, aber noch nicht vom Sekret befreitem Material sollten uns dagegen in erster Linie Aufklärung bringen über Ort, Art und Weise der Sekretablagerung.

I. Mikrotommateriale.

Unsere nun folgenden Befunde stützen sich auf Beobachtungen an einer sehr grossen Zahl von Quer- und Längsschnitten. Wir arbeiteten dabei in zahlreichen Fällen relativ grosse Abschnitte von Wurzeln, begonnen mit der Spitze, systematisch durch. Wir gelangten so zu einer lückenlosen Darstellung der Verhältnisse im jungen und jüngsten Alter der Wurzel, wenigstens soweit sie die Sekretion betreffen.

1. Kern- und Plasmaverhältnisse in der Hypodermis.

a) Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran.

Schon die ersten Voruntersuchungen zeigten uns, dass nicht alle Hypodermiszellen von gleicher Beschaffenheit sind. Ein Teil derselben besitzt eine bedeutend dickere Aussenmembran als die andern Zellen dieser Schicht. Sie treten besonders gut bei starker Ablendung hervor und besitzen als weitere Eigenart einen verhältnismässig sehr grossen, meist ovalen Kern, der sich fast ausnahmslos an der gegen das Parenchym gerichteten Innenwand befindet. Beinahe immer sitzt er in deren Mitte und stets läuft seine Längsachse mit der Zellmembran parallel. Er färbt sich mit Haematoxylin ausserordentlich stark auf und lässt am Rande deutlich dunkelviolette Körperchen erkennen. Merkwürdigerweise konnten wir schon in diesem Stadium in den Zellen ausser dem Kern nichts anderes erkennen, bisweilen trafen wir aber auch solche an, deren Kern noch mit etwas Plasma umgeben war. Diese merkwürdigen Hypodermiszellen treten schon sehr früh auf, fallen jedoch in älteren Stadien durch weiter eintretende Veränderungen noch bedeutend mehr auf. Da wir diese abweichend gebauten Zellen in engster Beziehung zur Sekretion vermuteten, schenkten wir ihnen in der Folge sehr viel Beachtung. Was ihre Häufigkeit betrifft, so fanden sich am Anfang 1—2 oder auch keine derartigen Zellen pro Querschnitt. Später konnten wir Schnitte mit bis 5 solchen feststellen, und schliesslich wurden sie wieder spärlicher.

Die Form der Hypodermiszellen ist keineswegs einheitlich. Wohl handelt es sich um 4—8eckige Zellen, aber deren Ausmasse zeigen starke Abweichungen. Wir erkannten deutlich zwei Typen von Zellen.

Die einen sind in tangentialer Richtung langgestreckt und bilden die grosse Mehrzahl, während andere Zellen radial gestreckt erscheinen. Bei den einseitig verdickten Zellen fanden wir ebenfalls beide Typen vor. Von der Wurzelspitze an bis in eine Entfernung von ca. 300 μ konnten wir jedoch unter ihnen ohne Ausnahme nur tangential gestreckte vorfinden. Mit Haematoxylin Ehrlich gefärbte Querschnittserien, stammend von Material, das mit gutem Erfolg¹⁾ nach Zenker fixiert

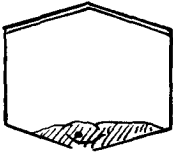


Fig. 9. Hypodermiszelle mit verdickter Aussenmembran und etwas degeneriertem, von wenig Plasma umgebenem Kern an der Innenwand.



Fig. 10 und 11. Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand, an der ein Gebilde haftet, bei dem es sich um einen Plasma- oder Blasenrest, eventuell sogar um ein sogenanntes Näpfchen handeln könnte.



Fig. 12. Andere, vorerst vereinzelt, später häufiger vorkommende Form eines in aussenwandverdickten Hypodermiszellen vorkommenden Gebildes.

worden war, ergaben, dass in ganz jungen Stadien die Hypodermiszellen von ungefähr gleicher Grösse wie ihre benachbarten Parenchymzellen, während die Epidermiszellen schon in diesem Zeitpunkt bedeutend kleiner sind. Schon sehr bald aber beginnen die Zellen der Hypodermis sich durch ihre bedeutende Grösse bemerkbar zu machen. Die Dimension

¹⁾ Als Nachteil des Verfahrens nennen wir, dass das Auswaschen der Objekte zum Zwecke der Entfernung des Fixiermittels relativ lange dauert und auch dann noch bei weitem nicht immer von völligem Erfolg begleitet war.

der Parenchymzellen nimmt gegen die Endodermis hin zu, wodurch man in deren Nähe wieder Zellen vom ungefähren Ausmass der Hypodermiszellen findet. Eine so verschieden starke Auffärbung der einzelnen Gewebe, wie wir es an anderer Stelle z. B. für Methylenblau angeben werden, kommt bei Verwendung von Haematoxylin viel weniger zum Ausdruck.

In den hier beschriebenen Schnitten lag das Plasma nicht mehr in seiner ursprünglichen Form vor, sondern es war zum Teil zu Klumpen kontrahiert. Im Gegensatz zu den andern Zellen fielen diejenigen der Hypodermis durch ihre hervortretende, zum Teil allerdings nur scheinbare, zum Teil aber wirkliche Leere auf.

Sowohl in Hypodermis als auch Subhypodermis beobachteten wir nicht selten merkwürdige Zellstrukturen, die leicht Anlass zu berechtigten Folgerungen boten, aber manchmal auch ebenso leicht zu Trugschlüssen führen konnten. Wir machen darauf aufmerksam, dass sich später verschiedene unter ihnen als für unsere Arbeit ohne Bedeutung herausstellten, uns jedoch zu Beginn zu irrigen Vermutungen Grund gegeben hatten und andern Beobachtern noch geben könnten.

Fig. 13. Aussenwandverdickte Hypodermiszelle mit brückenbildendem Plasmarest (?). Verdickte Hypodermiszellen mit Plasmabrücke (oder aus anderer Substanz bestehend?) treten mit zunehmendem Abstand von der Wurzelspitze häufiger auf. Die erste davon konnten wir in einer Entfernung von ca. 750μ von der Spitze feststellen. In einzelnen Fällen scheinen diese Zellen als weitere Eigentümlichkeit einen näpfchenartigen Anhang an der äusseren Wand zu besitzen.



Fig. 13.



Fig. 14.

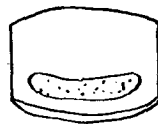


Fig. 15.

Fig. 14. Ähnliche Zelle wie in Fig. 12, jedoch in späterem Entwicklungsstadium. Unter der verdickten Aussenmembran findet sich eine Art Haut, deren Verlauf sehr oft nicht genau festzustellen ist. In einem noch späteren Zeitpunkt gibt sich das Gebilde häufig als ein der Aussenmembran genäherter Wulst zu erkennen, wie dies in Fig. 15 dargestellt ist. Spätere Untersuchungen haben ergeben, dass es sich dabei nicht um eine Substanz von plasmatischer Natur handelt, im

Unterschied zu den in der ersten Schicht der Subhypodermis aufgefundenen, sehr ähnlichen Zelleinschlüssen, bei denen es sich aber nur um kontrahiertes Plasma handeln konnte. Hier und auch im übrigen Parenchym trafen wir noch manch andere Formen von geschrumpftem Plasma an, das an der inneren Zellwand lokalisiert war.

Wir weisen indessen darauf hin, dass sich in den verdickten Zellen der Hypodermis Plasma (oder aus anderer Substanz bestehender Körper) vorzugsweise an der Aussenwand, gegenüber dem Kern vorfindet. Dieser eigentümliche Inhalt scheint also in sehr verschiedenen Formen aufzutreten und könnte manchmal sehr gut einer zersprungenen Blase entsprechen.

Von 3600 μ Entfernung von der Spitze an ergab sich in diesem Falle eine Abnahme der Häufigkeit des Auftretens verdickter Hypodermiszellen auf 0—1—2 pro Querschnitt.

In jungem Material besitzt der Kern dieser Zellen, wie schon früher gesagt, viel grössere Dimensionen als derjenige der gewöhnlichen Zellen der Schicht. Er ist etwa von der Grössenordnung der Kerne der grossen, weiter innen gelegenen Parenchymzellen. Liegt er an der Innenmembran, so besitzt er rundliche oder, was viel häufiger ist, langgestreckte Form; befindet er sich im Zentrum der Zelle, so ist er meist rund. Die runden Kerne übertreffen die ovalen etwas an Grösse, sind jedoch in der Minderheit. Das folgende Beispiel gibt einen Begriff von der Grösse des Kerns dieser Zellen: tangentialer Durchmesser einer Zelle 13,5 μ , Länge des Kerns 8 μ , radialer Durchmesser der Zelle 15 μ , Breite des Kerns 6 μ . Die durch Diazobraun G zu erzielende Braunfärbung dieser Zellen lässt auf hohen Gehalt an Plasma schliessen. Dieses zeigt sich ziemlich gleichmässig verteilt, jedoch ist es am reichlichsten in der Umgebung des Kernes vorhanden. Letzteres trifft natürlich in erhöhtem Masse für die Zellen mit mehr oder weniger innenwandständigem Kern zu.

Die in den verdickten Hypodermiszellen, meist nahe der Aussenwand befindlichen merkwürdigen Gebilde werden von Haematoxylin im Gegensatz zum Inhalt der übrigen Hypodermiszellen immer viel intensiver gefärbt. Das früheste Auftreten einer aussenwandverdickten Hypodermiszelle konnten wir in dem äusserst geringen Abstand von 100 μ von der Spitze wahrnehmen.

Ist uns bis zu einem Abstand von ca. 3500 μ von der Spitze stets die ausserordentlich strenge Lokalisation der Kerne der Hypodermiszellen mit verdickter äusserer Membran aufgefallen, so stossen wir von nun an auf etwas abgeänderte Verhältnisse. Statt eng der Innwand

anzuliegen, sind die Kerne jetzt häufig etwas davon entfernt. Wir können solche in der Zellmitte und sogar an der verdickten Aussenwand erkennen, wobei aber letzteres den selteneren Fall darstellt. Das eigentümliche Abrücken des Kernes von der Innenmembran kann etwa nicht auf zufälliges Verschleppen während des Schneidens oder einer andern Prozedur zurückgeführt werden, schon deshalb, weil einzig in diesen Zellen eine solche Abnormität zu beobachten ist. Bei ca. 4000 μ ist überdies merkwürdig, dass die Kerne der Hypodermiszellen viel weniger auffällig zu werden anfangen und sowohl schwächer gefärbt als diejenigen anderer Zellen, als auch nicht mehr von so auffallender Grösse sind. Wir neigen deshalb zur Annahme einer Rückbildung. In sehr vielen Fällen können wir überhaupt keinen Kern mehr wahrnehmen. Überdies macht sich nun ein weiterer, schon einmal kurz erwähnter, aber in der Spitzenregion wenig auffallender Unterschied im Bau der nicht verkorkten Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand bemerkbar: es gibt einerseits im Verhältnis zu den anderen Zellen der Schicht viel kürzere, dafür aber hohe, und anderseits lange, etwas niedrigere, nicht oder nur schwach aussenwandverdickte Zellen. Erstere bezeichnen wir mit «Kurzzellen» letztere als «Langzellen». Beide weisen merkwürdige Verhältnisse im Aufbau auf.

Ohne eine bedeutend verdickte Aussenmembran aufzuweisen, beherbergen die «Kurzzellen» Gebilde von eigentümlichem Aussehen, die ihren Sitz meist an der äusseren Wand, seltener in der Zellmitte haben. In letzterem Falle gleicht der in Frage stehende Inhalt häufig einem mehr oder weniger breiten Band, das die Zelle durchquert. Auf diesem Querstreifen lässt sich bisweilen der nur noch schwer erkennbare Kern sehen.

Beim andern Zelltypus, d. h. bei dem von uns «Langzellen» genannten, handelt es sich ebenfalls um solche von kleinerer Dimension als die gewöhnlichen Hypodermiszellen, jedoch sind sie im Gegensatz zu den «Kurzzellen» ausgesprochen lang. Sie besitzen in ihrem Innern ein ebenfalls sich stark anfärbendes Gebilde, das oft das Aussehen eines ungefähr in der Mitte durchgehenden Querbalkens besitzt. Der Kern ist nicht mehr zu beobachten. (Wir müssen uns bewusst sein, dass unter der Bezeichnung «Langzellen» nur die Zellen vom hier beschriebenen Aussehen gemeint sind und nicht etwa auch die häufig langen, gewöhnlichen Hypodermiszellen, die, wie schon gesagt, grösser sind.)

Im Unterschied zu den «Kurzzellen» fehlt den «Langzellen» jede Wandverdickung, oder diese ist äusserst gering. Die grösste von uns angetroffene Dicke der Aussenwand betrug 1,5 μ !

Die beschriebenen Gebilde im Innern von Zellen sind in der Regel streng lokalisiert auf die Kurz- und Langzellen. Übergangsformen zwischen den beiden Zelltypen konnten wir beobachten.

Während in manchen Partien das Auftreten der beschriebenen sonderbaren Gebilde selten ist oder dieselben überhaupt fehlen, gibt es solche, wo sie häufig aufzufinden sind.

Die Beobachtung zahlreicher Schnittserien hat also ergeben, dass die Zellen mit verdickter Aussenwand sich mit der Zeit weitgehend verändern können. Wir stellten fest, dass diejenigen mit gut erhaltenem, innenwandständigem Kern mit zunehmender Entfernung von der Wurzelspitze seltener werden und immer mehr durch Zellen mit den beschriebenen Querbalken ersetzt werden. Während sich diese Gebilde in jungen Zonen nahe der Aussenwand feststellen lassen und dabei deren Verdickung fälschlicherweise nicht selten viel bedeutender erscheinen lassen als sie in Wirklichkeit ist, rücken sie mit zunehmender Entfernung von der Wurzelspitze gegen die Zellmitte vor. Die Frage, ob mit den morphologischen Veränderungen auch solche funktioneller Art verbunden seien, war anhand von fixiertem Material allein nicht zu beantworten.

Über das Wesen der eigentümlichen Hypodermiszellen sowie die Gründe, welche zu einer Änderung ihrer inneren Struktur führten, waren wir uns nach den bis jetzt durchgeführten Untersuchungen noch sehr wenig im klaren, und die hier folgenden Befunde brachten keine Aufklärung.

Über manchen der vielgenannten Zellen beobachteten wir mit auffälliger Deutlichkeit die Anwesenheit stark verdickter Epidermiszellen. Die an letztere anschliessenden Nachbarzellen hingegen zeigten keine Verdickung. Es ergab sich die Frage nach der Existenz eines bestimmten Zusammenhanges. Entgegen unseren Erwartungen sind wir zur Verneinung derselben gelangt; denn wir konnten durchaus keine Regelmässigkeit im Vorkommen verdickter Epidermiszellen über verdickten Hypodermiszellen feststellen. Bald handelte es sich um unverdickte, bald um verdickte Epidermiszellen. Die gleiche Erfahrung machten wir mit der Frage, ob wohl die verdickten Hypodermiszellen in Beziehung zu den aus der Epidermis entspringenden Papillen stehen. Papillen entspringen ebensogut über gewöhnlichen als auch verdickten Hypodermiszellen, und es liess sich keine Regel aufstellen, mit Ausnahme vielleicht von der, dass am Anfang letzteres, später ersteres häufiger vorkommt. Die ersten, anfänglich sehr spärlichen Papillen treten in ca. 2000 μ Entfernung von der Spitze auf. Bei 2400 μ sind sie schon recht häufig anzutreffen.

Wir konnten mit Sicherheit feststellen, dass die erwähnte, von ca. 3500 μ an bemerkte geringere Stabilität der Verhältnisse in den verdickten Zellen der Hypodermis nichts zu tun hatte mit der Tatsache, dass in der Nähe dieses Bereiches (zwischen 3000 und 3300 μ) eine Nebenwurzel entsprang. Wir fanden allgemein, dass Abzweigungen ohne Einfluss auf die Struktur der Hypodermiszellen blieben. Das in einem Falle angetroffene auffallende Fehlen der Kerne in den fraglichen Zellen gerade oberhalb einer Abzweigung auf einer Länge von ca. 100 μ wurde von uns nur als Zufall bewertet. Doch könnte man sich auch fragen, ob nicht gerade in der Nähe einer ausmündenden Abzweigung der Bedarf an Durchlasszellen in der Hauptwurzel geringer wird und daher eine eventuelle Umwandlung der fraglichen Zelle möglich wäre.

b) Kern- und Plasmaverhältnisse in den «gewöhnlichen» Hypodermiszellen.

Nachdem bis jetzt namentlich die Rede von den Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran gewesen ist, müssen wir uns jetzt den übrigen Zellen dieser Schicht zuwenden. Wir haben schon darauf hingewiesen, dass es mit zunehmender Entfernung von der Wurzelspitze immer schwieriger wird, einen Kern ausfindig zu machen, und dass überhaupt die Mehrzahl der Zellen leer erscheinen. Durch sorgfältige Betrachtung konnten wir jedoch feststellen, dass letzteres nur teilweise zutrifft und oft durch die Fixations- oder Färbemethode vorgetäuscht wurde. Dies zeigte wiederum den Wert der Verwendung verschiedener Arbeitsmethoden. Die Zahl der wirklich leeren Zellen nimmt mit wachsendem Abstand von der Spitze deutlich zu.

In einer grossen Zahl von Schnitten finden wir an der Aussenwand vieler Hypodermiszellen ein ganz dunkel gefärbtes Gebilde von dem in Fig. 17 gezeichneten Aussehen. Offenbar handelt es sich um den sehr stark rückgebildeten Kern, der noch von Spuren Plasma umgeben ist oder eventuell sogar nur noch allein übriggeblieben ist. Diese Vermutung erwies sich in der Folge als richtig. Solch stark rückgebildete Kerne lassen sich in vielen Objekten schon in sehr geringer Entfernung (ca. 150 μ) von der Wurzelspitze beobachten, was auf frühzeitigen Beginn der Sezernierungstätigkeit hinweist und in Übereinstimmung mit den an Frischmaterial erhaltenen Ergebnissen steht.

Die Fig. 16 und 17 geben einen Begriff von der durch Färbung klar hervortretenden Verschiedenheit der beiden Haupttypen von Hypodermiszellen. Es handelt sich dabei um Material, das mit Chrom-

essigsäure fixiert worden ist. In Fig. 17 erscheint der Kern kompakt dunkel gefärbt.

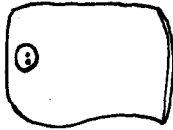


Fig. 16.



Fig. 17.

In zahlreichen Hypodermiszellen gewahren wir die Anwesenheit eines mehr oder weniger vollständigen Ringes. Ist ein Zellkern vorhanden, so liegt er stets diesem Ringe auf.

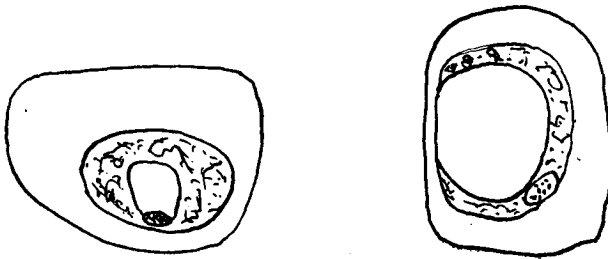


Fig. 18 und 19.

Mit Kernschwarz gefärbtes Material.

Dieser Ring besitzt körnige Struktur und lässt die Frage auftauchen, ob es sich bei ihm um Plasma oder eventuell um eine Sekretblasenhülle handle. Wir studierten diese Frage eingehend, und zwar besonders an Frischpräparaten, weshalb wir an jener Stelle darauf zurückkommen werden. Alle Anzeichen deuten darauf hin, dass es sich bei dem ringförmigen Gebilde um Plasmareste handelt. Die Korrelation zwischen der Grösse des Plasmarestes und der Kerngrösse trat ebenfalls deutlich hervor. Geringe Plasmareste waren von gleichfalls stark rückgebildeten Kernen begleitet und umgekehrt.

Als weiteren Beweis für die Richtigkeit unserer Annahme betrachten wir den Umstand, dass die in älterem Material mit vorwiegend leer erscheinenden Hypodermiszellen noch vorhandenen Ringe und Kerne im allgemeinen nur mehr sehr unvollständig sind.

Um die verschiedenen Gewebe besser hervortreten zu lassen und auch als Hilfsmittel für deren Erkennung lieferten uns die nach *F. Schwarz* (160) ausgeführten Färbungen mit sogenannten substantiven Farbstoffen günstige Resultate. Wir verwandten die gleichen Farbstoffe wie für Frischmaterial, doch führten wir den Färbeprozess in der vom Autor angegebenen Weise durch, während wir uns dort auch ohne Vorbehandlung begnügten. (Wir bedienten uns 0,8 %iger Farblösungen. Vor dem Einbringen der Schnitte in letztere wurden sie 5—8 Minuten in Natriumhypochlorit [0,2 % Aktivchlor], dann 5 Minuten in Natriumthiosulfat und schliesslich noch in Wasser gewaschen.) Im Gegensatz zu den später erwähnten, mit unvorbehandeltem Frischmaterial gemachten Erfahrungen kommen sehr gute Ergebnisse mit den Farbstoffen Dianildunkelblau R und insbesondere Chicagoblau 4 R zustande. Vor allem werden die Zellkerne kräftig und scharf gefärbt. Deren orangegefärbte Nukleolen treten ausserordentlich deutlich hervor. Das Auffinden der Korklamelle bereitet bisweilen etwas Schwierigkeit, doch lässt sie sich eindeutig zwischen zwei Zelluloselamellen nachweisen. Ihre Feinheit gestattete uns jedoch nicht, deren Farbe festzustellen. Die besten Färbungsergebnisse jedoch ergab auch hier wieder das Diazobraun G. Die damit erzielten Färbungen zeichnen sich vor allem durch ihre Sauberkeit und Klarheit aus, während die Farbunterschiede nicht sehr bedeutend sind. Der Kern erscheint schwach gelbbraun, die Nukleolen gelblich. Die Gefässe werden teils orange, teils lila gefärbt, die Zellmembran der Parenchymzellen dunkelviolet, der Hypodermis und Epidermis orange-gelbbraun-bräunlichviolet, die Stärke hell blauviolett.

Dauerpräparate in Kanadabalsam von nach Schwarz gefärbten Objekten erweisen sich als nicht sehr haltbar. Zudem hat die Farbintensität unter der Vorbehandlung zu leiden.

Der Kern befindet sich vorzugsweise auf der gegen die Epidermis gerichteten Seite, doch ist die Lokalisation nicht streng durchgeführt; immer aber ist der Kern mit dem Plasmaring in Verbindung, ob er nun inner- oder ausserhalb desselben anzutreffen sei. Der Ring selbst befindet sich ausnahmslos auf der gegen aussen gerichteten Seite der Hypodermiszellen. Die Membranen der letzteren erscheinen hellblau-rötlichblau gefärbt, während diejenigen der Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran durch kräftige, ins Gelbe gehende Rotfärbung auffallen und somit nur wenig von den rot gefärbten Epidermiszellen verschieden sind. Die Kerne sämtlicher Zellen sind rot gefärbt und auch in den selbst rot gefärbten Zellen stets sehr deutlich zu sehen. Da die

Kernmembran sehr kräftig gefärbt ist, erscheinen die Kerne sehr gut gegen aussen abgegrenzt. Für Untersuchungen anhand mit metachromatischen Farbstoffen behandelter Präparate sind Längsschnitte ganz bedeutend besser geeignet als Querschnitte, da die Differenzen in den Farbtönen viel besser zutage treten.

Wir müssen hier auf eine merkwürdige Erscheinung aufmerksam machen, die uns bei der ersten Beobachtung nicht wenig Kopfzerbrechen verursacht hatte. In einem Längsschnitte stiessen wir plötzlich auf Hypodermiszellen mit Gebilden, die durchaus näpfchenartiges Aussehen besaßen. Ihr Vorkommen war streng auf die Seitenwände beschränkt und sie liessen sich mit Sudan färben. Fig. 20 zeigt eine solche Zelle, in der zugleich auch der bekannte Plasmaring sichtbar ist.

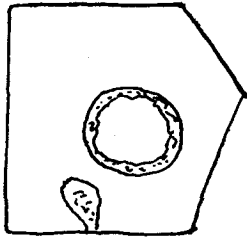


Fig. 20.

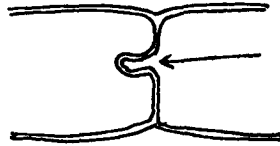


Fig. 21.

Nach den zahllosen Versuchen zur Auffindung von Napf und Stiel in den Hypodermiszellen kam uns die neue Entdeckung etwas rätselhaft vor. Aber auch die Tatsache, dass die scheinbaren Näpfchen sich mit Fettfarbstoffen auffärben liessen, stand ganz im Widerspruch zu den von neueren Autoren gemachten Erfahrungen und bewog uns zu doppelter Vorsicht. Jedenfalls konnte es sich aber nicht um Verunreinigungen handeln. Die Aufklärung liess nicht auf sich warten: wir waren zufällig gerade auf den extremsten Fall einer Erscheinung gestossen, die wir in der Folge in mehr oder weniger starkem Grade bei fixierten Schnitten noch wiederholt angetroffen haben. Es handelte sich einfach um das Auftreten eines mehr oder weniger starken Schrumpfungsvorganges, der die Radialwände der Hypodermiszellen betroffen hatte (Fig. 21).

Wir konnten mit Sicherheit feststellen, dass an der mit einem Pfeil bezeichneten Stelle ein Unterbruch vorhanden war, indem die Membran der Zelle rechts in die Einbuchtung der Nachbarzelle hineinging.

Die Angabe dieser Fehlerquelle ist wichtig, weil Gebilde auftreten, die bei Nichtkenntnis der lokalen Verhältnisse ohne weiteres für Näpfchen oder eher noch für Sekretblasen mit Stiel gehalten werden können. Im vorliegenden Falle waren die die richtigen Verhältnisse klar wiedergebenden Objekte gegenüber den irreführenden bedeutend in der Minderheit.

Die Kerne der gewöhnlichen Hypodermiszellen sind nicht nur in Grösse und Gestalt, sondern auch in ihrem inneren Aufbau verschieden von denjenigen der übrigen Zellen. Dies kommt in ihrem Verhalten gegenüber von Farbstoffen deutlich zum Ausdruck. Diazobraun G färbt dieselben ausgesprochen braun- bis dunkelviolett. Auch hier treffen wir dieselben vorzugsweise in der Nähe der äusseren Zellwand lokalisiert, begleitet von einem mehr oder weniger rückgebildeten «Ring». Vergleichsmässige Kernmessungen ergaben folgende Durchschnittswerte für den längsten Durchmesser: Epidermis ca. $4,5 \mu$; Hypodermis: gewöhnliche Zellen bis 3μ und kleiner, aussenwandverdickte Zellen $7,5-11 \mu$, Subhypodermis um 6μ , inneres Parenchym grösser. Die grössten Kerne befinden sich in den meist sehr langen und schmalen, den Gefässen aufliegenden Zellen. Wir fanden hier bis 17μ lange, jedoch nur $3-4,5 \mu$ breite Kerne.

2. Kern- und Plasmaverhältnisse im Subhypoderm.

Die früher erwähnten Erfahrungen mit Färbungsmethoden, die das nächst der Hypodermis gelegene Rindenparenchym gleich oder ähnlich gefärbt wie jene erscheinen liessen, sowie die unerwarteten Ergebnisse der Frischmaterialstudien bewogen uns, auch den auf die Hypodermis nach innen folgenden Parenchymzellen die nötige Aufmerksamkeit zu schenken. Wir konnten dabei feststellen, dass unter ihnen niemals solche Unterschiede auftreten, wie wir sie in der Hypodermis angetroffen haben und dass vor allem solche einseitig verdickte Zellen gänzlich fehlen. Im Aufbau des Kernes lassen sich nur geringfügige Verschiedenheiten nachweisen. Aus den ersten Schnittreihen ergab sich, dass die Kerne zwar nicht streng lokalisiert sind, aber immerhin in mehr oder weniger ausgeprägter Weise an einem der folgenden drei Orte vorzufinden sind: nämlich nahe der äusseren oder der inneren Membran oder aber im Zentrum der Zelle. Die letztgenannte Möglichkeit erweist sich in der äussersten Spitzenregion als die am häufigsten vorkommende. Bei einer Entfernung von ca. $250-300 \mu$ von der Spitze ändert sich aber das Bild fast plötzlich, denn von hier an wird die Lokali-

sation in der Nähe der Aussenwand die häufigste. Die Zellen dieser der Hypodermis benachbarten Zellschichten, die wir kurzerhand *subhypodermale Zellen* nennen wollen, erscheinen reich an Plasma und enthalten wechselnde Mengen Stärke. Ihr Kern ist meist etwas kleiner als derjenige der Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand. Mit der nach innen wachsenden Grösse der Parenchymzellen geht eine Volumenzunahme des Nukleus einher, so dass wir bisweilen auf Kerne mit ähnlichem Aussehen stossen, wie die der noch jungen aussenseitig verdickten Hypodermiszellen. Wesentliche Unterschiede zwischen den eigentlichen subhypodermalen Zellen (Behrerberger des sogenannten «inneren» Sekretes) und den weiter innen gelegenen, kurzerhand Parenchymzellen genannten Zellen konnten wir nicht ausfindig machen.

Für die vorliegenden Studien verwandten wir vorwiegend Schnitte, die mit für diesen Zweck so geeigneten substantiven Farbstoffen nach Schwarz gefärbt worden waren. Das fragliche Material war mit Chromessigsäure oder nach Carnoy sehr günstig fixiert worden. Beide Methoden ergeben übereinstimmende Resultate.

3. Die speziellen Verhältnisse in der Wurzelspitze.

Dem Studium der unmittelbaren Spitzenregion der Wurzel schenkten wir spezielle Beachtung. Ganz in Übereinstimmung mit den Versuchen an Frischmaterial konnten wir beobachten, dass die Verhältnisse von Fall zu Fall verschiedener Art sein können. In der Regel unterscheiden sich, wie zu erwarten war, die Zellen der Hypodermis von den übrigen nicht, was besonders deutlich in der übereinstimmenden Kernfärbung zum Ausdruck kam. Wir trafen hingegen auch auf Objekte, die aussenwandverdickte Zellen bis in die Wurzelspitze erkennen liessen und in den normalen Hypodermiszellen etwas dunklere Färbung und eine gewisse damit einherschreitende Deformation mancher Kerne zeigten. Die Verfolgung der Hypodermis in der Wurzelhaube war mit Schwierigkeiten verbunden. Wir glaubten, in mehreren Schnitten das Herumgehen derselben um die Spitze beobachten zu können. Wir hofften auf eine bessere Ausbeute durch Anwendung von Reaktionen, unter denen uns die Jod-Schwefelsäure-Reaktion am geeignetsten schien.

Jodjodkalilösung färbt nach Carnoy fixierte Wurzelspitzen kräftig gelb, und zwar speziell einen nicht ganz bis zu unterst gehenden Keil davon. Daneben fallen in der zweitäussersten Schicht der Wurzelspitze braungefärbte Kugeln auf. Wir konnten das Auftreten solcher Kugeln bis auf eine Distanz von 650μ von der Spitze feststellen. Mit zunehmender

Annäherung an letztere nahmen dieselben an Zahl und Grösse sehr stark zu. Bei der genannten Schicht handelt es sich nicht um die Hypodermis, sondern diese lässt sich deutlich bis auf ca. 120 μ Entfernung von der Spitze als dritte Schicht erkennen. Ihre Zellen sind etwas grösser als diejenigen der übrigen Schichten und weisen dunkler gefärbte Wände auf. Allgemein sind die Zellen der Spitzenregion quadratisch oder höher als lang.

Bei Zugabe von H_2SO_4 1:1 zu mit Jodjodkali behandelten Präparaten geschieht folgendes: auf eine Entfernung von ca. 650 μ bleibt die Wurzelspitze ganz kräftig gelb gefärbt. Nachher geht die Gelbfärbung im Zentrum noch weiter und hört dann ebenfalls auf, so dass von da an alle Zellwände des Längsschnittes blau erscheinen. Die Gelbfärbung der Spitze führen wir auf die dort herrschende grosse Plasmakonzentration zurück und nicht etwa auf die Färbung der Membranen. Letztere sind überaus dünn und zweifellos blau gefärbt, jedoch ganz in den Hintergrund gedrückt. So ist z. B. das Blau der Zellwände der äussersten Schichten deutlich zu erkennen. Anfänglich ist die Membran der Hypodermiszellen gleich beschaffen wie die der andern Zellen, doch tritt die Differenzierung sehr rasch ein.

Ähnlich wie die Jod-Schwefelsäure-Reaktion lässt auch die Färbung der Schnitte mit Diazobraun G die verschiedenen Zonen der Wurzelspitze deutlich unterscheiden.

Bei den Zellen des Subhypoderms der Spitzenregion wirkt ins Auge fallend die verhältnismässig gewaltige Grösse der Zellkerne. So betragen bei einer 12 μ breiten und 10,5 μ langen Zelle die Länge des Kernes 7,5 μ , der Durchmesser des Kernkörperchens 2 μ . Während im vorliegenden Fall nur ein Nukleolus vorhanden ist, besitzen andere Zellen nebst einem grossen noch kleinere oder überhaupt nur kleinere. Mit zunehmendem Abstand von der Spitze wird das Vorkommen eines einzigen Kernkörperchens immer seltener.

Eine andere subhypodermale Zelle derselben Region ergab folgende Daten: Länge 8,5 μ , Breite 9 μ . Durchmesser des Kernes 6 μ , des Nukleolus 2,5 μ . Solche Zellen fanden wir auch in jungen, noch in der Hauptwurzel befindlichen Abzweigungen.

Die Zellen des «Keiles», also der Zone mit der lebhaftesten Zell-tätigkeit, sehen den soeben beschriebenen ähnlich, nur sind sie kleiner. Der hohe Plasmareichtum dieses Bereichs kommt auch in der allgemeinen Rosafärbung desselben zum Ausdruck. (Selbstverständlich stösst man in

dieser Zone auf verschiedenartig aussehende Kerne, wie dies infolge der vielen Zellteilungen nicht anders zu erwarten ist.)

Je weiter man von der Spitze wegrückt, um so «normaler» werden die Verhältnisse, und Zellen vom Aussehen der oben erwähnten verschwinden. Der Kern wird im Verhältnis zur gesamten Zellgröße kleiner. Auch wird er nun in seiner ganzen Oberfläche kräftig gefärbt und nur die Nukleolen stechen durch noch dunklere Färbung hervor. Bei auf gleicher Höhe befindlichen gewöhnlichen Hypodermiszellen bildet der Kern schon in sehr vielen Fällen ein undifferenzierter, stark gefärbter Klumpen.

Die beschriebenen Zellen mit Riesenkern treten von der Wurzelspitze bis in eine Entfernung von ca. 700 μ von derselben auf, und zwar sowohl im Subhypoderm als auch im sogenannten Keil. Diese Kerne sind entweder gefärbt oder sie besitzen einen gut sichtbaren farblosen Hof. Im letzteren Fall haben dieselben glasiges Aussehen und erscheinen oft so wenig differenziert, dass man annehmen könnte, es handle sich um leeren Raum.

4. Membranverhältnisse unter besonderer Berücksichtigung der Hypodermis.

Beim Behandeln mit Chlorzinkjod oder Sudan war auffällig, dass es bisweilen zwischen Hypodermis und Endodermis Zellen gab, deren Membran sich genau gleich aufzufärben schien, wie die Wand der Zellen der beiden erwähnten Schichten. Wurden jedoch die Schnitte nach der Chlorzinkjodprobe in Wasser entfärbt, für kurze Zeit in Natriumhypochloritlösung gebracht, dann mit essigsauerm und hierauf destilliertem Wasser gespült und erst nun mit Sudanglyzerin behandelt, so ergab sich ein anderes Bild. Rot waren nur die Zellen der Hypodermis und Endodermis. Die Innenwand der Hypodermiszellen erwies sich als die schwächste, während sich dies bei den Epidermiszellen von der Aussenmembran sagen liess. Eine nicht einmal 30 Sekunden dauernde Einwirkung der 2½ %igen Hypochloritlösung hatte genügt, um dieselbe bei zahlreichen Zellen gänzlich aufzulösen. (Die übrigen Zellen waren durch das Vorgehen natürlich weitgehend zerstört worden.)

Mit Chlorzinkjod behandelte Querschnitte ergaben zum Teil etwas voneinander abweichende Resultate. Das Parenchym erschien stets blau, die Epidermis hingegen, je nach Alter, ebenfalls blau oder aber gelb. Hypodermis und Endodermis wurden immer gelb. In einer Anzahl von Schnitten machten sowohl Hypodermis als auch Endodermis den Eindruck, stellenweise zwei- bis dreireihig zu sein. Meistens konnten

wir jedoch deren Einreihigkeit deutlich feststellen. Bisweilen kam es auch vor, dass in der auf die Hypodermis folgenden Schicht einige Zellen ebenfalls ganz deutlich gelb statt blau gefärbt wurden.

Eine Behandlung der Schnitte mit 40 %iger Kalilauge vor oder zwischen der Einwirkung des Chlorzinkjodes lieferte dieselben Resultate wie Chlorzinkjod allein.

Bei näherer Betrachtung ergab sich, dass die Membran der Hypodermiszellen aus mehreren Lamellen besteht. Wir bekamen den Eindruck vom Vorhandensein von drei solchen, wobei die innere und äussere Lamelle blau, die mittlere gelb erschien. Die letztere ist verkorkt.

Erhitzen der Schnitte auf freiem Feuer führte die Sudanfärbung viel rascher und auch schöner herbei als kalte Behandlung. Beim Erwärmen kam auch hier zum Vorschein, dass die Korklamellen der Epidermis, Hypodermis und Endodermis ein nicht ganz gleiches Verhalten aufweisen. Am deutlichsten trat diejenige der letzteren hervor. Die Suberinlamelle der Hypodermis zeigte die Merkwürdigkeit, dass sie von kleinen orangegefärbten Kügelchen besetzt war. Bei der Endodermis konnten wir diese Erscheinung nur selten und in viel schwächerem Masse konstatieren. Die in der Kälte gut sichtbare Lamelle der Epidermis war nach dem Erwärmen gänzlich verschwunden. Die Beständigkeit der drei Korksichten zeigte also im vorliegenden Falle (es handelte sich zum Teil um nach Carnoy, zum Teil um nach Pfeiffer fixiertes Material) ganz bedeutende Unterschiede.

Durch Färben von in Chloralhydrat befindlichen Schnitten mit Methylenblau (0,2 %) wurde eine Lamelle (die mittlere) der Hypodermiszellwand dunkelblau gefärbt, auf der wir häufig heller gefärbte, wie gequollene Auflagerungen wahrnehmen konnten. Gequollen erschienen auch die Membranen der Parenchymzellen sowie Innen- und Aussenmembran der hypodermalen Zellen mit «Brücken» und ähnlichen Gebilden. Die verdickte Aussenmembran von Hypodermiszellen ohne solche Zellinhalte zeigte hingegen keine Volumveränderung. Sie erschien hellblau leuchtend.

Einstündiges Einwirken von 3 %iger Chromsäure genügte nicht zur Zerstörung des Plasmas, hingegen kam es zu starker Quellung der Parenchymzellwände. Hypoderm- und Epidermzellwände wurden durch diese Behandlung nicht verändert. Die Aufklärung der Membranverhältnisse gelang uns am besten vermittelt der Jod-Schwefelsäure-Reaktion, die wir in folgender Weise anstellten: zu Querschnitten von nach Carnoy fixierten Objekten fügten wir Jodjodkalilösung. Dadurch

färbten sich die stärkehaltigen Partien blau, während die Plasmaanteile, die Gefässe, die Membranen der Hypodermis, Epidermis und Endodermis gelb erschienen (Fig. 22).

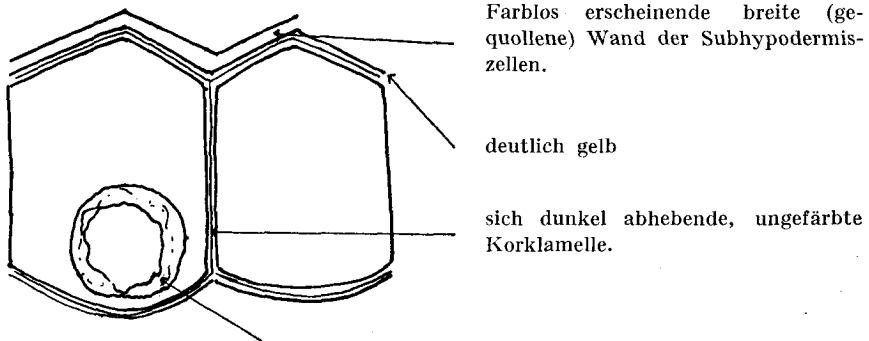


Fig. 22. «Ring» ebenfalls gelb.

Die scharfe Abgrenzung der Hypodermiszellen von denen der Subhypodermis war auffällig, während zwischen gewöhnlichen und aussenwandverdickten Hypodermiszellen keine grosse Differenz zutage trat. Die eigentümlichen Zellinhalte, wie Brücken usw., erschienen ebenfalls in gelber Farbe und die verdickte Membran selbst auch, wobei die Verdickung durch besonders kräftige Tönung auffiel. Klarheit über die Existenz und den eventuellen Verlauf einer verkorkten Lamelle in den Zellen der letzteren Art bekamen wir erst nach der Zugabe der H_2SO_4 (nach Absaugen der Flüssigkeit H_2SO_4 1 : 1), wodurch ein prächtiges Bild zustande kam: Membranen der Parenchym- und Markzellen blau, plasmatische Anteile im ganzen Schnitt gelb; Hypodermis, Endodermis und Epidermis gelb. Die Hypodermiszellen zeigten nun einwandfrei eine ganz dünne, scharfe Korklamelle von dunkelbrauner Farbe. Letztere fehlt den Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand. Ein Unterschied in den Membranverhältnissen zwischen Zellen des Parenchyms konnten wir hier nicht beobachten. Mit der Jod-Schwefelsäure-Reaktion gelang es uns nicht, in Hypodermis und Epidermis blaue Lamellen festzustellen, ausgenommen in der an das Parenchym grenzenden Wand der verdickten Hypodermiszellen.

Die Schwefelsäure bewirkte eine Vertiefung des gelben Tones der Aussenwandverdickung der fraglichen Hypodermiszellen und deren Brücken, Balken usw., so dass diese gegenüber dem blassgelben Plasma goldgelb erschienen. In der Epidermis konnten wir bald deutlich eine

ebenfalls braungefärbte Lamelle feststellen, bald schien sie zu fehlen. Wir verfolgten diese Tatsache nicht weiter und nehmen an, es handle sich um Altersunterschiede. Die verkorkte Lamelle ist stets, in welcher Zellschicht sie auch anzutreffen sei, überaus dünn. Am ausgeprägtesten und am widerstandsfähigsten ist sie jedoch ohne Zweifel in der Hypodermis vorhanden. Wir haben uns davon u. a. auch anhand mit 50 %iger Chromsäurelösung gemachter Proben überzeugen können. Wurzelspitzen werden davon augenblicklich total vernichtet. Mit zunehmendem Abstand von der Wurzelspitze beginnen Hypodermis, Endodermis, Epidermis und Gefässe der Chromsäurewirkung Widerstand zu leisten, wobei sich die erstgenannte als die zähste erweist. Die aussenwandverdickten Zellen der Schicht werden entsprechend ihrer Natur (unverkorkt) rasch gelöst. In den gewöhnlichen Hypodermiszellen erweisen sich die Innenwände als am schwächsten, während die Seitenwände am längsten standhalten.

Der Beginn der Verkorkung ist wie derjenige der Sekretionstätigkeit verschieden. Wie bei letzterer kann frühes Eintreten als Regel gelten; so zeigen z. B. noch in der Hauptwurzel eingeschlossene Wurzelabzweigungen schon deutliche Verkorkung. In andern Fällen trafen wir auf Wurzelspitzen, die auf grössere Distanzen hin keine verkorkten Hypodermiszellen wahrnehmen liessen.

Für die Untersuchung der Natur der Wandverdickungen und eigenartigen Einschlüsse der Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran kamen für uns hauptsächlich Studien an frischem Material in Frage. Jedoch führten wir in vielen Fällen Paralleluntersuchungen an fixiertem Material durch, deren Ergebnisse hier folgen.

Die Frage, ob in den äusseren Teilen der Baldrianwurzel, besonders aber in den Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand, verholzte Partien vorkommen, wie dies schon behauptet worden ist (z. B. auch von *Mignon* [111]), untersuchten wir eingehend unter Benützung folgender Reagenzien: Phloroglucin-Salzsäure, Anilinsulfat 1 % nach Behrens, Kaliumpermanganat 1 % nach Mäule, Casparis Reagens. Dabei waren wir darauf bedacht, für alle Reaktionen vom gleichen Material zu verwenden.

Phloroglucin-Salzsäure erzielt nur eine Rosafärbung der älteren Gefässe, während alle anderen Partien unverändert bleiben.

Mit Anilinsulfat (frisch bereitete Lösung!) tritt überhaupt keine Reaktion ein.

Kaliumpermanganat nach Mäule lässt zwar die Membranen der Hypodermiszellen sehr klar hervortreten und deren ganz andere Natur sichtbar werden, doch kommt keine Verholzungsreaktion zum Vorschein.

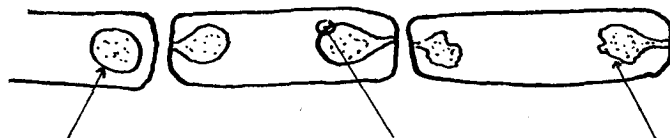
Mit Casparis Reagens können wir nicht nur eine Blaufärbung älterer Gefäße erzielen, sondern eine solche tritt auch häufig in den verdickten Hypodermiszellen vom Typus lang und schmal auf, indem sowohl Wandverdickung als auch «Brücke» hellblau getönt werden. Dabei ist die Farbintensität der letztern bedeutend intensiver.

Diese Blaufärbung mit Casparis Reagens konnten wir nur an sogenannten verdickten «Langzellen» feststellen.

Mit Rücksicht auf die von der *Tschirchschen* Schule vertretenen Ansichten lag die Frage nahe, ob es sich bei den Wandverdickungen und balkenförmigen Einschlüssen um Gebilde mit Schleimnatur handelt. Die Verwendung verschiedener Quellungsmittel förderte jedoch nichts zutage, was dafür gesprochen hätte. Quellung trat überhaupt nicht ein oder sie war nur äusserst gering. Wir haben diesbezügliche Versuche in grösserem Maßstab an Frischmaterial durchgeführt.

II. Untersuchungen an noch sekrethaltigen Präparaten.

Freihandlängsschnitte von Material, das wir mit Kupferazetat oder Chromsäure-Kupferazetat fixiert hatten und das sich schon seit fünf Monaten in gesättigter Kupferazetatlösung befunden hatte, ergaben keine Spur von blauer oder grüner Färbung. Von einem etwas dickeren Wurzelstück stammende Schnitte zeigten jedoch eine andere, sehr merkwürdige Erscheinung, die sich später als von ganz grosser Bedeutung erwies. In den äusseren Schichten des Rindenparenchyms befanden sich zahlreiche Zellen, die eines oder seltener zwei, einerseits zwar sehr deutliche, andererseits jedoch im Schnitt durchaus nicht auffallende Bläschen enthielten. Letztere fielen durch ihre typische Anordnung auf. Sie befanden sich ausschliesslich an den Querwänden der langgestreckten Zellen und besaßen ein Stielchen, das sie mit der Zellmembran verband. Die folgenden Fig. 23—25 geben über deren Struktur nähere Auskunft.



Bläschen, dessen Stiel im Schnitt nicht getroffen wurde.

Zellkern.

Gesprungene, geschrumpfte Blase.

Die Bläschen waren deutlich gekörnt, die Zellkerne gelblich gefärbt und meist etwas geschrumpft. Das Stielchen erwies sich als hohl, und der Hohlraum war mit der Blase in Verbindung (Fig. 24/25).

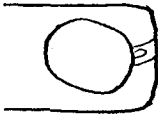


Fig. 24.

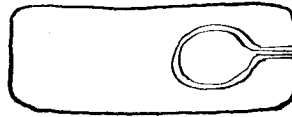


Fig. 25.

Es handelt sich um die gleiche, aus verschiedener Höhe betrachtete Zelle.

Die Zellen, in denen solche Bläschen sichtbar waren, enthielten in keinem Falle Stärke. In sehr vielen von ihnen konnten wir nur noch Blasenreste feststellen.

Der Kern der fraglichen Zellen befand sich mit Vorliebe dem Bläschen genähert, und zwar meistens zwischen jenem und der inneren Membran. Wir konnten in einigen Fällen zwei Kerne pro Zelle beobachten.

Wir versuchten den Einfluss einiger Reagenzien auf die beschriebenen Blasen zu verfolgen. Sowohl Alkohol als auch Äther änderten daran nichts oder nur wenig, indem der Blaseninhalt Anzeichen von Lösung zeigte. In einem Falle wurde durch die entstehende Strömung die Blase vom Stielchen weggerissen, und letzteres blieb, wie zur Membran gehörend, an dieser sitzen. Eau de Javelle zerstörte einen Teil der Blasen, andere blieben völlig unversehrt. 25 %ige Ammoniaklösung blieb, abgesehen von der eingetretenen Aufhellung, selbst nach mehrstündiger Einwirkung ohne Einfluss. Die interessantesten Ergebnisse führte die Verwendung von konzentrierter Schwefelsäure zutage: Fügten wir zu den gut ausgewaschenen Schnitten solche hinzu, so trat in dem Bereiche, wo vorher Bläschen vorhanden waren, violette Färbung auf. Der Blasentypus war dabei verlorengegangen und insbesondere das Stielchen von der Säure zerstört worden. Die Anwesenheit vieler Tropfen bewies, dass die Säure zahlreiche Bläschen zum Platzen gebracht hatte. Andere jedoch waren in ihren Umrissen noch deutlich zu erkennen, nur fehlte ihnen der Stiel; sie wiesen noch die bekannte körnige Struktur auf. Durch Zugabe von Wasser wurde die Färbung zum Verschwinden gebracht, erneute Zugabe von Säure rief sie wieder zurück. Die Färbung war nicht von sehr langer Dauer. Das Auffällige daran war, dass sie durch den Fixierungsprozess nicht zerstört wurde, noch merkwürdiger aber ist ihr Auftreten in der Subhypodermis.

In Längsschnitten desselben Materials wurde das genannte Sekret durch Sudanglyzerin intensiv orange gefärbt. Diese Färbung wurde durch Auswaschen mit Wasser und Zugabe von Schwefelsäure in eine violette übergeführt.

Die Färbung mit Sudan und auch mit H_2SO_4 erweckte deutlich den Eindruck, als ob nicht alles Sekret gleich beschaffen sei und mindestens zwei Arten davon zu unterscheiden seien. Bei der erwähnten Färbung mit Sudan war der Blasencharakter des Sekretes verlorengegangen, und es waren entweder grössere Teile des Zellinnern gefärbt oder aber nur eine oder zwei polar angeordnete Kugeln; letztere färbten sich langsamer als das ausgetretene Sekret.

Damit dieses Sekret in den subhypodermalen Schichten erhalten bleibt und die angeführten Reaktionen eintreten, ist es nötig, dass die verwendeten Objekte im richtigen Entwicklungsstadium fixiert werden.

Wie gesagt, gelang es uns nur in Schnitten eines einzigen Wurzelstückes, solche Bläschen in der Hypodermis aufzufinden. Alle übrigen Untersuchungen an andern Präparaten verliefen diesbezüglich negativ. Sie gaben dagegen die in der Hypodermis herrschenden Verhältnisse recht gut wieder. Letztere erwies sich als sehr reich an Sekret, das zum Teil noch in unveränderter Form vorlag. Eine gewisse, sekundär eingetretene Vermehrung der Tropfen war daran zu erkennen, dass nebst dem häufigsten Fall mit einem uns Fälle mit bis zu fünf grossen, von zahlreichen kleinen begleiteten Sekrettropfen zu Gesicht kamen. Die nicht zahlreich vorhandenen Kerne fielen im radialen Längsschnitt durch ihre vorwiegende Lokalisation an der Innenwand auf. Im tangentialen Längsschnitt fanden wir sie fast stets in der Mitte der Zellen vor. Die Existenz eines die Tropfen begleitenden Stielchens konnten wir in keinem Falle feststellen, ja wir bekamen hier nicht einmal den Eindruck vom Vorhandensein einer die Tropfen umhüllenden Haut, wie wir das früher erwähnt haben. Die Hypodermiszellen mit innenwandständigem Kern machten zum Teil ebenfalls den Eindruck, Sekrettropfen zu beherbergen.

D. Untersuchungen an Frischmaterial.

a) Untersuchung der Natur des Sekretes der Baldrianwurzel.

Wir schicken voraus, dass wir bei der Gewinnung von frischem Untersuchungsmaterial auch der vielumstrittenen Frage, ob der typische Baldriangeruch beim Sammeln der Droge sofort oder erst nach einiger Zeit erscheine, unsere Aufmerksamkeit geschenkt haben. Bekanntlich

ist die Mehrzahl der Forscher der Ansicht, dass der auf Grund von fermentativer Abspaltung von freier Säure beruhende Geruch erst nach einigem Lagern auftritt. Wir konnten zu wiederholten Malen das deutliche Auftreten des Geruches nach Verlauf von ca. 30 Minuten feststellen, stiessen jedoch auch auf Ausnahmen. So gelang es uns z. B. in einem Falle selbst nach drei Stunden nicht, einen Baldriangeruch wahrzunehmen, obschon sich aus der mikroskopischen Betrachtung kein sichtbarer Unterschied in bezug auf die Sekrete ergeben hatte. Zweifellos spielt das Alter einer Pflanze eine bedeutende Rolle. Für unsere Bedürfnisse kam ausschliesslich jüngeres Material in Frage. Alte Wurzeln zeigen den Baldriangeruch schon sehr rasch. Nach unserer Ansicht dürfte es darauf beruhen, dass in alten, eventuell schon absterbenden Wurzeln die Baldriansäureester zum Teil schon wieder gespalten sind und daher freie Baldriansäure vorliegt. Allgemein ausgedrückt sagt man wohl besser nicht, die frische Wurzel rieche nicht, sondern sie rieche nur schwach. Dass hingegen der Geruch während des Lagerens an Intensität zunimmt, darüber herrscht kein Zweifel.

An Längsschnitten probierten wir nochmals die im Abschnitt über die anfänglich gemachten Orientierungsversuche erwähnten Reaktionen. Wir griffen dabei auch wieder auf die Salzsäure zurück, und mit deren Hilfe gelang uns die Feststellung einer merkwürdigen Erscheinung von ausschlaggebender Bedeutung. In Längsschnitten traten einige Minuten nach Zugabe der HCl prächtig grüngefärbte Bläschen auf, deren Lokalisation auf die subhypodermale Zone beschränkt war. Dabei handelte es sich eindeutig um jene lichtbrechenden Tröpfchen, von denen wir bis jetzt geglaubt hatten, dass es sich um mechanisch verschlepptes Hypodermissekret handle. Die Tatsache, dass in der Hypodermis nirgends etwas Analoges beobachtet werden konnte, beweist, dass wir uns getäuscht hatten. Es dauert verhältnismässig sehr lange, bis die Säure zu den in der Hypodermis befindlichen Sekretröpfchen gelangt. Die einzige Folge davon ist, dass sich letztere in der Längsrichtung ausdehnen, unter Annahme von unregelmässigen Konturen und gleichzeitiger Granulation. Anders in den darunterliegenden Nachbarschichten. An den Querwänden der Zellen befinden sich ein oder sehr oft zwei kräftig grün gefärbte Bläschen, die mit einem deutlich ausgebildeten Stielchen ausgestattet sind. In vielen Fällen lässt sich um den gefärbten Tropfen herum ein granuliert aussehendes, nicht gefärbtes, blasenartiges Gebilde erkennen, das besonders deutlich nach Zugabe von Alkohol hervortritt.

Die auffallende Verschiedenheit der Sekrettropfen des Hypoderms von denjenigen der benachbarten Parenchymzellen liess die Frage erstehen, ob es sich bei beiden um ätherisches Öl handle. Wohl erwiesen sich beide als stark lichtbrechend, aber es konnte sich ja trotzdem beim sogenannten «inneren Sekret» um einen andern Stoff, wie z. B. Fett, fettes Öl, Gerbstoff usw., handeln. Wir untersuchten deshalb die Wirkung zahlreicher Reagenzien und Lösungsmittel auf die beiden Sekretarten. Dabei traten zu den schon erwähnten Unterschieden zwischen den beiden noch weitere hinzu.

α) Löslichkeits- und Färbungsversuche.

Als besondere Auffälligkeit nennen wir die anormal schwere Löslichkeit des Hypodermissekretes in manchen organischen Lösungsmitteln, wie dies aus der folgenden Tabelle, die noch andere Verschiedenheiten der beiden illustriert, hervorgeht.

<i>Angewandtes Reagens</i>	<i>Verhalten des Sekretes</i>	
	<i>der Hypodermis</i>	<i>des Rindenparenchyms (Subhypodermis)</i>
Salzsäure 25 %	Keine Farbänderung	Grünfärbung
Absoluter Alkohol . . .	Lösung ausserordentlich langsam. Nach 24 Stunden noch sehr viel Sekret vorhanden	Rasche Lösung
Alkohol 50 %ig	Innerhalb nützlicher Frist keine Lösung	Lösung innert einiger Minuten
Sudan III und Scharlach R.	Orange bis rote Färbung	Lösung der Tropfen und keine oder diffuse Färbung
Chloralhydrat.	Innerhalb 24 Stunden keine merkliche Veränderung, nach weiteren 24 Stunden grosser Teil gelöst	Sofortige Lösung, welche noch rascher vor sich geht als die der Stärke!
Salpetersäure 64 %ig . .	Während mehreren Stunden fast unverändert	Rasche Zerstörung
Kalilauge 40 %ig	Platzen der Sekrettropfen	Tropfen bleiben erhalten und zeigen netzartige Oberfläche
Natriumhypochlorit 10 %	Tropfen bleiben bestehen, und die meisten nehmen grob granuliertes Aussehen an.	Tropfen bleiben erhalten und werden feinkörnig. Sie erweisen sich als noch bedeutend widerstandsfähiger als das Hypodermissekret
Äther	Teilweise Lösung innert einiger Minuten, nach 12 Stunden vollständig gelöst	Vollständige und raschere Lösung als beim Hypodermissekret

Angewandtes Reagens	Verhalten des Sekretes	
	der Hypodermis	des Rindenparenchyms (Subhypodermis)
Eisessig	Bleibt längere Zeit unverändert, nach 4 Stunden zum grösseren Teil, nach 18 Stunden vollständig gelöst	Sofortige Lösung der meisten Tropfen, ein Teil davon resistenter. HCl-Reaktion auch nach mehr als 24 Stunden noch schwach positiv.
Aceton	Langsame, für die vorliegenden Verhältnisse jedoch relativ rasche Lösung	Sofortige Lösung
Methylalkohol	Lange keine Einwirkung	Fast sofortige Lösung der meisten Tropfen
Äthyllessigester	Langsame, verhältnismässig jedoch über Erwarten rasche Lösung	Langsame Lösung
Wasser	Ohne Einwirkung	Mehrtägiger Aufenthalt in Wasser führt besonders in dünnen Schnitten zu einer langsamen Rückbildung der Tropfen
Glyzerin	Innerhalb nützlicher Frist ohne Einfluss	Wirkt ähnlich wie Wasser, nur etwas rascher
Chloroform	—	Sofortige Lösung
Osmiumsäure	Braune bis tiefschwarze Färbung	Schwärzung, jedoch bei weitem nicht aller Tropfen
Lugolsche Lösung	Allmählich über schwach- in dunkel- und schliesslich orangegelb übergehende Färbung	Wie Hypodermissekret
Petroläther	Langsame, doch nach 12 Stunden vollständige Lösung	Lösung
Benzol	Wie mit Petroläther	Wie mit Petroläther
Xylol	Wie mit Petroläther	Wie mit Petroläther
Alkoholische Kalilauge (ca. 10 n)	Verschwindet grösstenteils innerhalb weniger als 1 Stunde	Die Tröpfchen widerstehen einem mehrminütigen Einwirken unter Braunwerden; dann aber lösen sie sich, so dass nach weniger als ½ Stunde keine mehr von ihnen sichtbar sind.
Chromsäure 50 %ig, Wirkungs- dauer 10—15 Minuten	Erweist sich als sehr widerstandsfähig	Teilweise angegriffen, doch Salzsäurereaktion noch positiv gebend
Chromsäure 50 %ig, Wirkungs- dauer 30 Minuten	Teilweise noch erhalten	Zerstörung

Angewandtes Reagens	Verhalten des Sekretes	
	der Hypodermis	des Rindenparenchyms (Subhypodermis)
Methylorange G 0,5 %	Keine Färbung	Keine Färbung
Methylorange G 0,5 % KOH 2 n aa	Keine Färbung	Keine Färbung
Säurefuchsin	Keine Färbung	Keine Färbung
Lichtgrün F S 0,2 % in Alkohol 70 %	Keine Färbung	Lösung (infolge Alkohol)
Methylgrün n. Kipfer	Keine Färbung	Keine Färbung
Fuchsin	Keine Färbung	Keine Färbung
Gentianviolett 1 % wässerig	Grossteil der Tropfen un- gefärbt, andere anschei- nend mehr oder weniger angefärbt	Tröpfchen während des Diffe- renzierens geschrumpft; die Überreste werden violett ge- färbt
Eosin 1 % wässerig	Nach 24 Stunden gleich wie mit Gentianviolett	Keine Färbung
Methylenblau, wässerig 0,2 %	Keine Färbung	Keine Färbung
Safranin extra G	Keine Färbung	Keine Färbung
Haematoxylin Ehrlich	Keine Färbung	Keine Färbung
Diazobraun G 0,8 %	Färbung (vide Textteil)	Gleich wie Hypodermissekret
Anilinblau 1 % wässerig	Grossteil der Tropfen un- gefärbt, andere mehr oder weniger angefärbt	Keine Färbung
Corallin 1 % wässerig	Keine Färbung	Keine Färbung
Casparis Reagens	Keine Färbung	Blaufärbung
Wasserstoffsperoxyd	Ohne sichtbare Einwirkung	Ohne sichtbare Einwirkung
Formalin 40 %	Ohne sichtbare Einwirkung	Ohne sichtbare Einwirkung
Ultraviolettes Licht	Bläuliche Fluoreszenz	Genau gleich wie Hypodermis- sekret

Die vorangehende Tabelle soll lediglich das Verhalten der beiden Sekrete gegenüber Reagenzien darstellen. Auf einzelne Reaktionsabläufe wird, wo nötig, später eingetreten. Die angeführten Lösungszeiten ändern sich je nach dem Entwicklungsalter der Wurzel etwas. Es ist ferner noch zu bemerken, dass die Reagenzien allgemein schwerer in die Hypodermis eindringen als in die subhypodermale Zone. Die Löslichkeitsversuche wurden in genügend grossen Mengen Reagens in Wägegläschen ausgeführt. Sudan und andere Fettfarbstoffe können zur Kontrolle des subhypodermalen Sekretes nicht verwendet werden, da der Alkoholgehalt dieser Lösungen jenes herauslöst. Diese unangenehme Erfahrung mit den üblichen Fettfarbstoffen machten wir noch in vermehrtem Masse im Verlaufe unserer Untersuchungen über den Ort des ersten Auftretens der beiden Sekrete. Die zur Vermeidung von Irrtümern meist unerlässliche Nachbehandlung mit 50 %igem Alkohol

wirkte noch verschlimmernd. Da uns aber zur Identifizierung des Subhypodermissekretes andere, sehr geeignete Reaktionen zur Verfügung standen, wäre dieser Nachteil allein nicht stark ins Gewicht gefallen. Nun aber konnten wir feststellen, dass auch das Hypodermissekret bei der Färbung mit Sudan usw. gewisse Veränderungen erlitt und dass dies namentlich für das jüngstgebildete Sekret zutrif. Auch hier trat eine mehr oder weniger weitgehende Lösung ein, die nicht selten vollständig war. Somit war die geringe Eignung dieser Farbstoffe zum Studium des ersten Auftretens der Sekrete bewiesen. Aus der Tabelle auf S. 108—110 geht hervor, dass auch mit andern Farbstoffen nichts zu erreichen war, weshalb wir uns nach anderen, wenn möglich in wässriger Lösung zur Verwendung gelangenden Farbstoffen umsahen. *F. Schwarz* (160) veröffentlichte 1924 eine Arbeit über metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe. Es handelt sich dabei um kolloidal gelöste Stoffe, die je nach Grösse der absorbierten Teilchen verschiedene Farbtöne entstehen lassen. Ihrer chemischen Natur nach sind es Disazo- oder Trisazofarbstoffe. Schwarz machte damit bei der Färbung von Zellwänden die denkbar besten Erfahrungen und hebt besonders die Tatsache hervor, dass man mit einem einzigen solchen Farbstoff gleich vier bis fünf stark verschiedene Farbtöne erhalten und in Form von Dauerpräparaten festhalten kann, womit die grosse Überlegenheit des neuen Verfahrens gegenüber den üblichen, meist umständlichen und oft misslingenden Mehrfachfärbungen bewiesen war. Der Autor bemerkt ausdrücklich, dass die Methode für Protoplasmafärbungen kaum in Frage kommen dürfte, hingegen für Membranfärbungen ausserordentlich geeignet sei. Die Natur der Farbstoffe bedinge, dass der entstehende Farbton nicht in erster Linie eine Funktion der chemischen, sondern vor allem eine solche der physikalischen Beschaffenheit sei. Deshalb könne bei gleicher chemischer Zusammensetzung bei verschiedenem Zustand des Gefüges ein anderer Farbton zustande kommen.

Die Tatsache, dass *Schwarz* (160) und später auch *Czaja* (20), *Schneider* (157) und *Ziegenspeck* (223) solche kolloidale Lösungen der genannten Körper mit Erfolg zum Färben der verschiedenen Zellmembranen benutzt hatten und dabei kutinisierte Membranen besonders gut hervortraten, legte uns den Gedanken nahe, ob diese Farbstoffe auch zum Färben von Sekreten geeignet sein könnten. Sudan III und die übrigen viel gebrauchten Fettfarbstoffe färben bekanntlich sowohl verkorkte Membran als auch Sekrete vom Typus der ätherischen und fetten Öle. Unsere Vermutung erwies sich in der Folge als zum Teil richtig.

Aus der grossen Zahl der von Schwarz für mikroskopische Zwecke geeignet befundenen Farbstoffen versuchten wir an sekrethaltigem Frischmaterial: Diazobraun G, Brillantkongoblau B, Dianildunkelblau R, Oxaminblau 4 RX und Chicagoblau RW. Die weitaus günstigsten Resultate erzielten wir mit Diazobraun G. Dieser Farbstoff hat zudem den Vorteil, dass er rasch und kräftig färbt. Ohne jede Vorbehandlung färbten wir anfänglich zwei bis drei Stunden und machten die angenehme Feststellung, dass beide Sekretarten gefärbt wurden. Deren Auffärbung benötigte allerdings etwas längere Zeit als die der übrigen Zellbestandteile. Hauptsächlich das Färben der Hypodermistropfen liess zum Teil lange auf sich warten. Die verkorkten Membranen der betreffenden Zellschicht setzten dem Eindringen deutlich sichtbaren Widerstand entgegen. Nach einer zwei- bis vierstündigen Färbungsdauer bieten uns die Sekrettropfen folgendes Bild: diejenigen des Subhypoderms sind ausnahmslos leuchtend gelb gefärbt, wobei der Farbton bei noch weiterem Verbleiben im Tinktionsmittel bisweilen etwas nachdunkelte. In der Hypodermis sehen wir einerseits kleine Tropfen, die die gleiche Farbnuance wie das Plasma besitzen, während anderseits deutlich gelb gefärbte vorhanden sind. Die Grosszahl der Tropfen dieser Schicht sind jedoch noch ganz ungefärbt. Nach weiterem ca. 24stündigem Verweilen der Schnitte in der Farblösung können wir beobachten, dass sich weitere Tropfen gefärbt haben, und zwar diesmal in den prächtig gelben Tönen der inneren Tröpfchen; aber auch jetzt sind noch zahlreiche farblos.

Im Gegensatz zu den günstigen Erfahrungen mit Diazobraun G erzielten wir mit den andern oben erwähnten Farbstoffen hinsichtlich der Sekrete ganz unzulängliche Resultate. In den meisten Fällen trat mit beiden Sekreten keine Färbung ein. Einzig mit Chicagoblau RW kam noch ein einigermaßen brauchbares Ergebnis heraus, wobei die beiden Sekretarten in weinroter Farbe erschienen.

β) Untersuchung der Flüchtigkeit.

Wir prüften die beiden Sekrete auf ihre Flüchtigkeit mittels trockener Wärme, durch Erhitzen im strömenden Wasserdampf und durch Erhitzen in Wasser, wobei die drei Verfahren nicht ganz übereinstimmende Ergebnisse lieferten.

Quer- und Längsschnitte erwärmten wir in Wasser über kleiner Flamme. Die Tropfen des Subhypoderms waren verhältnismässig lange beständig. Allmählich verloren sie ihr Lichtbrechungsvermögen und

ihre, übrigens ganz schwache, gelbliche Färbung. Hierauf trat Zusammenschrumpfen bis zu geringen Resten oder bis zum vollständigen Verschwinden ein. Das Öl der Hypodermis zeigte ein ähnliches Verhalten: es schrumpfte unter Körnigwerden zusammen. Die Nachprüfung mit der Salzsäurereaktion ergab selbst nach mehrminütigem Sieden immer noch die Anwesenheit eines Teiles des inneren Sekretes. Während nach 10 Minuten von beiden Sekreten noch vereinzelte Tröpfchen vorhanden waren, stellten wir nach 15 Minuten resp. 20 Minuten keine solchen mehr fest.

Die Flüchtigkeit der Sekrete im strömenden Wasserdampf nach *Tunmann* untersuchten wir durch Einbringen von Schnitten in den Hals eines mit Wasser beschickten Erlenmeyerkölbchens. Bei einigermassen gleicher Dicke der zur Verwendung gelangten Schnitte erwies sich auch hier das subhypodermale Sekret gegenüber dem hypodermalen als bedeutend schwerer flüchtig.

Auch die Versuche mit trockener Wärme (Erhitzen im Trockenschrank auf 130—140°, ja sogar 160°) bewiesen die grosse Widerstandskraft und verminderte Flüchtigkeit des Rindenparenchymsekretes. Nach Ablauf von 10—15 Minuten konnten wir in dickeren Schnittpartien noch eine ganze Anzahl wohlerhaltener Sekretbläschen erkennen, während wir in den dünneren Partien die Abnahme des Sekretes eindeutig feststellen konnten. Dabei darf nicht nur auf das Vorhandensein von Tröpfchen abgestellt werden, sondern es muss die Salzsäurereaktion angewendet werden. Letztere ergab, dass auch beim Fehlen von Tröpfchen noch eine Zeitlang eine diffuse Grünfärbung in den Schnitten auftreten kann.

Als am widerstandsfähigsten erwiesen sich die äussersten und damit ältesten Tröpfchen. Ihre polare Anordnung wurde durch das Erwärmen nur selten gestört. In manchen Fällen trat das Sekret deutlich aus der Blase, die als farbloser, manchmal auch gelber Ring bestehen blieb.

Auch hier zeigte es sich wieder von neuem, dass die Prüfung auf Flüchtigkeit möglichst an gleich dicken Schnitten durchgeführt werden muss.

Dass die inneren Tröpfchen beim Erhitzen im Trockenschrank eine deutliche Veränderung erleiden, geht aus ihrem Verhalten gegenüber Lugolscher Lösung hervor. Nur die wenigsten von ihnen färben sich damit noch gelb, während die Reaktion mit den Bläschen von Schnitten, die fünf Minuten mit strömendem Wasserdampf behandelt worden sind, ausnahmslos positiv ausfällt. Umgekehrt können wir für beide Fälle

das noch ungestörte Gelingen der Diazobraun-G-Färbung feststellen. Das gleiche gilt von der Reaktion mit Kalilauge.

Offenbar waren die Resultate der an erster Stelle genannten Versuchsanordnung durch den Aufenthalt der Objekte in Wasser im Sinne der Vortäuschung einer bessern Flüchtigkeit etwas beeinflusst worden.

γ) Prüfung auf Fett und fettes Öl nach Mesnard und Molisch.

Für die Ausführung der von *Mesnard* (103) empfohlenen Reaktion tat ein einem Objektträger mittels Wasserglas aufgekitteter Glasring seinen Dienst zur vollen Befriedigung. Die Reaktion verlief im Prinzip gleich wie wenn sie auf dem gewöhnlichen Objektträger ausgeübt wurde. Sie verlief einfach langsamer. Die Tropfen der Hypodermis verschwanden, nachdem sie mehr oder weniger intensiv gelb gefärbt worden waren, innerhalb weniger als einer Stunde vollständig, wogegen die inneren Tröpfchen wiederum die bekannte grüne Färbung annahmen. Diese schonende Reaktion liess besonders schön die Stielchen erkennen und blieb sehr lange bestehen. Gelbe Tropfen von fettem Öl waren nirgends zu sehen.

Das Vorkommen von Fett oder fettem Öl haben wir ferner mittels der von *Molisch* (119) angegebenen Verseifungsreaktion sehr eingehend nachgeprüft. Um der stark hygroskopischen und dadurch verdünnenden Wirkung des Molischschen Gemisches von KOH und NH₄OH wirksam entgegenzutreten, führten wir die Reaktion auf hohlgeschliffenen Objektträgern durch, wie sie sonst für Untersuchungen im hängenden Tropfen Verwendung finden. Den Rand des Deckglases dichteten wir mit Kanadabalsam ab, mit dem wir weit bessere Erfahrungen machten als mit Paraffin oder Vaseline. Die Gefahr des Verschiebens konnten wir durch dieses Vorgehen ausschliessen.

Untersuchungen mit polarisiertem Licht ergaben das vollständig sichere Fehlen von jeglichen Seifenkristallen in Hypodermis und Subhypodermis. Das Reagens bewirkte, dass die beiden Sekretarten etwas verändert wurden. Die Tröpfchen des Rindenparenchyms erfuhren ungefähr die gleiche Veränderung wie sie durch Kalilauge allein auch bewirkt wird (geringe Schrumpfung und Braunfärbung eines Teiles ihres Inhaltes). Bei den Tropfen der Hypodermis bewirkte das Reagens starke, zum Platzen führende Dehnung, wobei viele neue, zum Teil deformierte Tropfen verschiedener Dimensionen entstanden. Manche unter ihnen übertreffen an Grösse den ursprünglich vorhandenen Tropfen. Sie werden teilweise angegriffen und gelöst, wobei scheinbare Hohlräume

zustande kommen, die sich innerhalb einiger Tage vergrössern und sich dann nicht mehr merklich verändern.

Eine weitere Veränderung konnten wir, auch nach noch längerer Wirkungsdauer, nicht feststellen, obschon wir die Objekte noch nach mehr als drei Wochen einer Nachprüfung unterzogen. Ja, es zeigten sich selbst nach dieser langen Zeit in der Hypodermis Tropfen, die nur sehr wenig angegriffen worden waren. Im Subhypoderm waren die braunen Tröpfchen und deren Stielchen unverändert erhalten geblieben, was deren Beständigkeit deutlich illustriert.

Es handelte sich bei diesem Vorgang mit dem Sekret der Hypodermis wohl um nichts anderes als die zu erwartende Verseifung gewisser in demselben vorhandener Ester, während der nicht angegriffene Teil aus Unverseifbarem zu bestehen schien. Auf jeden Fall handelte es sich auch beim gelösten Anteil nicht um Fett oder fettes Öl, sondern um Nichtglyzerinester niederer Fettsäuren.

δ) Untersuchung auf Gerbstoffgehalt.

Der Prüfung auf das Vorkommen von Gerbstoff in der Baldrianwurzel im allgemeinen und in den sekretführenden Geweben derselben im besondern haben wir äusserst weitgehende Beachtung geschenkt. Dies erschien uns schon wegen des Mechanismus der Sekretbildung geboten, allein die Frage hatte noch erhöhte Bedeutung infolge der in der Literatur vorhandenen Angaben über das Vorkommen eines sogenannten unechten Gerbstoffes in der Baldrianwurzel. Bei seiner Untersuchung der Baldrianwurzel fand *Runge* im Jahre 1820 eine Säure, die mit Metallen weisse, an der Luft grün werdende Verbindungen eingehen soll. Er nannte sie «grünige Säure» und das Oxydationsprodukt «Grünsäure». Später (1849) befasste sich *Czyrniński* (23) mit dieser eigentümlichen Substanz und gab die Zusammensetzung der grünigen Säure mit $C_{14}H_{18}O_{18}$ an: Letztere soll sich von der Kaffeegerbsäure durch den Mehrgehalt von 1 H_2O unterscheiden, doch wurde nie bewiesen, ob es sich bei ihr wirklich um ein Tannid handelt oder nicht. Uns interessierte es nun vor allem, zu wissen, ob zwischen den von uns oben beschriebenen grünen Tröpfchen Beziehungen zu gerbstoffartigen Körpern bestehen. Dass es sich bei ihnen unmöglich um Gerbstoff selbst handeln kann, war uns auf Grund ihres Verhaltens gegenüber den schon angewendeten Reagenzien zum voraus klar. Bei unseren Untersuchungen auf Gerbstoff gelangten folgende Reagenzien zur Anwendung: Ferrichlorid 1 %, Ferrosulfat 5 %, Lugolsche Lösung, Jodreagens nach *Sperlich* (164),

Millons Reagens, Kaliumbichromat 10 %, Osmiumsäure 1 %, Ferrosulfat- oder Kupferazetat-Lösung nach Deveaux (letztere natürlich nur an mit Kupferazetat oder Kupferazetat-Chromsäure fixierten oder nachträglich damit behandelten Objekten). Ein Teil dieser Reagenzien geben aber nicht nur mit Gerbstoffen, sondern auch mit ätherischen Ölen, Fetten usw. positive Reaktion, doch hatten wir dadurch keine Verwechslungen zu befürchten, da uns Lage, Anordnung und Verhalten der Sekrete bekannt waren. Die zahlreichen Untersuchungen führten keineswegs zur Feststellung eines Körpers von typischem Gerbstoffcharakter, sondern bewiesen nur die Anwesenheit von gerbstoffähnlichen Substanzen, wobei wir den dem echten Gerbstoff am nächsten kommenden Körper in der Epidermis nicht mehr ganz junger Exemplare antreffen konnten. Für die einzelnen Gewebe kamen folgende Ergebnisse heraus:

Epidermis: Ferrichlorid-, Deveaux-, Sperlich-, Lugol- und Kaliumbichromatreaktion fallen vollständig negativ aus. Millon und Osmiumsäure erzeugen bei etwas älterem Material intensive Färbung, wobei mit letzterer eine fast augenblickliche Schwärzung der Schicht eintritt, während mit jungem Material keine Spur einer solchen zu erkennen ist. Mit Ferrosulfat erzielten wir zu wiederholten Malen eine eindeutige Grünfärbung bestimmter Inhaltsstoffe.

Hypodermis: Abgesehen von Lugol, Sperlich und Osmiumsäure, die mit dem Sekret dieser Schicht reagieren, tritt niemals eine eindeutige positive Reaktion ein. Einzig bei älteren Wurzeln bisweilen vorhandene dunkelbraune Klumpen scheinen nach langer Einwirkung von Ferrosulfat eine grünbraune Färbung anzunehmen. Wie schon oft fiel uns auch hier wieder die bei nicht mehr ganz jungem Material häufig zu beobachtende Leere der Zellen dieser Schicht auf.

Subhypodermis und übriges Rindenparenchym: Diese für uns wichtigste Gewebepartie liess die kompliziertesten Verhältnisse feststellen. Es gelang uns jedoch, einwandfrei festzustellen, dass die sich mit Salzsäure grün färbenden sogenannten inneren Tröpfchen von keinem Gerbstoffreagens gefärbt wurden, ausgenommen von Lugol und Osmiumsäure. Während sich aber durch erstere sämtliche inneren Tröpfchen auffärben, trifft dies für die Osmiumsäure nur in sehr geringem Masse zu. Ein paar vereinzelte Parenchymzellen gaben positive Reaktion mit Osmiumsäure und etwas weniger deutlich mit Kaliumbichromat. Die Ergebnisse, die am meisten auf das Vorhandensein von Gerbstoff schliessen lassen, kamen mit Ferrosulfatlösung zustande. Diese gab in vielen, besonders in der mittleren Zone der

Aussenrinde gelegenen Zellen eine sehr deutliche, positive Reaktion, indem in letzteren eine sehr grosse Zahl ganz kleiner, dunkelgrün gefärbter Tröpfchen zum Vorschein kamen. Wir konnten mit keinem andern der angeführten Reagenzien zu einem ähnlichen Befund gelangen. Indessen liess der typisch eisengrüne Charakter der Färbung bestimmt auf einen Körper schliessen, der mit Gerbstoff verwandt ist. Diese Erscheinung konnte aber auffälligerweise nur in einer einzigen Wurzelprobe aufgefunden werden und nachher nie mehr ausfindig gemacht werden. Man kann sich fragen, ob hier nicht die grünende Säure im Spiel gewesen ist und es aus unbekanntem Grunde zur Bildung von Grünsäure gekommen ist. Hingegen konnten wir in verschiedenem Material eine geringe Zahl von Zellen mit Klumpen von sich gelbgrün färbendem Inhalt vorfinden. Ausserdem stellten wir mit demselben Reagens die Anwesenheit von sich mehr oder weniger gelb färbenden Tröpfchen fest, die am reichlichsten im innersten Teil des Rindenparenchyms anzutreffen waren. Nach aussen hin nahmen sie stark ab und schienen in der subhypodermalen Zone überhaupt zu fehlen. Diese Tröpfchen waren die einzigen der äusseren Rinde, die auch noch auf Grund anderer Reaktionen eine entfernte Gerbstoffnatur vermuten liessen: So konnten wir dieselben auch noch, jedoch meist weniger deutlich, mit Sperlich, Ferrichlorid und Millon erkennen. Abgesehen von der mit Eisensalzen nicht eintretenden typischen Grünfärbung sprach auch noch das Verhalten gegenüber Lugol und Osmiumsäure gegen eine solche Annahme, indem wir die fraglichen Tröpfchen unter Verwendung dieser Reagenzien überhaupt nicht zu Gesicht bekamen. Dass die genannten Tröpfchen nicht das Geringste mit dem durch Salzsäure grün werdenden Sekret zu tun haben, ging aus dem völlig negativen Ausfall dieser Reaktion sowie aus deren Verhalten gegenüber Eau de Javelle hervor, indem sie durch dieses augenblicklich zerstört wurden.

Endodermis: Einige Zellen ergaben positive Reaktion mit Kaliumbichromat, Deveaux, Eisensulfat und Osmiumsäure. Die übrigen Reagenzien führten zu negativen Befunden.

Zentralzylinder: Unsere Untersuchungen ergaben keinen Anhaltspunkt für die Anwesenheit von gerbstoffverwandten Stoffen in dieser Zone. Sämtliche Reaktionen fielen negativ aus.

Zusammenfassend können wir sagen, dass sich in keinem Gewebe haben Körper nachweisen lassen, die vollkommenen Gerbstoffcharakter besitzen. Wohl aber gelang uns der Nachweis von mehr oder weniger

Gerbstoffnatur aufweisenden Stoffen in mehreren Gewebepartien sowie der Beweis, dass die durch Salzsäure grün werdenden sogenannten «inneren Tröpfchen» nicht aus solchen bestehen.

Die Ergebnisse der vorangehenden Untersuchungen führten uns zur Annahme, dass es sich bei den beiden fraglichen Sekreten um Körper handelt, die ohne zwar alle Kriterien restlos erfüllen zu können, dennoch mit gutem Recht zur Gruppe der ätherischen Öle zu zählen sind. Die sich aus dem Verhalten gegenüber den zahlreichen Reaktionen ergebende Verschiedenheit der beiden sowie deren prinzipiell verschiedenartige Bildungsweise haben uns bewogen, dieselben in der vorliegenden Arbeit getrennt zu behandeln.

b) Das Sekret der Subhypodermis und seine Bildung.

Während man von der Existenz von Sekret in der Hypodermis der Baldrianwurzel schon seit geraumer Zeit Kenntnis besitzt, sind Literaturvermerke über das subhypodermale Sekret bis jetzt ausserordentlich spärlich geblieben. Einlässlichere Untersuchungen über die Natur und Bildung der beiden Sekrete fehlen überhaupt vollständig. Dass das subhypodermale Sekret den meisten Forschern, die sich mit *Valeriana* beschäftigt haben, entgangen ist, dürfte zum Teil darin begründet sein, dass diese, besonders wenn es sich um pharmakognostische Arbeiten handelt, mit getrockneter Droge gearbeitet haben, in der solches nur recht schwer, in der Regel aber überhaupt nicht mehr zu erkennen ist. Als weiteres Moment fällt in Betracht, dass dem Nichteingeweihten auch bei der Beobachtung von Frischmaterial die Tropfen des subhypodermalen Sekretes infolge ihrer täuschenden Ähnlichkeit mit Stärke mit grösster Wahrscheinlichkeit entgehen. Diese Gefahr besteht besonders beim Arbeiten mit Querschnitten, während beim Betrachten von Längsschnitten die darin zum Ausdruck kommende typische Anordnung der Sekrettröpfchen viel eher Anlass zum Stutzigwerden geben kann. Merkwürdig hat uns deshalb berührt, das *Dye* (33), der auch mit Frischmaterial und an Längsschnitten gearbeitet hat, das Vorkommen des subhypodermalen Sekretes völlig übersehen zu haben scheint.

Unsere Untersuchungen über das subhypodermale Sekret waren schon ziemlich weit gediehen, als wir auf die bisher in der Literatur fast völlig unbekannt Arbeit von *Mignon* (111) stiessen. Letzterer beschäftigte sich zwar vor allem mit vergleichender Anatomie verschiedener Baldrianarten und betrachtet das Sekret nur kurz, ohne dessen Lokalisation, Form, Bildung und Eigenschaften eingehender zu behan-

deln. Er erkannte jedoch in den unter der Hypodermis liegenden Zellschichten von *Valeriana officinalis* stark lichtbrechende Tröpfchen, die er als von dem der Hypodermis etwas abweichendes Verhalten aufweisendes ätherisches Öl bezeichnet. Wichtig an seiner Arbeit sind die Befunde über das subhypodermale Sekret in andern Baldrianarten, auf die wir noch kurz zurückkommen werden.

Betreffend der Entstehung des subhypodermalen Sekretes erhob sich die Frage, ob dasselbe ein Produkt der Membran oder des Plasmas sei. Eine Bildung desselben im Sinne der ursprünglichen *Tschirchschen* Theorie kann gar nicht in Frage kommen, denn wir konnten in keinem Falle auch nur die Spur einer Verschleimung der Membran jener Zellen und noch viel weniger ein Anzeichen für das Vorhandensein einer resinogenen Schicht ausfindig machen. Bekanntlich zeigen diese Zellen in fixiertem Material überhaupt keine wesentlichen Unterschiede von ihren Nachbarzellen. Als einzige Differenz wäre zu erwähnen, dass die auf die Hypodermis folgenden Zellschichten eine etwas grössere Affinität zu gewissen Farbstoffen zeigen, als die weiter innen gelegenen Zellen. Auch von einer Rückbildung von Kern und Plasma während der Bildung der Sekrettröpfchen kann nicht die Rede sein. Der ganze Vorgang erweckt eben nicht im geringsten den Eindruck einer vorhandenen Nekrose. Darin liegt ein gewaltiger Unterschied gegenüber dem, was man sonst im allgemeinen von Sekretzellen zu lesen bekommt. Er ist begründet durch das Fehlen einer kutinisierten Lamelle in der Membran. Schon daraus geht logischerweise hervor, dass die hier in Frage stehenden sezernierenden Zellen nicht vom Stoffwechsellkreislauf sehr weitgehend oder überhaupt ganz abgeschlossen sind und für sie aus diesem Grunde keine Veranlassung besteht, auf eigene Kosten Sekret zu bilden. Man muss vielmehr annehmen, dass sie die dazu nötigen Stoffe von aussen her zugeführt erhalten. Umgekehrt muss man sich aber auch bewusst sein, dass die Tröpfchen des subhypodermalen Sekretes nur höchst selten einen bedeutenden Teil des Zellraumes in Anspruch nehmen, sondern in der Regel nur einen kleinen Bruchteil davon. Würde also die Zelle den Aufbau des Sekretes aus eigenen Mitteln bestreiten, so wären die Aufwendungen dafür nicht so gross, als dass er deshalb zu einem nekrotischen Prozess führen müsste. Wir können uns jedoch mit letzterer Ansicht nicht befreunden. Ist nun auch die Möglichkeit der Entstehung des Sekretes im Sinne *Tschirchs* ausgeschlossen, so ist die Frage, ob die dafür bestimmten Rohmaterialien von der Membran oder vom Plasma verarbeitet werden, noch nicht entschieden, sondern

es stehen sich im wesentlichen noch die Theorien *A. Leemanns* (92/93) und *C. Lehmanns* (94) gegenüber. Zur Aufklärung dieser Frage mussten wir eine ganze Reihe Versuche anstellen und vor allem die Existenz eines Nöpfchens, die chemische Natur desselben als auch des Stielchens und der Sekretblase, die Zugehörigkeit dieser Gebilde zum Plasma oder zur Membran sowie das Vorhandensein oder Fehlen des Initialtropfens feststellen. Die von *Berthold* (8) geäußerte Meinung, dass das Nöpfchen der Kutinlamelle der Membran aufsitze, war für uns zum voraus entschieden, nicht hingegen dessen Behauptung, dass Nöpfchen und Stiel zellulosischer Natur seien.

Bevor wir auf die Frage der Entstehung des Sekretes des Subhypoderms eintreten, wollen wir noch kurz einige Erläuterungen zu den damit ausgeführten Reaktionen geben.

Für das Zustandekommen der Salzsäurereaktion spielt die Konzentration der Säure eine Rolle. Am besten eignet sich 25 %ige Säure, die man zu den in Wasser befindlichen Schnitten hinzutreten lässt. Die Schnitte direkt in die Säure zu bringen ist nicht empfehlenswert, da dadurch viele Sekretbläschen zerstört werden. Als unterste zulässige Konzentration, bei der die Reaktion bei in Wasser befindlichen Präparaten noch innerhalb einer Viertelstunde eintritt, fanden wir 15 %. Die durch die Salzsäure erzeugte grüne Färbung lässt sich durch Zugabe von Wasser auswaschen, kehrt aber bei erneuter Zugabe von Säure sofort wieder zurück. Interessant ist die Tatsache, dass man das Wiedererscheinen der grünen Farbe auch durch Schwefelsäure erzeugen kann, während ein Eintreten der Reaktion bei Zugabe von Schwefelsäure ohne vorherige Einwirkung von Salzsäure nur ein einziges Mal beobachtet werden konnte.

Die Salzsäure hat auf das subhypodermale Sekret stark fixierenden Einfluss, indem sie dessen Löslichkeit ganz bedeutend herabsetzt. Mehr als 8stündiges Einwirken von absolutem Alkohol lässt die Tröpfchen in Salzsäurematerial unverändert. Die Betrachtung nach 60 Stunden ergab immer noch die Anwesenheit derselben, doch war inzwischen die grüne in eine braune Färbung übergegangen.

Der das Sekret bei Gegenwart von Salzsäure grün färbende Stoff ist ausserordentlich widerstandskräftig. Ausser den im Abschnitt über unsere Erfahrungen mit noch sekrethaltigem fixiertem Material erwähnten Tatsachen zeugt dafür, dass die Reaktion selbst nach längerer Einwirkung starker Natriumhypochloritlösung (10 %), von Osmiumsäure, 50 %iger Chromsäure, 3 %igem H_2O_2 , 40 %igem Formalin oder von

konzentrierter Schwefelsäure noch deutlich verläuft. Nach Fixierung mit Chromsäure-Acetat und mehrmonatlichem Aufenthalt in Kupferacetat zeigen Querschnitte noch einen deutlichen, diffus grün gefärbten Ring, der zwar erst nach Verlauf einiger Stunden sichtbar wird.

Ein auf dem Objektträger bereiteter Chloroformauszug von Frischmaterialschnitten ergab bei Zugabe von Salzsäure an der Berührungszone der beiden Flüssigkeiten prächtige Grünfärbung.

Um in Frischmaterialschnitten die beiden Sekretarten deutlich hervorzuheben, ist Lugolsche Lösung in hohem Masse geeignet. Sie lässt beide in gelber Farbe erscheinen, wogegen die Stärke blau gefärbt wird.

Die Zellen des Rindenparenchyms der Baldrianwurzel sind sehr reich an Stärke. In vielen Fällen bekamen wir den Eindruck, dass die äussersten Schichten desselben (Subhypoderm) bedeutend weniger Stärke aufweisen als die weiter innen befindlichen Schichten oder sogar frei davon sind. Hingegen können bestimmt in ein und derselben Zelle Sekret und Stärke nebeneinander vorkommen. Die Hypodermis dagegen ist frei von Stärke.

Der negative Ausfall der Salzsäurereaktion mit Handelsdroge bewog uns, zu untersuchen, während wie langer Zeit von der Gewinnung an gerechnet dieselbe noch erzeugt werden kann und ob sie vielleicht als Kriterium für die ungefähre Bestimmung des Alters der Droge dienen könne. Wir lagerten zu diesem Zwecke Untersuchungsmaterial unter normalen Verhältnissen und prüften von Zeit zu Zeit dessen Verhalten gegenüber Salzsäure nach und fanden, dass die Reaktion allmählich zurückgeht. Die Abnahme betrifft aber in erster Linie die Zahl der Tröpfchen, während die Intensität der Färbung während langer Zeit nichts einbüsst. Die Nachprüfung nach 10, 14, 45, 90 und 130 Tagen ergab ausser des oben erwähnten, in ziemlich engen Grenzen verbleibenden Rückganges nichts besonderes. Die Reaktion erschien immer noch sehr rasch. Die Beobachtung nach 160 und 300 Tagen förderte hingegen einen neuen Befund zutage. Nach 160tägiger Lagerung war die Zahl der inneren Sekrettröpfchen immer noch sehr gross. Neu war, dass nicht ganz die Hälfte derselben (ohne das Dazutreten eines Reagensmittels) gelb gefärbt erschienen. Dies betraf vorzugsweise die grösseren Tropfen. Sie zeigten gegenüber den noch ungefärbten ein etwas anderes Verhalten gegenüber Reagenzien. Die gelben besaßen eine etwas geringere Löslichkeit in Alkohol und wurden durch Salzsäure viel langsamer grün. Innerhalb einer halben Stunde färbten sich beide Arten von Tropfen grün,

woraus sich ergab, dass es sich bei den erwähnten gelben Tropfen einfach um subhypodermales Sekret handelte, das eine gewisse Veränderung erfahren hatte. Dies war auch noch deutlich ersichtlich daraus, dass wir in manchen Fällen in der gleichen Zelle je einen ungefärbten und einen gelben Tropfen vorfinden konnten. Die nach weiteren 140 Tagen durchgeführten Untersuchungen ergaben nun eine deutliche Abnahme an Tropfen von subhypodermalem Sekret. Die Gelbfärbung eines Teiles der Tropfen hatte inzwischen an Intensität bedeutend gewonnen, während umgekehrt deren Grünwerden bei Zugabe von Salzsäure längere Zeit auf sich warten liess. So war nach Verlauf von einer halben Stunde nur ein Anfang davon zu erkennen.

Das Auftreten von gelb gefärbten Sekrettropfen in der Subhypodermis einerseits und die Abnahme der in ihr befindlichen Tropfen andererseits sind offenbar Zeichen für ein gewisses Alter der Droge und könnten, schon wegen ihrer leichten Feststellung, eventuell zu diesem Zwecke in der Praxis Verwendung finden. Falls die Zahl der inneren Tröpfchen nicht allzu gering geworden ist, lässt sich das Auftreten der Reaktion schon mit blossem Auge an dem Vorhandensein eines grünen Ringes im Querschnitt feststellen. Die Frage wurde von uns nicht weiter verfolgt.

Noch besser geeignet als Salzsäure zum Nachweis der Sekrettröpfchen der Subhypodermis erschien uns 40 %ige Kalilauge. Diese lässt das Sekret in brauner Farbe hervortreten und greift dabei die Tröpfchen äusserst wenig an, so dass Zerstörung derselben sehr selten ist. Die Reaktion erweist sich deshalb besonders geeignet für Studien an ganz jungen Exemplaren. Ihre überaus lange Haltbarkeit ist ein weiterer Vorteil gegenüber der Salzsäurereaktion. Die mit Kalilauge behandelten Tröpfchen behalten die Fähigkeit, mit Salzsäure grün zu werden, bei; nur muss man vor der Säurezugabe gut auswaschen. Umgekehrt werden die durch Salzsäure grün gefärbten Tröpfchen bei Zugabe von KOH wiederum braun. Bei diesem Vorgehen geht der Grossteil der Stielchen verloren. Mit Kalilauge behandelte Tröpfchen sind wie gehärtet und werden durch Sudan gerötet, da der Alkohol in diesem Falle dieselben nicht mehr zu lösen vermag. Im Gegensatz zur HCl ermöglicht die KOH auch die nachträgliche Betrachtung in Wasser, weil die Reaktion nicht zurückgeht. Die Kalilauge lässt die Tröpfchen wie von einem Netz umgeben erscheinen.

Die Gestalt der Subhypodermistropfen ist sehr oft rund, häufiger jedoch länger als breit. Ihr Durchmesser beträgt 6—15, höchstens 25 μ und ist somit bedeutend geringer als der der Hypodermistropfen.

Das Stielchen besitzt eine Länge von 1,5—2,5—4 μ und ist 0,7—1 μ dick und somit sehr deutlich zu erkennen. Dasselbe ist nicht massiv, sondern hohl. Der Hohlraum steht in Verbindung mit dem Blaseninnern.

Wie wir schon bei der Prüfung auf Gerbstoff nachgewiesen haben, befinden sich im Rindenparenchym der frischen Wurzel zwei Arten von Tröpfchen: einerseits farblose, sich mit Salzsäure grün färbende, hauptsächlich auf die subhypodermalen Schichten beschränkte und andererseits gelbliche, mit Salzsäure nicht grün werdende, in Alkohol unlösliche, vorzugsweise in der Nähe der Endodermis lokalisierte. Die letzteren sind meist etwas grösser und viel weniger häufig als die erstgenannten. Es gelang uns nicht, mit Fettfarbstoffen eine Färbung der Tropfen vom zweiten Typus zu erzielen. Es handelt sich bei diesen Tropfen jedenfalls um ganz anders zusammengesetzte Gebilde.

In Übereinstimmung mit den an fixiertem Material gemachten Erfahrungen gelang es uns auch hier nicht, die Existenz eines mehr oder weniger typischen Näpfchens ausfindig zu machen. Auch das Untersuchungsergebnis des Stielchens deckte sich mit den früher erwähnten Tatsachen. Fuchsin, Säurefuchsin u. a. Farbstoffe ergaben mit dem Stielchen keine Färbung. Wir kamen eindeutig zum Schluss, dass es, wie die Blasenhaut, weder aus Kutin noch aus Zellulose besteht. Es erwies sich als sehr widerstandsfähig gegenüber zahlreichen Reagenzien, schien jedoch bei Anwendung von Javellewasser verlorenzugehen. Wir konnten mit Sicherheit nachweisen, dass das Stielchen nicht in eine innere Lamelle der Membran übergeht, wie dies für andere Sekretzellen von *C. Lehmann* (94) behauptet wird, von *A. Leemann* (93) dagegen in Abrede gestellt worden war. Die Frage, ob Stielchen und Blase zur Membran oder zum Plasma zu zählen sind, war auf Grund der chemischen Zusammensetzung, die keinerlei Verwandtschaft mit einer Membranpartie ergab, schon weitgehend in letzterem Sinne entschieden. Wir konnten aber ebensowenig in einem Entwicklungsstadium der Blase eine Ähnlichkeit mit Elementen des Zellinhaltes feststellen.

Die durchgeführten Löslichkeitsreaktionen deuteten auf enge Beziehungen zwischen Blase und Stiel mit dem Sekret selbst. So lösen sich beide wie letzteres in Alkohol, nur geht der Vorgang bedeutend langsamer vor sich. Dies erklärt auch, weshalb wir in fixiertem Material, das mit Spiritus behandelt worden ist, niemals auch nur Anzeichen für die Existenz dieser Gebilde ausfindig machen können. Unsere Befunde führen uns zur Annahme, dass es sich bei der Blase um eine physikalische Membran handeln dürfte. Die mit der Plasmolyse gemachten Erfahrungen

besagen jedoch, dass es sich nicht um eine sogenannte Vakuolenwand im Sinne *Haberlandts* (58) handeln kann. Unsere Untersuchungen ergaben diesbezüglich auch keine Übereinstimmung mit *A. Leemann* (93). Insbesondere konnten wir bei *Valeriana* niemals die Existenz eines sogenannten membranogenen Tropfens feststellen. Dieses verschiedene Verhalten dürfte in erster Linie durch die prinzipiell ganz verschiedene Art der Sekretbildung bedingt sein, auf die wir schon hingewiesen haben. Da nun die Membran nicht die geringsten Anhaltspunkte aufweist, die ihre Betätigung an der Sekretbildung zu vermuten erlauben würden, kann nur das Plasma als sekretbildendes Organ in Betracht fallen. Es gelang uns aber in keinem Falle, in diesem Einschlüsse zu finden, die man für Sekretvorstufen hätte halten können. Da letztere so gering sein können, dass eine Beobachtung derselben nicht möglich wäre, darf dieser Umstand ebensowenig wie in unserem Falle das von dem der sekretfreien Nachbarzellen nicht verschiedene Aussehen des Plasmas als Beweis gegen die Sekretbildung in letzterem gewertet werden. Viel eher könnte das gleichfalls normale Verhalten des Kernes Anlass zu Zweifel geben; aber unter den hier herrschenden Verhältnissen ist es fraglich, ob einer solchen Zelle durch die Bildung von Sekret wirklich eine bedeutende Mehrarbeit erwächst, da wir nicht wissen können, ob dieselben vielleicht bei der Ausübung einer andern Funktion weniger leisten müssen. Eine weitere Möglichkeit wäre die, dass diesen Zellen die Sekretbildung selbst gar nicht obliegt, sondern nur die Sekretspeicherung. Das Sekret würde ihnen in diesem Falle in Form von Partikelchen unsichtbarer Grösse von deren Entstehungsort zugeführt. Für das Vorhandensein einer solchen Lage fehlen jedoch alle Anzeichen und sie dürfte höchst unwahrscheinlich sein, obschon uns keine experimentell begründeten Gegenbeweise zur Verfügung stehen. Falls die Sekretbildung im Sinne *Jarezkys* (78) unter Beteiligung der Mitochondrien vor sich geht, brauchen Kern und Plasma gar kein anormales Aussehen zu haben. Wir haben in dieser Richtung keine Untersuchungen vorgenommen.

Die Feststellung, ob das Blasenstielchen bis an die Membran oder nur bis an den Plasmarand geht, sollte uns einen weiteren Anhaltspunkt für die Zugehörigkeit der beiden liefern. Der experimentelle Nachweis bot anfangs einige Schwierigkeiten.

In einem mit Salzsäure behandelten Schnitt konnten wir sehen, dass die meisten Stielchen ebenfalls grün wurden, andere aber farblos blieben. Die Mehrzahl von ihnen ging über den Umriss des Plasmas

hinaus, was den Eindruck erweckte, als ob sie zur Membran gehörten. Verschiedene Höheneinstellung des Mikroskopes ergab jedoch häufig gegenteiligen Befund. Auch längere Einwirkung von Kalilauge ergab Bilder, die durchaus für das Entspringen der Blase aus dem Plasma sprachen.

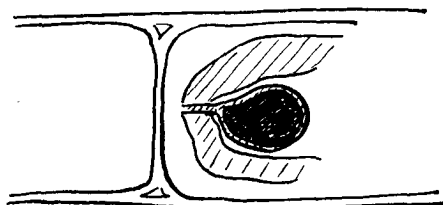


Fig. 26.

Um den Tropfen herum hat sich eine Art nur schwach gefärbter Hülle gebildet.

10—50 Minuten mit 50 %iger Chromsäure und nachträglich mit Salzsäure behandeltes Material zeigte an einer Stelle noch prächtig eine Sekretblase mit Stiel, der deutlich an die Membran ging, während das Plasma nicht mehr vorhanden war.

Um für diesen Umstand weitere Anhaltspunkte zu erhalten, führten wir an zahlreichen Objekten Plasmolyse herbei. Wir verwendeten dazu entweder eine 15 %ige, mit Anilinblau gefärbte Rohrzuckerlösung oder eine mit Eosin versetzte 3 %ige Lösung von Kaliumnitrat. Allein auch die Plasmolyse ergab keine ganz einheitlichen Resultate. Wir erkannten jedoch mit Sicherheit, dass das Stielchen nicht etwa der Grenzzone des Plasmas entspringt, sondern vielmehr bis an die Membran geht, dieser jedoch nur aufsitzt und so eher den Eindruck einer sekundären Fixierung erweckt. Dass letztere trotzdem sehr gut sein muss, geht daraus hervor, dass Blase und Stielchen beim Schrumpfen des Plasmas nur selten von demselben mitgenommen und somit von der Membran losgelöst wurden.

Bei Verwendung von Rohrzucker-Anilinblau erfolgt die Plasmolyse etwas langsamer. Bei längerer Einwirkung rücken die Sekrettröpfchen grösstenteils ganz nahe an die Zellmembran, wobei das Stielchen dann oft nicht mehr deutlich zu erkennen ist. Dabei behalten die Tröpfchen stets ihr typisch ölartiges Aussehen.

Für die nahe verwandte Natur von Blase und Stielchen spricht auch der Umstand, dass in den Fällen, wo es während der Plasmolyse zu einem Losreissen der Blase von der Membran kommt, eine Trennung

von Blase und Stiel niemals zu beobachten ist. Völlige Übereinstimmung zwischen den beiden besteht jedoch wahrscheinlich nicht. Jedenfalls ist der Stiel weniger widerstandsfähig, was jedoch auch rein physikalisch erklärt werden könnte.

Ganz frisch dem Erdboden entnommene Wurzeln untersuchten wir sofort, ohne Anwendung von Reagenzien. Wir bedienten uns dazu auch eines am Binokularmikroskop montierten Dunkelfeldkondensors. Diese Methode gestattet einen prächtigen Einblick in jüngere Wurzeln und erlaubt ziemlich weitgehend die Unterscheidung der beiden Sekretarten. Dabei konstatierten wir auch, dass die primär in der Wurzel vorhandenen Verhältnisse punkto Sekret ganz mit den von uns bis jetzt gegebenen Darstellungen übereinstimmen. Das Stielchen der subhypodermalen Sekrettröpfchen war auch hier prächtig sichtbar; hingegen konnten wir den Ort seiner äussern Fixierung nicht erkennen. Dies gelang uns dagegen durch Betrachtung von ganz dünnen Wurzeln, direkt mit dem gewöhnlichen Mikroskop unter Zuhilfenahme der Öl-immersion: der Stiel sitzt einwandfrei der Membran auf, ohne irgendwie in dieselbe überzugehen.

Die Sekretblase wird besonders gut sichtbar bei eintretender Schrumpfung der Sekretbläschen infolge Zugabe von sehr starker Salzsäure oder von einem Lösungsmittel. Wir müssen hier noch beifügen, dass die Einwirkung von Lösungsmitteln und andern Reagenzien nicht stets in der gleichen Weise vor sich geht. So lässt Formalin vermuten, dass es nicht direkt in die Blase eindringt, wie die meisten andern Lösungsmittel, sondern auf dem Umweg über das Stielchen.

Sekret, Blase und Stiel machen also eher den Eindruck von etwas Selbständigem, sind aber als Produkte der Tätigkeit des Plasmas als zu diesem gehörend zu betrachten.

Das bei der Besprechung der an fixiertem Material gemachten Beobachtungen über die Lokalisation des Kernes Gesagte konnten wir auch im Frischmaterial bestätigt finden (häufige Lokalisation desselben in der Nähe des Bläschens, bisweilen zwei Kerne, oft aber auch kein Unterschied gegenüber den nicht sekrethaltigen Zellen und dann, wie bei diesen, Kern meist in der Mitte einer Längswand oder zentral).

Eine wichtige Feststellung ist die, dass in älterem Material an den zu äusserst befindlichen und daher ältesten Sekrettröpfchen nicht selten gewisse Veränderungen zu konstatieren sind. Die Löslichkeit der Tröpfchen ist bedeutend herabgesetzt, so dass z. B. die Färbung mit Fettfarbstoffen in alkoholischer Lösung ohne Störung gelingt. Auch sonst

erweisen sie sich als bedeutend widerstandsfähiger als früher. Ihre Natur erinnert in diesem Stadium weitgehend an die des Hypodermissekretes, und es ist daher nicht verwunderlich, wenn sie von manchen Autoren für solches gehalten wurden. Die Tröpfchen ergeben auch jetzt noch die gewohnte Salzsäurereaktion. Die Tatsache, dass es sich bei ihnen einwandfrei um «inneres Sekret» handelt, ist ein wichtiger Beweis für die von uns vertretene Meinung, wonach dem Subhypodermsekret der Charakter eines ätherischen Öles zuzuschreiben ist. Diese Ansicht wird durch die bei andern Valerianaarten durchgeführten Untersuchungen von *Mignon* (111) bekräftigt.

Mignon fand, dass bei Valeriana die Natur des ätherischen Öles je nach dem Ort der Entstehung variieren kann. Er verwandte zur Färbung des Sekretes das von *Guignard* (55) angegebene «Orcanette au chloral» und erhielt mit allen Sekrettypen der untersuchten Arten Rotfärbung. Mit HCl ergaben Valeriana officinalis, Valeriana excelsa und Valeriana dioica übereinstimmende Resultate, während Valeriana Phu ein abweichendes Verhalten aufwies, indem zwar das subhypodermale Sekret auch grün, das hypodermale Sekret jedoch nicht farblos blieb, sondern blauviolett wurde. Das Sekret der Ausläufer von Valeriana officinalis unterscheidet sich nach *Mignon* von den Sekreten der Wurzel durch seine viel raschere Färbbarkeit. Während bei Valeriana officinalis, Valeriana Phu und Valeriana dioica merkliche Grössenunterschiede zwischen «äusseren» und «inneren» Sekrettropfen bestehen, fand der Autor keine solchen bei Valeriana tuberosa und Valeriana pyrenaica. Bei Valeriana Phu erwiesen sich auch einzelne Endodermiszellen als sekrethaltig. Am wenigsten an bestimmte Regionen gebunden zu sein scheint nach *Mignon* das Sekret in der Wurzel von Valeriana tripteris, wo in allen Gewebeteilen, also auch im Zentralzylinder, solches vorkommen soll. *Mignon* (111) hält allgemein das ätherische Öl der Valerianaarten für ein nicht mehr verwendbares Ausscheidungsprodukt (Exkret). Die typisch polare Anordnung der subhypodermalen Sekrettröpfchen war *Mignon* gänzlich entgangen. Er behauptet im Gegenteil, dass sich das Sekret im Zentrum der fraglichen Zellen vorfinde.

In noch weiter entwickelten Stadien treffen wir bisweilen auf noch überraschendere Verhältnisse. Unterhalb der Hypodermis gibt es Zellen, die denjenigen der genannten Schicht zum verwechseln ähnlich sind. Ihre Membran ist ebenfalls verkorkt! Ein grosser Unterschied ist jedoch vorhanden: Diese Zellen besitzen polar angeordnete Sekretbläschen von Grösse und Aussehen der gewohnten subhypodermalen Tröpfchen und die mit Salzsäure positive Reaktion geben. Die Zellen selbst sind etwas grösser, besonders etwas breiter als die gewöhnlichen Zellen der subhypodermalen Zone, und deren Membran erweist sich als viel stärker und widerstandsfähiger.

Bei diesen Zellen haben wir es offenbar mit den von *Mignon* angegebenen sekundären Korkzellen zu tun, die nach ihm bei *Valeriana officinalis* in höchstens zwei bis drei Zellreihen unter der Hypodermis vorkommen, aber nie einen ununterbrochenen Ring bilden und auch bei älteren Wurzeln eher eine Seltenheit sind. *Mignon* zählt als Unterschied des Sekretes von Hypodermis (assise subéreuse) und sekundärem Kork (*liège secondaire*) einzig die bedeutend geringere Grösse der Öltröpfchen in letzterem auf. Unsere Untersuchungen beweisen, dass man das Sekret des sekundären Korks mit demjenigen der übrigen Subhypodermis in Beziehung bringen muss, da ihre Entwicklung gleich verläuft. Im Gegensatz zur Hypodermis, wo die Kutinisierung der Membran ausserordentlich früh eintritt, kommt hier die Korklamelle offenbar erst nachträglich bei ganz oder nahezu beendeter Sezernierung zur Ausbildung.

Wir beschäftigten uns auch mit der Frage nach dem Zeitpunkt des Auftretens der ersten Tröpfchen des Sekretes und gelangten dabei zu der Erkenntnis, dass es unmöglich ist, diesbezüglich eine allgemein geltende Regel aufzustellen. Infolge der zur Verfügung stehenden Reaktionen (HCl und besonders KOH) war die Beobachtung nicht schwer. Die Betrachtung von unbehandelten Wurzelspitzen im Dunkelfeld liess keine nähere Unterscheidung der beiden Sekretarten zu, wohl aber war dies möglich bei Verwendung der Ölimmersion ohne weitere Zusatzapparate. Dieses Vorgehen war sehr gut brauchbar und ermöglichte es uns ohne Schaden, auf die Anfertigung von Gefrierschnitten ganz zu verzichten. Wir konstatierten, dass in den meisten Fällen das subhypodermale Sekret schon sehr frühzeitig vorhanden ist. Im Anfang sind die Tröpfchen natürlich ausserordentlich klein. Zudem werden sie von der Kalilauge bedeutend weniger intensiv gefärbt als später. Wir beobachteten Wurzeln, in denen subhypodermales Sekret bis fast ans Ende der Wurzelspitze vorhanden war. Häufiger trat das erste etwa 200 μ von der Spitze entfernt auf. In andern Fällen stiessen wir erst in bedeutend grösserer Entfernung (2, 3 und mehr mm) auf solches. Ein Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt des Auftretens der beiden Sekrettypen scheint nicht zu bestehen. So begegneten uns sowohl Fälle, wo zwar hypodermales Sekret vorhanden war, aber das andere fehlte und umgekehrt, als auch solche, wo beide sehr frühzeitig vorhanden waren oder aber auf eine grössere Entfernung fehlten. Frühzeitiges Auftreten beider Sekrete kann immerhin als Regel gelten. Bei der Prüfung auf das erste Auftreten des subhypodermalen Sekretes mit Kalilauge oder Jodkali konnten wir eine Feststellung machen, die leicht zu Irrtümern Anlass geben könnte.

Zahlreiche, besonders sehr entwicklungsstättige Wurzeln weisen in ihrer Spitze Stoffe auf, die mit diesen Reagenzien Braunfärbung erzeugen, so dass das äusserste Ende der Wurzelspitze dicht mit braunen Punkten übersät ist. Diese Erscheinung konstatierten wir u. a. sehr deutlich in ganz jungen Nebenwurzeln, die noch nicht aus der Hauptwurzel ausgetreten waren. Es handelt sich dabei wohl um Plastiden. Die Verwendung von ganz frischem Material ist für den Nachweis der im jüngsten Stadium befindlichen Sekrettröpfchen notwendig, denn schon nach Aufbewahrung in der feuchten Kammer während einiger Tage kann die Salzsäurereaktion negativ ausfallen.

Vergleichende Untersuchungen an Wurzeln gut und dürrftig ernährter Pflanzen liessen uns zum Schlusse kommen, dass bei mangelhafter Ernährung die Bildung von Hypodermissekret spärlicher wird, während wir keine Abnahme des inneren Sekretes konstatieren konnten. In Übereinstimmung damit scheint sich schlechter Ernährungszustand auch in vermindertem Geruch nach Baldriansäure zu äussern.

Die verhältnismässig gute Löslichkeit des subhypodermalen Sekretes in Wasser ist eine Eigenschaft, der wir grosse Bedeutung beimessen. Von verschiedenen Forschern, z. B. *Haffner* (59), *Nolle* (124), *Druckrey* (226), durchgeführte pharmakologische Versuche haben ergeben, dass ein wässriger Auszug der Baldrianwurzel am stärksten, reine Baldriansäure dagegen am schwächsten wirkt und dass der Gehalt an ätherischem Öl (gemeint ist dabei das Hypodermsekret) mit der pharmakologischen Wirkung nicht Schritt hält. Die Forscher konnten beobachten, dass von Baldriansäure und ätherischem Öl befreite Droge immer noch eine, immerhin stark reduzierte, Wirkung besitzt.

Mit der pharmakologischen Wirkung des Baldrians befasste sich eine ganze Anzahl Forscher und nicht alle kamen zu mit den oben erwähnten übereinstimmenden Resultaten. *Ordynski* (228) z. B. gibt an, dass die optimale Wirkung der mit 70 %igem Alkohole bereiteten Tinktur zukomme. Weitere pharmakologische Arbeiten über Baldrian stammen von *Kochmann* und *Kunz* (227) sowie *Stephan* (229). Speziell mit der Standardisierung befassen sich *Haffner* (59), *Kochmann* und *Kunz* (227), *Nolle* (124), *Ordynski* (228).

Eigene Untersuchungen liessen uns zum Schlusse kommen, dass das subhypodermale Sekret keine Baldriansäureester oder nur sehr geringe Mengen davon enthalten kann.

Auf Grund der angeführten Befunde kann man sich fragen, ob das subhypodermale Sekret nicht als ein wesentlicher Bestandteil der für

die sedative Wirkung des Baldrians verantwortlichen Stoffe zu betrachten ist.

e) Die Hypodermis, ihr Sekret und dessen Bildung.

Waren wir für das Studium des subhypodermalen Sekretes fast ausschliesslich auf Frischmaterial angewiesen, so kommt nun hier der Beobachtung an solchem in vielen Fällen nurmehr der Charakter einer Nachprüfung der an fixiertem Material gemachten Resultate zu. Wir werden uns deshalb im folgenden Abschnitt kürzer fassen können.

Über die Löslichkeits- und Färbbarkeitsverhältnisse des hypodermalen Sekretes haben wir zum Teil an anderer Stelle (Kapitel D, Abschnitt a) ausführlich berichtet und verweisen auf das dort Gesagte.

Die Untersuchungen an fixiertem Material hatten ergeben, dass die Hypodermis im Gegensatz zum Subhypoderm ein viel weniger homogen zusammengesetztes Zellgefüge darstellt. Im wesentlichen wird dieselbe von zwei Zelltypen aufgebaut: von verkorkten und von weniger zahlreichen unverkorkten Zellen. Das fixierte Material wies darauf hin, dass der Sezernierungsvorgang in den verkorkten Hypodermiszellen nichts anderes als ein nekrotischer Prozess sein kann. Die Rolle der nichtverkorkten, aussenwandverdickten Zellen wurde hingegen nicht aufgeklärt und vor allem die Frage, ob sie auch als Sekretbildner in Betracht fallen, überhaupt nicht beantwortet. Dieses Problem ist besonders deshalb wichtig, weil *Tschirch* die ganze Sezernierungstätigkeit in der Hypodermis auf die Zellen mit «merkwürdigen Wandverdickungen» zurückführt und somit annimmt, dass jede ölführende Hypodermiszelle einen solchen Entwicklungsgang durchlaufen haben müsse. Die Unmöglichkeit dieser Annahme brauchen wir nicht mehr zu beweisen, weil uns dafür die Vorversuche und die Untersuchungen an fixiertem Material genügend Daten zur Verfügung stellen. Wäre *Tschirchs* Theorie richtig, so müsste die Zahl der verdickten Zellen anfänglich sehr gross sein und mit zunehmender Entfernung von der Wurzelspitze immer kleiner werden. Etwas Ähnliches haben wir niemals angetroffen. Bei den unverkorkten Zellen der Hypodermis handelt es sich bestimmt um Durchlasszellen, die der Aufnahme von Nährstoffen aus dem Boden dienen, einer Aufgabe, der die verkorkten Zellen nicht nachkommen können, die aber unbedingt gelöst werden muss. Die Verkorkung der Hypodermiszellen tritt bekanntlich sehr früh ein und dort, wo die Sekretion etwas spät beginnt, lange vor letzterer, so dass diese Zellen auch in letzterem Falle keine Leitfunktion ausüben können.

Die Untersuchungen an fixiertem Material hatten ergeben, dass der Bau der unverkorkten Sekretzellen nicht stabil ist, sondern mit wachsender Distanz von der Wurzelspitze verschiedene Variationen aufkommen lässt. Wir fragten uns, ob mit dieser Strukturänderung auch eine Funktionsänderung eintrete. Eine Antwort auf diese Frage konnten wir nur von Versuchen an Frischmaterial erwarten.

Die Studien an Frischmaterial sollten uns weiter darüber Aufschluss geben, ob die verschiedenen, in einer Sekretzelle vorhandenen lichtbrechenden Tröpfchen wirklich alle aus ätherischem Öl bestehen oder nicht. Weitaus am häufigsten fanden wir pro Zelle einen grossen Öltropfen, selten auch zwei und noch seltener sogar drei grosse Tropfen. In vielen dieser Zellen waren aber nebst diesen grossen Tropfen noch wechselnde Mengen ganz kleiner Tröpfchen sichtbar. Neben diesen kleinen, hauptsächlich den Zellwänden entlang angeordneten Tropfen finden sich noch solche vor, die dem grossen Tropfen aufsitzen. Diese Verhältnisse treten am klarsten in Erscheinung beim Arbeiten im Dunkel-
feld, und zwar besonders gut im Binokularmikroskop. Um sicher naturgetreue Bilder zu erhalten, verwendeten wir als Objekte nur jeweils ganz frisch bereitete Längs- und Querschnitte oder brachten direkt dem Erdboden entnommene, noch pigmentfreie oder -arme Ganzwurzeln unter das Mikroskop. Der Unterschied zwischen den Sekreten von Hypoderm und Subhypoderm ist auch so ohne weiteres deutlich sichtbar. In Übereinstimmung mit früheren Angaben können wir auch hier niemals Tropfen vom Typ des Hypodermissekretes in Zellen der Subhypodermis auffinden. Im Gegensatz zu den «inneren Tröpfchen» mit glatter Oberfläche zeigen sich die Hypodermistropfen von unendlich vielen ganz kleinen Sekretkügelchen bedeckt. Von Stiel und Näpfchen finden wir in den Zellen der Hypodermis auch am lebenden Material nicht einmal eine Andeutung. Doch weisen wir darauf hin, dass die dem grossen Tropfen aufsitzenden Tröpfchen sehr oft zu Gebilden führen, die grosse Ähnlichkeit mit einem Stielchen haben und damit leicht zu Irrtümern Anlass geben könnten.

Die Lokalisation der grossen Sekrettropfen der Hypodermis ist ganz ausgesprochen auf der Aussenseite (also gegen die Epidermis hin) am häufigsten. Mit einem Durchmesser bis zu 30μ können dieselben eine ansehnliche Grösse erreichen.

Es stellte sich somit die Frage, ob grosse und kleine Tropfen von derselben Natur sind; wir machten zahlreiche Versuche in dieser Richtung.

Im polarisierten Licht, unter Vorschaltung von Gips- und Glimmerplättchen waren die zutage tretenden Farbdifferenzen zwischen Plasma und Sekret viel zu gering, um diesbezüglich sicheren Aufschluss geben zu können. Beobachtung im ultravioletten Licht führte ebenfalls zu keinem Ziel. Baldrianöl als solches zeigt zwar schöne Fluoreszenz, doch leuchten auch Ganzschnitte in derselben Farbe auf, so dass auch die Methode nicht in Frage kommen konnte.

Verschiedene Farbreaktionen, z. B. mit Schwefelsäure, mit Diazobraun G, Sudan usw., liessen es wahrscheinlich erscheinen, dass die beiden Tröpfchenarten nicht immer identisch sind.

Die von Schwefelsäure kirschrot gefärbten Ölkugeln erscheinen wie von einem Netz umgeben, und zwar auch die aus den Zellen ausgetretenen Tropfen. Man hat es dabei wohl mit einer optischen Erscheinung zu tun. Die die Schwefelsäurereaktion gebenden Anteile des Baldrianöles sind sehr leicht flüchtig oder werden schon durch geringe Wärme zerstört.

Die Löslichkeitsreaktionen weisen ebenfalls darauf hin, dass die Tröpfchen im Innern der Sekretzellen nicht alle gleicher Natur sind. So sind es besonders kleine Tröpfchen, die sich durch schlechte Löslichkeit auszeichnen, während der oder die grossen Tropfen in der gleichen Zeit schon längst in Lösung gegangen sind. Die noch übriggebliebenen Tröpfchen werden durch Sudan einheitlich orange gefärbt.

Zum Studium der Sezernierungsvorgänge in der Wurzelspitze ist die sehr angenehme Methode der stereoskopischen Dunkelfeldbetrachtung in der angegebenen Weise nicht verwendbar, da dort leicht eine Verwechslung zwischen den beiden Sekretarten unterlaufen könnte. Die Erforschung der jungen und jüngsten Stadien des hypodermalen Sekretes ist, infolge des Fehlens einwandfreier Reaktionen, mit bedeutend mehr Schwierigkeiten verbunden als die des subhypodermalen Sekretes. Alkoholische Lösungen von Fettfarbstoffen machen sich auch hier durch ihre lösenden Eigenschaften unangenehm bemerkbar.

Gute Dienste leistete uns 1 %ige wässrige Eosinlösung. Während die Schnitte dadurch allgemein rosa gefärbt werden, bleiben die meisten Hypodermiszellen ungefärbt. Zwischen letztern befinden sich aber einzelne Zellen, deren Protoplast durch orange-ziegelrote Färbung auffällt. Es handelt sich dabei um aussenwandverdickte, nichtölführende Zellen. Einzelne Öltropfen der Hypodermis erwecken den Anschein, als ob sie ebenfalls schwach gefärbt würden, während der Grossteil derselben eindeutig ungefärbt bleibt. Diese Tatsache musste weiter verfolgt werden. Hypodermiszellen mit nur ungefärbten oder höchstens schwach gelb-

stichigen Öltröpfchen zeigen in keinem Fall mehr einen Zellkern und gehören stets zum Typus der nicht aussenwandverdickten Zellen. Daneben gibt es ebenfalls unverdickte Zellen, die aber neben ungefärbten auch gefärbte Tröpfchen aufweisen. Auch in ihnen ist der Kern häufig nicht mehr zu erkennen, in andern Fällen aber mit Anzeichen deutlicher Rückbildung noch vorhanden.

Bei den Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand ist die ziegelrote Färbung meistens beschränkt auf die verdickte Aussenmembran; bisweilen leuchten auch ganze Zellen in dieser Farbe auf. Es mag sich dabei um tangential getroffene Zellen handeln oder, was wahrscheinlicher ist, um Protoplasten, die sich durch grosse Affinität zu vielen Farbstoffen auszeichnen und auf die wir noch hinweisen werden.

In der Hypodermis sind noch andere Zelltypen zu erkennen, die einheitlich ziegelrot gefärbt sind. Es handelt sich dabei um sogenannte Langzellen. Dieselben enthalten Tropfen, die wir stets dunkelrosa gefärbt angetroffen haben. Andere, jedoch rosa gefärbte Langzellen enthalten dunkelrosa gefärbte Klumpen.

Die mit Eosin gefärbte Hypodermis lässt also vier deutlich verschiedene Zellarten¹⁾ erkennen:

1. Ungefärbte Hypodermiszellen, die die überragende Mehrheit bilden. Sie besitzen keine verdickte Aussenwand und enthalten fast ausschliesslich ungefärbte Sekrettropfen. Zellen mit zum Teil gefärbten Tropfen sind eher selten.
2. Kurze, aussenwandverdickte Zellen mit orange-ziegelroter Aussenmembran (während die restliche Membran rosa getönt ist): sogenannte «Kurzzellen». Sie enthalten deutlich kein Sekret; hingegen zeigt die innere Seite der verdickten Aussenmembran häufig einen unscharfen Verlauf. Sie ist stark gewellt, wobei mehrere, eng aneinanderliegende Wellenlinien als innere Kontur vorhanden sein können, und manchmal ist sie wie von feinen Tröpfchen besetzt, die jedoch von Eosin nicht gefärbt werden.
3. Lange, nicht oder nur sehr wenig aussenwandverdickte Zellen, die an ihrer ganzen Oberfläche orange-ziegelrot gefärbt erscheinen. Sie enthalten ganz deutlich kräftig rot bis rosa gefärbte «Tropfen» und sind sogenannte «Langzellen».
4. Unverdickte, rosagetönte Hypodermiszellen mit dunkelrosa gefärbtem Inhalt in mannigfacher Form.

¹⁾ Es handelte sich um junges Material. Zellen mit in der Mitte durchgehendem Querbalken kamen uns leider hier nicht zu Gesicht.

Die Färbungsversuche wurden über eine sehr lange Zeitdauer ausgedehnt und stets von Zeit zu Zeit beobachtet, so dass Fehler, die z. B. auf verschieden rasches Eindringen der Farblösung in die Zellen und zu frühe Beobachtung zurückzuführen sind, mit Sicherheit ausgeschlossen waren.

Das Ergebnis dieser Färbeversuche mit Eosin ist auffallend. Es könnte sehr gut in Beziehung zur Tschirchschen Theorie gebracht werden. Bei den verschiedenen Zelltypen würde es sich dann einfach um bestimmte, zusammengehörende Entwicklungsstadien handeln. Die aussenwandverdickten Zellen scheinen einer solchen Auffassung besonders entgegenzukommen.

In Übereinstimmung mit den an fixiertem Material gemachten Erfahrungen können wir mit zunehmender Entfernung von der Wurzelspitze auch hier ein Abrücken des Kerns der aussenwandverdickten Zellen von der Innenmembran feststellen. Die Zellen sind deutlich plasmahaltig.

Auch die ihrer ganzen Oberfläche nach rot gefärbten Zellen besitzen noch den Kern. Wir treffen denselben meist ziemlich genau im Zentrum der Zelle an.

Handelt es sich bei dem gefärbten Inhalt der Hypodermiszellen wirklich um Sekret, so muss letzteres bei Behandlung mit absolutem Alkohol verschwinden. Dem ist auch so. Alle typischen Sekretropfen sind nach 20 Stunden verschwunden. Die noch vorhandenen, vorher kräftig rosa gefärbten Überreste im Innern von selbst ungefärbten Hypodermiszellen erweisen sich in den meisten Fällen als ringförmig und geben völlige Übereinstimmung mit den anhand fixierter Präparate erhaltenen Bildern. Gleich wie dort lassen die Zellen mit Ring auch hier noch einen dem Ring anhaftenden Kern erkennen. Letzterer kommt in den meisten Fällen erst nach der Differenzierung mit Alkohol zum Vorschein, weil dadurch der Plasmaring entfärbt wird, während der Kern den Farbstoff nicht abgibt. Plasmareste in Form des bekannten Ringes können wir nur im Hypoderm wahrnehmen. Das geschrumpfte Plasma des Parenchyms sieht ganz anders aus.

Die Verschiedenheit des Plasmas der Hypodermiszellen von demjenigen der Rindenparenchymzellen kommt auch beim Färben mit Eosin und nachfolgendem Differenzieren zum Ausdruck. Während das Plasma der Parenchymzellen noch schwach rosa gefärbt erscheint, ist dasjenige der (gewöhnlichen) Hypodermiszellen vollständig entfärbt.

Die Verdickung der Aussenmembran erscheint oft ausserordentlich stark. In Wirklichkeit ist aber die Verdickung zum grossen Teil durch sekundäre Auflagerung bedingt, die nicht gleiche Natur besitzt wie die eigentliche Membran. Wir bekamen einige Male Zellen zu Gesicht, die zwar deutlich auch zu diesem Typus gehörten, aber weder verdickte Wand noch die genannte Auflagerung zeigten, dagegen aber einen grossen innenwandständigen Kern aufwiesen.

Frische Längs- und Querschnitte wurden für eine Viertelstunde in eine ca. 0,05 %ige Eosinlösung gebracht, nachdem sie vorerst nach Kisser (81) behandelt worden waren ($\frac{3}{4}$ h NaOCl 10 %, Wasser, Essigsäure 1 %, Wasser). Durch sehr kräftige Färbung zeichneten sich nachher die Wandverdickungen der fraglichen Hypodermiszellen und die Wurzelpapillen, besonders deren Spitzen, aus. Die Verwendung von so stark verdünnter Eosinlösung erwies sich als überaus günstig.

Die anhand der Färbungen mit Eosin erhaltenen Befunde durften uns noch nicht genügen, und wir zogen noch Vergleiche mit durch andere Farbstoffe erzielten Resultaten herbei:

1 %ige wässrige Gentianaviolettlösung ergibt den Eosinfärbungen analoge Resultate. Es werden nur einzelne Hypodermistropfen und die bekannten Plasma- und Kernreste gefärbt.

Ähnlich wirkt die Färbung mit Safranin. Auch zu diesem Farbstoff besitzt die Aussenwandverdickung der fraglichen Hypodermiszellen grosse Affinität.

Diazobraun G ergab wiederum aufschlussreiche Färbungen. Die verdickten Hypodermiszellen treten deutlich hervor, doch besteht kein grosser Unterschied von der Farbnuance der verkorkten Zellen. Wie schon früher erwähnt, werden die inneren Sekrettropfen sofort gelb, das Hypodermissekret langsamer und nicht vollständig ebenso gefärbt. Gegenüber der Eosinfärbung können wir feststellen, dass hier die Zahl der gefärbten Tropfen der Hypodermis bedeutend grösser ist. Wichtig, jedoch nicht in Übereinstimmung mit den übrigen Färbungen, ist der Befund, dass die Tropfen ein und derselben Zelle sehr oft einheitlich gefärbt werden. In Zellen mit ungefärbtem grossem Tropfen sind meist auch die vorhandenen kleinen Tröpfchen ungefärbt und umgekehrt. Die verdickten Hypodermiszellen erweisen sich als frei von Sekret. Der Farbton der gefärbten Tropfen ist nicht einheitlich. Derjenige der am schnellsten tingierten Tropfen stimmt oft ganz mit jenem des Plasmas überein, während die eher langsam gefärbten Tropfen viel kräftiger gelb getönt werden.

Alle Färbungen erbrachten auch am frischen Objekt die am fixierten Material beobachtete Kern-Plasma-Sekretrelation in den sekretbildenden Hypodermiszellen.

Plasmolyse, hervorgerufen durch mit Eosin oder Anilinblau gefärbte Rohrzucker- oder Nitratlösung brachte nur eine Bestätigung der mit diesen Farbstoffen allein erhaltenen Färbungsreaktionen. Bezüglich des Sekretes ergab sie auch wieder, dass die Hypodermistropfen in keiner Weise mit der Membran verbunden, hingegen in engstem Kontakt mit dem Plasma sind.

Als weiteres Hilfsmittel für die Aufklärung der Natur der Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran diente uns 1 %ige Korallin-4 %ige Natriumkarbonatlösung. Die Wandverdickung wird dadurch nicht gefärbt. Ähnlich wie bei der Eosinfärbung passiert es auch hier, dass einige Hypodermiszellen und einzelne Partien anderer Gewebe augenblicklich kräftig gerötet werden. Diese gefärbten Elemente halten das Corallin nur wenig gebunden, denn schon geringes Differenzieren genügt, um sie zu entfärben. Da keine Zellmembranen gefärbt werden, nehmen wir an, es handle sich einfach um das Eindringen von Farblösung in beim Schneiden verletzte Zellen. Nicht ganz damit in Einklang zu bringen ist die Tatsache, dass es sich bei den in der Hypodermis gefärbten Zellen vornehmlich um nichtöhlhaltende, nichtverdickte Zellen vom langen und schmalen Typus (Langzellen) handelt. Sekrettropfen werden keine gefärbt.

Die Beantwortung der Frage, ob in der Hypodermis Schleimzellen vorkommen oder nicht, war wichtig im Hinblick auf die von *Tschirch* und seinen Schülern vertretenen Ansichten. Am meisten interessierten uns diesbezüglich die Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand. Unsere Untersuchungen führten uns zur klaren Verneinung der Frage. Insbesondere besteht die Verdickung oder Auflagerung der fraglichen Zellen nicht aus quellbarem Schleim. Langes Lagern in Wasser und nachfolgende Alkoholbehandlung sowie unter Verwendung von Lauge angestellte Quellungsreaktionen erbrachten uns den Beweis dafür.

Um Gerbstoffeinlagerungen kann es sich dabei auch nicht handeln. Das geht schon aus der grossen Beständigkeit gegenüber Hypochloritlösung hervor, die in manchen Fällen mehrere Stunden einwirken muss, um die Wandverdickung in Lösung zu bringen. Die früher erwähnten, zahlreich angestellten Gerbstoffreaktionen fallen auch dementsprechend negativ aus.

Die Hypodermiszellen mit verdickter Aussenwand sind auch im ungefärbten Frischpräparat gut erkennbar. Sie treten durch schärfere Umrisse, andere Form, Fehlen von Öl und dunklere Färbung hervor. Letztere wird noch deutlicher beim Betrachten in Salzsäure. (Zellen, die sich bei Salzsäurezusatz bräunlich färben und die sehr grosse Affinität zu Farbstoffen besitzen, konnten wir in zahlreichen Fällen auch im Parenchym feststellen.) Das schon in fixierten Objekten beobachtete zeitweilige Fehlen von verdickten Hypodermiszellen konnten wir auch hier wieder wahrnehmen. In einem solchen Falle kann man in jüngerem Material in jeder Zelle der Schicht Öltropfen sehen.

Die an fixiertem Material zur Prüfung auf Verholzung ausgeführten Reaktionen wiederholten wir an frischen Objekten. Die erzielten Resultate stimmen nicht in allen Teilen mit den frühern überein.

Anilinsulfat ergibt hier wie dort ein negatives Resultat. Eine Färbung der einen oder andern Sekretart tritt nicht ein.

Die Reaktion mit Casparis Reagens (Kobaltnitrat-Ammoniumrhodanid) verlief in Übereinstimmung mit den Erfahrungen an fixiertem Material. Interessanterweise werden die inneren Sekrettropfen von dem genannten Reagenz deutlich blau gefärbt, während die Hypodermistropfen auch bei längerer Einwirkung keine Veränderung erleiden. Die hellblauen inneren Tröpfchen ergeben mit dem rosaroten Untergrund eine gute Kontrastwirkung.

Kaliumpermanganat nach Mäule reagiert mit der verdickten Aussenmembran negativ. In älteren Objekten stiessen wir nicht selten auf ganze Komplexe von Zellen, die wie verholztes Gewebe reagierten. Das Reagens bewirkt ebenfalls ein verschiedenartiges Verhalten der beiden Sekretarten. Während die inneren Tröpfchen farblos bleiben oder höchstens einen Stich ins Gelbe annehmen, wird das Hypodermissekret innert kurzer Zeit dunkelbraun gefärbt. Bei längerer Einwirkung des Permanganates tritt auch allmähliche Bräunung des subhypodermalen Sekretes ein. Die Mäulesche Reaktion verläuft jedoch nicht immer gleich, indem manchmal auch die hypodermalen Tropfen beträchtliche Zeit bis zum Eintreten der Bräunung benötigen.

Phloroglucin-Salzsäure ergab an bedeutend mehr Orten Rotfärbung als wir es mit fixierten Objekten erhalten hatten und wie es dem Ausfallen der übrigen Verholzungsreaktionen entsprochen hätte. Wir glauben auch, Hypodermiszellen mit verdickter Aussenmembran gefunden zu haben, die Rosafärbung zeigte. Oft konnten wir im Subhypoderm plötzlich eine einzelne Zelle erkennen, deren Wand teilweise gerötet

war. (Etwas Ähnliches hatten wir mit dem Reagens nach Mäule erfahren. Auch hier erschien nicht die ganze Membran «verholzt», sondern nur ein Teil derselben, und zwar die Innenwand.) Phloroglucin-Salzsäure färbte in Übereinstimmung mit Kaliumpermanganat oft grössere Komplexe von Parenchymzellen rot.

Als weitere Reaktionen zum Studium der Membranverhältnisse verwandten wir mit kleinen Modifikationen die bei fixiertem Material angewandten Jodreaktionen. Die Ergebnisse waren mit den dort erhaltenen übereinstimmend; z. B. ergab die Einwirkung von Jodjodkali auf mit Hypochlorit vorbehandelte Schnitte ein entsprechendes Bild wie Jodjodschwefelsäure an fixiertem Material, nur dass dort das noch erhaltene Sekret kräftig gelb gefärbt hervortrat.

Schliesslich bedienten wir uns auch noch der Tannin-Eisenchlorid-Sudan-Färbung, womit sehr schöne Bilder zustande kamen. Die zur Verwendung gelangten Schnitte waren zuvor mit Hypochlorit und verdünnter Essigsäure behandelt worden. Während sich die zellulosischen Zellanteile durch blaue Färbung auszeichneten, traten die verkorkten Elemente und die Sekrettropfen durch rote bis orange Färbung hervor. Wir hatten es in vorliegendem Fall mit Material zu tun, das, obschon noch von rein primärem Bau, auch nach Behandlung mit 50 %igem Alkohol noch orangegefärbte subhypodermale Sekrettropfen in den äussersten zwei Schichten des Parenchyms erkennen liess, und diese Zellen waren ebenfalls von Sudan gefärbt worden. Im ganzen Schnitt erschien nach Alkoholzugabe nur noch das Sekret orange. Das vorliegende Material überraschte uns noch in anderer Hinsicht: Orangegefärbte Sekrettröpfchen in der Hypodermis konnten wir hier nur in aussenwandverdickten Kurzzellen feststellen. Letztere waren im fraglichen Objekt teilweise sehr häufig, wenn auch gegenüber den gewöhnlichen Hypodermiszellen in der Minderheit.

Die Wahrnehmung von Sekret in Kurzzellen ist von grosser Bedeutung, denn dadurch wird bewiesen, dass auch diese Art von Zellen solches produzieren können. Wir weisen darauf hin, dass der erwähnte Fall der einzige war, in dem wir dies mit aller Deutlichkeit beobachten konnten.

d) Untersuchungen über das Sekret der oberirdischen Organe von *Valeriana officinalis*.

Bekanntlich sind Wurzel und Rhizom nicht alleiniger Sitz der in der Baldrianpflanze vorkommenden Sekrete. Vielmehr kann Sekret in

der ganzen Pflanze angetroffen werden, tritt jedoch in den unterirdischen Teilen am reichlichsten auf. Immerhin ist darauf hinzuweisen, dass in älteren, kräftigen Exemplaren der Gehalt des Krautes an Öl ganz bedeutend werden kann. Beim Abreissen solcher Pflanzen wird man durch den kräftig auftretenden Baldriangeruch an diese Tatsache erinnert. Schon ganz junge Pflanzenteile enthalten Baldriansäurederivate. So liessen erst acht Tage alte Blättchen beim Zerreiben oder Erwärmen in salzsäurehaltigem Wasser deutlich den Geruch nach Baldriansäure erkennen. Die Betrachtung im Dunkelfeld und im ultravioletten Licht ergab das Aufleuchten der zahlreich vorhandenen Haare. Am Stengel sind dieselben besonders reichlich auf der Hohlseite vorhanden.

Uns interessierte vor allem die Frage, ob im Kraut wohl auch Sekret vom Typus des subhypodermalen Sekretes der Wurzel vorkomme.

Äther- oder Chloroformauszüge von Stengel- und Blattmaterial erweisen sich als baldriansäurehaltig. Eine Grünfärbung bei Zugabe von Salzsäure war in keinem Falle wahrzunehmen. Ebensowenig trat im Laubblatt bei der Behandlung mit Salz-, Schwefel- oder Salpetersäure eine lokalisierte Farbreaktion ein. Mit Sudanglyzerin machten wir keine bessere Erfahrung.

Baldriansäurederivate gehen aus dem frischen Kraut auch in den wässerigen Auszug. Wird letzterer mit Chloroform ausgeschüttelt, so zeigt sich nach Trennung im Scheidetrichter die wässrige Phase bedeutend reicher an Baldriansäure als der Chloroformanteil. Offenbar liegt die Baldriansäure in der Pflanze zum Teil in wasserlöslicher Form vor, während ein anderer, grösserer Teil in organischen Lösungsmitteln löslich ist.

Verdacht auf Gehalt an ätherischem Öl erwecken in erster Linie die Haare. Wir können deutlich folgende Haartypen unterscheiden:

1. Mehr oder weniger stumpf auslaufende Borstenhaare. Sie stellen den am häufigsten vorkommenden Typus dar. Länge um 130 μ .

2. Köpfchenhaare, oft keulenförmig. 60—80 μ lang. Die Köpfchenhaare sind besonders zahlreich auf den Nerven anzutreffen.

Im Auflichtdunkelfeld und im ultravioletten Licht fluoresziert bei den Köpfchenhaaren nur das Köpfchen, bei den Borstenhaaren das ganze Haar. Die Zahl der stark lichtbrechenden Haare ist auffallenderweise stark beschränkt. Zweifellos darf dem Lichtbrechungsvermögen der Haare keine grosse Bedeutung bezüglich des Gehaltes an Sekret beigemessen werden. So zeigen die Haare von Blättern, die in 95 %igem Alkohol aufbewahrt worden sind, keinen Unterschied.

3. Relativ lange, schmale, spitz auslaufende Haare, deren Häufigkeit viel geringer ist als die der vorhergenannten Arten. Länge um 250 μ .

Alle Haartypen erweisen sich als sehr widerstandsfähig gegenüber Schwefel- und Salzsäure.

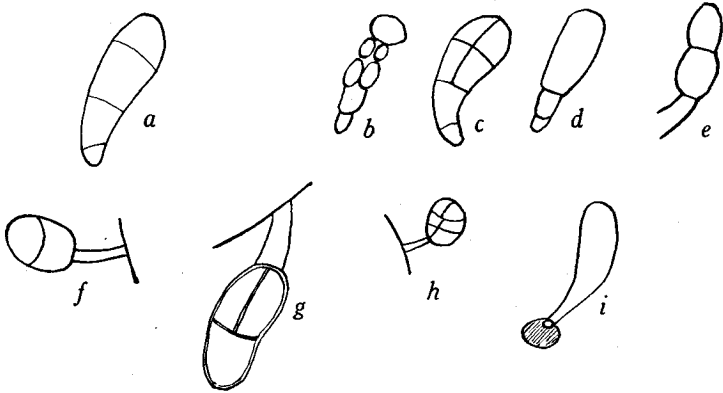


Fig. 27a—i.

Wird Stengelmaterial mit HCl behandelt, so tritt an einzelnen Stellen kräftige Rosafärbung ein, die aber ziemlich rasch unter Diffuswerden verschwindet. Auch mit H₂SO₄ treten rötliche Stellen auf, aber nicht an denselben Orten und nicht anfangs gut lokalisiert. Mit Blattmaterial erhalten wir diese Reaktionen nicht. Jedoch bemerken wir,

dass nach Zugabe von HCl bisweilen helle, ungefärbte, lichtbrechende Tropfen, wie von ätherischem Öl herrührend, sichtbar werden. 40%ige Kalilauge erzeugt in Blatt- und Stengelmaterial auch nach vielstündiger Einwirkung nirgends eine Spur von Braunfärbung. An den Kopfharen ruft die Lauge nur Aufhellung hervor, wogegen Jodjodkali an ihnen die weitaus kräftigste Braunfärbung bewirkt. Die Borstenhaare färben sich zwar damit auch bräunlichgelb, jedoch viel langsamer und bedeutend weniger intensiv. Während aber bei letztern die Färbung allgemein ist, tritt sie in den Drüsenhaaren meist nicht auf deren ganzer Ausdehnung gleich stark auf (Fig. 28). Wir können vor allem ein Zunehmen von der Basis zur Spitze feststellen.



Fig. 28.
Zunehmende Färbungsintensität von der Basis z. Spitze.

Weitere Untersuchungen in dieser Richtung haben wir nicht vorgenommen.

E. Diskussion der durchgeführten Untersuchungen und Vergleich derselben mit den Aussagen anderer Autoren.

a) Das Subhypoderm und sein Sekret.

Das Sekret des Subhypoderms zeigt in seinem Verhalten gewisse Abweichungen von den Charakteristika der ätherischen Öle: erhöhte Wasserlöslichkeit, gute Löslichkeit in Chloralhydrat, zum Teil verminderte Flüchtigkeit. Wir messen dieser Tatsache im vorliegenden Falle keine grosse Bedeutung bei. Auch andere Autoren berichten z. B. über sehr schwer flüchtige ätherische Öle, so *Tunmann* (197) sowie *Schenker* (151). Im übrigen zeigt aber das subhypodermale Sekret durchaus den Charakter eines ätherischen Öles. Dies und der Umstand, dass die in jungem Zustande sehr starke Verschiedenheit vom Sekret der Hypodermis mit zunehmendem Alter kleiner wird, veranlasst uns, das innere Sekret zur Gruppe der ätherischen Öle zu zählen.

Die Existenz einer den Öltropfen umschliessenden, mit Stiel versehenen Sekretblase haben wir beobachtet, jedoch deren Natur, wie schon *Unger* (206)¹⁾, nicht einwandfrei feststellen können. Stiel und Sekretblase gehören jedoch bestimmt nicht zu einer Membranlamelle. Die zahlreichen diesbezüglichen Versuche (Lösungs- und Farbreaktionen, Plasmolyse, Membranstudien an Mikrotommateriale) liessen darüber keinen Zweifel aufkommen. Die Fixation an der Membran ist sekundären Ursprungs. Blase und Stiel sind einander sehr nahe verwandt, doch ist erstere widerstandsfähiger. Dem chemischen Verhalten der beiden kommt von allen Zellbestandteilen dasjenige des Sekretes selbst am nächsten, ohne aber damit übereinzustimmen. So schlugen z. B. alle Färbungsversuche fehl.

Mignon (111) sagt aus, dass die ölhaltigen Rindenparenchym-schichten niemals Unterschiede von den übrigen Zellen ihrer Schicht erkennen lassen. *Vidal* (207) dagegen hatte das Vorkommen verkorkter Zellen in dieser Zone erwähnt. Unsere Untersuchungsergebnisse ergaben, dass beide Ansichten zutreffen können. Unterschiede im inneren Aufbau der Zellen sind, abgesehen vom Vorhandensein der Sekrettröpfchen im Frischmaterial, sicher nicht erkennbar. Dagegen konnten wir an fixiertem Material deutlich beobachten, dass im Aufbau der Membran der äussersten subepidermalen Schichten, ohne Rücksicht auf den

¹⁾ *Unger* hatte im Subhypoderm anwesendes Sekret mit demjenigen des Hypoderms in Beziehung gebracht und die an ersterem beobachteten Verhältnisse auch auf letzteres angewendet, weshalb wir mit diesem Autor nur in bezug auf die subhypodermale Zone teilweise einig sind.

Sekretgehalt, gegenüber den weiter innen liegenden Schichten gewisse Unterschiede zutage treten. Dies ergab sich aus den früher erwähnten Versuchen mit Farbstoffen und Reagenzien. Auf die bei älterem Material auftretende Möglichkeit der Verkorkung einzelner Sekretzellen des Subhypoderms haben wir ebenfalls früher hingewiesen.

b) Die Hypodermis und ihr Sekret.

Letzteres ist ausschliesslich auf die Zellen der Hypodermis beschränkt. Junge Wurzeln sind reicher daran als ältere. In den weitaus häufigsten Fällen ist ein grosser Öltropfen pro Zelle vorhanden. Manchmal finden sich in der gleichen Zelle noch eine wechselnde Anzahl von kleinen Tropfen, die, wie die grossen Tropfen auch, nicht alle das ganz gleiche Verhalten gegenüber Reagenzien aufweisen; die Unterschiede sind wohl dadurch bedingt, dass es sich bei vielen Tropfen nicht um fertiges Sekret, sondern um Vorstufen dazu handelt.

Zacharius (222), *Dye* (33), *Tschirch* (184) und *Biermann* (9) berichten ebenfalls vom Vorhandensein von einem Öltropfen pro Hypodermiszelle. *Mignon* dagegen spricht von 1—2 grossen Tropfen, gemischt mit vielen sehr kleinen Tröpfchen. Bezüglich des Ölgehaltes der Zellen mit verdickter Aussenwand gehen die Ansichten weiter auseinander. Nach *Zacharius* und *A. Meyer* (106) führen die letztgenannten Zellen kein Öl, während *Dye*, *Tschirch*, *Biermann* und *Mignon* gegenteiliger Meinung sind. Unsere eigenen Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, dass die fraglichen Zellen in der Regel kein Öl enthalten, jedoch unter Umständen ebenfalls zur Ölbildung herangezogen werden.

Während wir die Entstehung des hypodermalen Sekretes in erster Linie auf das Plasma zurückführen, vertritt die Schule *Tschirchs* die Ansicht des Vorhandenseins einer resinogenen Schicht und betrachtet die aussenwandverdickten Zellen als im Entwicklungsstadium befindliche Sekretzellen. So berichtet *Biermann* von der Bildung von Schleimschichten, die man als sekundäres, der primären Zellmembran aufgelagertes Produkt ansehen müsse. Das Plasma nehme feinkörnige Konsistenz an unter darauffolgendem Verschmelzen mit den innersten, homogen werdenden Schleimschichten. Dabei gehen nach *Biermann* eigenartige Strahlungen vom Plasma aus. Diese Vorgänge seien Andeutungen des Auflösungs- oder Verschmelzungsprozesses beider Schichten, als dessen Produkt eine schaumige, blasig-vakuolige Masse resultiere, in welcher dann als ganz kleine, kaum bemerkbare und oft nur mit Hilfe von 1 %iger Osmiumsäure sichtbar zu machende Sekrettröpfchen

entstehen, die sich indessen bald zu einem grösseren Tropfen vereinigen. Dieses sekretrezeugende Gebilde sei die «resinogene Schicht» *Tschirchs*.

Während wir den Kern in Zellen mit Sekret noch längere Zeit, wenn auch degeneriert, nachweisen konnten, behauptet *Biermann* (9), dass derselbe mit dem Auftreten der resinogenen Schicht schwinde und nicht mehr zu bemerken sei, sobald Öl sichtbar werde.

Tschirch und *Oesterle* (184) kommen ebenfalls auf die eigenartigen Wandverdickungen zu sprechen. Ihre diesbezüglichen Aussagen decken sich mit den unsrigen weitgehend. Unserer Ansicht nach sind *Tschirch* und seine Schule beim Studium der Sezernierungsverhältnisse beim Baldrian in den Fehler verfallen, Beobachtungen von sekundärer Bedeutung an erste Stelle zu rücken und dem viel häufigeren «normalen» Sezernierungsprozess keine Beachtung zu schenken.

Dye (33) scheinen die verdickten Hypodermiszellen entgangen zu sein. Dieser Autor berichtet nämlich, dass die Hypodermis aus grossen, regelmässig gebauten, isodiametrischen Zellen bestehe, wobei in jeder von ihnen ein Öltropfen liege.

Zacharius (222) schreibt, dass in der Hypodermis zwischen längeren Zellen in unregelmässigen Abständen etwa vierfach kürzere vorkommen, die nach aussen mehr oder weniger keilförmig zugespitzt seien und kein Öl enthalten, sondern Plasma mit zentralem, auffallend grossem Zellkern. Wir selbst fanden im Gegensatz dazu den fraglichen Kern primär stets an der Innenwand.

Die Rolle der unverkorkten, aussenwandverdickten Hypodermiszellen wurde verschieden gedeutet. Während die Wandverdickung und die übrigen merkwürdigen Gebilde in deren Innern von der *Tschirchschen* Schule mit der resinogenen Schicht in Beziehung gebracht werden, fassen andere Autoren die fraglichen Zellen als Durchlasszellen auf. In diesem Sinne berichten z. B. *Koch* (87) und *Unger* (206). Auf Grund der eigenen Untersuchungen schliessen wir uns letzterer Ansicht an. Die von *Gaub* (45) entwickelte Theorie über die Bedeutung der Metakutisierung lässt ebenfalls erklären, weshalb auch im vorliegenden Fall kein durchgängig verkorkter Zylinder um die Wurzel angelegt wird.

Zacharius sowie *Koch* berichten, dass bisweilen auch die innere Membran der in Frage stehenden Hypodermiszellen verdickt sei. Auf Grund eigener Erfahrungen können wir diesen Autoren beipflichten. Ausserdem erwähnen dieselben das Vorkommen von Tüpfelkanälen in der verdickten Membran. Wir konnten letzteres in einem einzigen Falle, jedoch einwandfrei, feststellen.

Die Mehrheit der Autoren ist sich einig darüber, dass Sekretbildung und Verkorkung schon sehr frühzeitig einsetzen. Auch wir betrachten dies als die Regel. Anderer Meinung ist *Grignon* (56). Dieser Autor beschränkt die Existenz der Hypodermis auf ältere Wurzeln.

Die im ersten Teile unserer Arbeit erwähnte Ansicht *Ziegenspecks* (140) und seiner Schule über die Entstehung der ätherischen Öle konnten wir bei *Valeriana officinalis* nicht bestätigt finden. Wohl konnten wir in der Spitzenregion der Wurzel häufig Vorgänge beobachten, die weitgehend mit den Aussagen der genannten Autoren übereinstimmten. Allein wir fanden dieselben auch bei Zellen vor, die mit der Sekretion nichts gemein hatten, und nehmen deshalb an, es handle sich um Vorgänge allgemeiner Natur.

Unger (206)¹⁾ will festgestellt haben, dass das ätherische Öl von einer äusserst zarten Hülle umgeben ist, die erst nach dem Lösen des Sekretes sichtbar werde. Infolge ihrer Feinheit konnte er deren chemische Natur nicht feststellen. Er besteht jedoch darauf, dass es sich weder um Protoplasma noch um Reste von ungelöstem Öl handle und erwähnt deren Beständigkeit gegenüber Cuoxam und Kalilauge.

Die eigenen Untersuchungen liessen uns darüber lange im Zweifel. Die Frage des Vorhandenseins von Stiel und Näpfchen war leichter zu verneinen. Bezüglich die häufig den Charakter einer Blasenwand erweckende Umhüllung des Sekretropfens sind wir der Meinung, dass sie aus nichts anderem besteht als aus noch nicht abgebautem Plasma. Es ist durchaus erklärlich, dass dabei häufig Bilder entstehen müssen, die einem Sekretbeutel täuschend ähnlich sehen. *A. Leemann* (93) stellte bei *Persea indica* die grosse Affinität von Initialtropfen, Cupula und Blasenwand zu Kernfarbstoffen fest. Es gelang uns bei *Valeriana* nicht, etwas Ähnliches zu beobachten. Der dem ringartigen Gebilde anliegende Kernrest wird auch von *Unger* (206) beschrieben.

Die Membranverhältnisse in der Hypodermis erwiesen sich als komplizierter wie im Subhypoderm. In den gewöhnlichen Hypodermiszellen stellten wir in Übereinstimmung mit *Biermann* eine zelluloseinnere und eine verkorkte äussere Membran fest. Die Beobachtung der von *Biermann* (9) erwähnten Schleimmembran gelang uns nicht. *A. Meyer* (106) spricht von einer gemeinsamen verkorkten, aus 5 Lamellen bestehenden Zellmembran. Ebenfalls 5 Lamellen (also 2 pro Zelle und die dritte gemeinsam mit der Nachbarzelle) fand *Zacharius* vor, nämlich als innerste eine solche zelluloseischer Natur, hierauf die Korklamelle und schliesslich die Mittellamelle. Letztere bezeichnete *Zacharius* (222) als verholzt.

¹⁾ Vide auch Fussnote Seite 141.

Die restlose Aufklärung der Natur der verdickten Aussenmembran der Kurz- und Langzellen ist uns nicht gelungen. Die angestellten Reaktionen ergaben keine völlige Übereinstimmung mit einem bestimmten Stoff. Die von *Mignon* (111) stammende Aussage, wonach die verdickte Membran mehr oder weniger verholzt sei, erwies sich als unbegründet. Wir erhielten zwar mit Casparis Reagens Blaufärbung der Wandverdickung und der merkwürdigen Balken, aber alle anderen Reaktionen fielen negativ aus, was uns zur Ablehnung der Ansicht *Mignons* bewog. Während einige Färbungen (Rutheniumrot, Eosin, Gentianaviolett, Saffranin, Methylenblau etc.) auf Verwandtschaft mit Schleimsstoffen hindeuten, spricht der negative Ausfall der Quellungsreaktionen gegen eine solche Annahme. Um gewöhnliches Plasma kann es sich auch nicht handeln, was z. B. aus den Reaktionen mit Jodjodschwefelsäure (andere Färbung als Plasma) und Chromsäure hervorgeht. Die sich mit Jodjodschwefelsäure ergebende Gelbfärbung zeigt, dass es sich jedenfalls nicht um Zelluloseschleim handeln kann, der Ausfall der Korallinfärbung, dass auch Kallose nicht in Frage kommt. Aus den Reaktionen geht die Möglichkeit der Verwandtschaft mit Pektinstoffen hervor (13, 189). Wandverdickungen und Balken usw. zeigen in ihrem Verhalten weitgehende Übereinstimmung mit den Eigenschaften der resinogenen Schicht *Tschirchs* (4, 200/201), doch fehlt ihnen das sehr wichtige Quellungsvermögen. Alle Autoren, welche die aussenwandverdickten Hypodermiszellen beobachtet haben, weisen darauf hin, dass diese Zellen keine Korklamelle besitzen.

Was die physiologische Bedeutung der beiden Sekrete der Baldrianwurzel anbetrifft, so ist man auf Mutmassungen angewiesen. *Mignon* (111) spricht von Exkreten, und zwar auf Grund der Tatsache, dass z. B. im abblättrenden Kork von *Valeriana tuberosa* noch reichlich Sekret vorhanden ist, was beweist, dass es für die Pflanze ohne Nutzen sei. Wir sind der Ansicht, dass das Hypodermissekret sicher als Exkretionsprodukt betrachtet werden darf. Dagegen sind wir nicht geneigt, dem subhypodermalen Sekret ohne weiteres den Charakter eines Endokretes zu verleihen, sondern möchten vielmehr diese Frage offenlassen. Man darf die in der Baldrianwurzel vorhandenen nicht den bei *Plectranthus* herrschenden, von *Kisser* (82) beschriebenen Verhältnissen an die Seite setzen. Im Falle von *Valeriana* treten beide Sekrete gleichzeitig oder bald das eine, bald das andere früher auf.

Zusammenfassung.

I. Teil.

In diesem sind unsere, nach Untersuchungsergebnissen und Meinungen der betreffenden Autoren geordneten Literaturstudien niedergelegt. Terminologisch haben wir dem Begriff *Sekret* seine ursprüngliche allgemeine Bedeutung wiedergegeben und zur Bezeichnung der physiologischen Untergruppen die Einführung der Begriffe *Endokret* und *Exkret* vorgeschlagen.

II. Teil.

In der Wurzel der *Valeriana officinalis* konnten zwei histologisch getrennte Sezernierungssysteme mit verschiedenen Sezernierungsmechanismen nachgewiesen werden. Das erste ist auf die Hypodermis lokalisiert und seit langem bekannt. Die sezernierenden Zellen haben verkornte Membran. In ihnen wird das Sekret unter Nekrose von Zellkern und Plasma gebildet. Irgendeine Anteilnahme einer resinogenen Schicht oder der Membran überhaupt an der Sekretbildung ist nicht nachweisbar. Ebenso sitzt der Membran kein Näpfchen auf, an dem sich der Sekrettropfen befindet, und eine richtige Sekretblase fehlt.

Das zweite Sezernierungssystem ist verbreiteter. Die meisten Sekretzellen finden sich in den unter der Hypodermis liegenden Zellschichten des Rindenparenchyms. Mit zunehmendem Alter der Wurzel schreitet das Auftreten der Sekretzellen nach innen fort, so dass schliesslich solche bis in die Nähe der Endodermis gefunden werden. Das Sekret bildet farblose, glänzende Tröpfchen von der Grösse der Baldrianstärkekörner. Zum Studium ist die Verwendung von Frischmaterial unerlässlich, ebenso die Anwendung typischer Reaktionen, besonders mit HCl, KOH, Lugolscher Lösung usw. In altem Material ist das Sekret diffus verteilt. Beim Lagern geht dessen Gehalt zurück, weshalb die Farbreaktion mit HCl Aufschluss über das Alter von Baldriandroge geben kann. Die Sekrettropfen sind von einer gut erkennbaren Blase umgeben, und diese sitzt mittels eines Stielchens der Membran auf. Das Stielchen sowohl als auch die Blase sind von anderer chemischer Zusammensetzung als die Membran. Die Anordnung ist streng polar, an den Schmalwänden der Zellen. Deren Zellwand ist unverkorkt. Das Sekret ist gegenüber

dem der Hypodermis leichter löslich, weniger flüchtig, resistenter gegen chemische Agenzien und arm an Baldriansäurederivaten. Mit zunehmendem Alter werden die Unterschiede geringer. Eine Nekrose von Kern und Plasma während der Sekretbildung tritt nicht ein, was in Übereinstimmung steht mit der nicht verkorkten Membran, die eine stete Neuzufuhr von Nährstoffen gestattet.

Untersuchungen an oberirdischem Material von *Valeriana officinalis* ergaben, dass es sich beim Sekret desselben zwar um ein baldriansäurehaltiges, jedoch im übrigen von den beiden Wurzelsekreten ziemlich verschiedenes Produkt handeln muss, das vor allem auf die von uns vorne angegebenen Reaktionen ganz anders reagiert als letztere.

Im Verlaufe vorliegender Arbeit wurde weitgehend Gebrauch von sogenannten substantiven Farbstoffen¹⁾ gemacht, die zum Teil ausgezeichnete Ergebnisse lieferten und speziell als alkoholfreie Färbungsmittel für Sekrete gute Dienste leisteten.

¹⁾ Die Farbstoffe wurden uns in sehr entgegenkommender Weise von den Firmen: AG. für Anilinfabrikation in Berlin, Badische Anilin- und Sodafabrik Ludwigs-hafen a. Rh., Farbenfabriken vormals F. Bayer & Co., Leverkusen; Leopold Casella & Co., Frankfurt a. M., und Farbwerke vormals Meister, Luzius und Brünning, Höchst a. M., zur Verfügung gestellt. Wir sprechen den genannten Firmen für die uns gewährte Unterstützung unseren verbindlichen Dank aus.

Leer - Vide - Empty

Literaturverzeichnis.

1. *Abderhalden E.*: Lehrbuch d. physiol. Chemie, V. Aufl. 1923.
2. *Anselmino O.* u. *E. Gilg*: Kommentar zum D. A. B. 6, 1928.
3. *de Bary A.*: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, 1877.
4. *Bécheraz A.*: Über die Sekretbildung in schizogenen Gängen. Diss. Bern 1893, Arch. f. Pharm. 231, 653 (1893). Mitt. d. Naturforsch. Ges. Bern 1894.
5. *Behrens J.*: Über einige ätherisches Öl sezernierende Hautdrüsen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 4, 400 (1886).
6. *Behrens W.*: Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. 4. Aufl. 1908.
7. *Berthold G.*: Über das Vorkommen von Protoplasma in Interzellularräumen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 2, 20 (1884).
8. — Studien über Protoplasmamechanik, 1886.
9. *Biermann R.*: Über Bau und Entwicklung der Ölzellen und der Ölbildung in ihnen. Diss. Bern 1898. Arch. f. Pharm. 236, 74 (1898).
10. *Bloch R.*: Über das Mesekret von *Ilex aquifolium*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 43, 255 (1924).
11. *Bonnier G.*: Les nectares. Ann. des Scienc. nat. Bot. Sér. 6, 8 (1879).
12. *Briquet J.*: Sur les poches sécrétrices schizolysigènes des Myoporacées. Compt. Rend. Ac. Sc. 123, 515 (1896).
13. *Chalon J.*: Coloration des parois cellulaires, III^e série d'expériences. Bull. Soc. Roy. Bot. d. Belgique 37, 39, 1898.
14. *Charabot*: Compt. rend. Acad. Sc. Paris 1905 und 1906.
15. *Chatin*: Études bot., chim. et méd. sur les Valérianées etc. Thèse, Paris 1871. et Mém. Soc. biolog. 4, 3 (1872).
16. *Chauveaud G.*: Un nouvel appareil sécréteur chez les conifères. Compt. rend. de l'Acad. Paris 136, 1093 (1904).
17. — Transformation du nouvel appareil sécréteur des Conifères. Compt. rend. Acad. Paris 139, 881 (1904).
18. *Chodat R.*: Principes de Botanique, 1906.
19. *Crüger O.*: Untersuchung über Mesekret und Autoplastensekret. Diss. Marburg 1920. (Vorl. Mitt. in Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 39, 175 [1921]).
20. *Czaja A. Th.*: Über das Verhalten der Membranen von Pflanzenhaaren zu organischen Farbstoffen. Planta 10, 424 (1930).
21. — Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengeweben. Planta 11 (1931).
22. *Czapek F.*: Biochemie der Pflanzen. III. Aufl. 1921, Band 3.
23. *Czyrniński*: Über die nicht flüchtigen Säuren der Wurzel von *Valeriana offic.* Ann. Chemie u. Pharm. 71, 21 (1849).
24. *Dannehl H.*: Über die Bildung schizogener Schleimbehälter bei *Ceratozamia* und lysigenen Schleimlücken bei *Opuntia*. Bot. Arch. 29, 92 (1930).
25. *Dekker J.*: Die Gerbstoffe, 1913.
26. *Dette C.*: Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora 1903.

27. *Dippel L.*: Zur Histologie der Coniferen. II. Die Harzbehälter der Weisstanne und die Entstehung des Harzes in denselben. *Bot. Zeitg.* 1863, 253.
28. *Doetsch R.*: Beitrag zur Kenntnis der Bildung von ätherischem Öl unter besonderer Berücksichtigung der schizogenen Exkretbehälter. *Diss. E. T. H. Zürich* 1937.
29. *Dormann Fr.*: Zur Kenntnis der Hautdrüsen und der Harzsekretion von *Alnus viridis*. *Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien; Math.-nat. Kl. Abt. I*, 133, 585 (1924).
30. *Duchartre*: *Eléments de Botanique*, 1866, 54.
31. *Dufrénoy*: *Revue générale de Scienc.* 1918, 196. (Zit. n. H. Wolff.)
32. *Dupont G.*: *Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc.* 178, 1560.
33. *Dye C. A.*: Entwicklungsgeschichtl. Untersuchung über die unterirdischen Organe von *Valeriana*, *Rheum* und *Inula*. *Diss. Bern* 1901.
34. *Ekkert Lad.*: Beitrag zu den Farbreaktionen ätherischer Öle. *Pharm. Zentralhalle* 68, 593 (1927); ebenda 71, 195 (1930).
35. *Elias S.*: Die Entwicklung der Sekretbehälter mit besonderer Berücksichtigung der Sekretbildung und -ausscheidung bei einzelnen Arten der Umbelliferen und Rutaceen. *Diss. Berlin* 1929.
36. *Emde H.*: Isopren oder Lävulin? *Helv. chim. acta* 14, 888 (1931).
37. *Euler H.*: *Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie*. Braunschweig 1908.
38. *Faust*: *Bot. Gaz.* 1917, 491 (zit. n. H. Wolff).
39. *Fehér D.*: Über die Abscheidung von Harzbalsam auf den jungen Trieben unserer einheimischen *Populus*arten. *Beih. z. Bot. Zentralbl.* 39, 81 (1922).
40. *Feustel H.*: *Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter*. *Beih. Bot. Zentralbl.* 38, Heft 2, 177 (1921).
41. *Franck A.*: Über die Harzbildung in Holz und Rinde der Koniferen. *Bot. Arch.* 3, 173 (1923).
42. *Frank A. B.*: Beiträge zur Pflanzenphysiologie. II. Über die Entstehung der Interzellularräume der Pflanzen. 1868.
43. *Frey-Wyssling A.*: *Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen*, 1935.
44. *Gardiner* und *Ito*: On mucilage cells in *Blechnum* and *Osmunda*. *Annals of Botany* 1, 34 (1887/8).
45. *Gauba E.*: Beiträge zur biologischen Anatomie des Koniferenblattes. *Biologia generalis* 2, 301 (1926).
46. — Beiträge zur biologischen Anatomie des Koniferenblattes. II. Die Schleime und die Schleimbehälter. *Biologia generalis* 3, 281 (1927).
47. *Giglioli*: *Zit. n. O. Tunmann* (202, 203).
48. *Gildemeister E.* und *Hoffmann Fr.*: *Die ätherischen Öle*, 1931.
49. *Gilg E., W. Brandt* und *P. N. Schürhoff*: *Lehrbuch der Pharmakognosie*. 4. Aufl., 1927.
50. *Gilg E.* und *P. N. Schürhoff*: Die Entwicklung der Sekretbehälter bei den Umbelliferen und Rutaceen. *Arch. d. Pharm. u. Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges.* 268, Heft 1 (1930).
51. *Grafe* und *Horvat*: *Biochem. Ztschr.* 159, 449 (1925).
52. *Grafe* und *Magistris*: *Biochem. Ztschr.* 176, 266 (1926); 177, 16 (1926).
53. *Groom P.*: Excretory systems in the secondary xylem of *Meliaceae*. *Ann. Bot.* 40, 631 (1926).
54. *Guilliermond A.* et *Mangenot G.*: *Observations cytologiques sur le mode de formation des essences*. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris* 177, 600 (1923).

55. *Guignard L.*: Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. Bull. soc. bot. de France, t. 28.
56. *Grignon E.*: Caractères anatomiques des Lonicérinées etc. Thèse Paris 1884.
57. *v. Gultenberg H.*: Die Harzdrüsen von *Lysimachia vulgaris*. *Planta* 5, 232 (1928).
58. *Haberlandt G.*: Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl. 1884, III. Aufl. 1896, V. Aufl. 1918, VI. Aufl. 1924.
59. *Haffner*: Münch. med. Wschr. 76, Nr. 7 (1929).
60. *Hanausek*: Über die Harzgänge in den Zapfenschuppen einiger Koniferen. 16. Jahresber. d. Landes-Oberrealschule in Krems 1879 (Autor zit. n. H. Mayr).
61. *Hannig C.*: Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln. *Ztschr. f. Bot.* 14 (1922).
62. — Über den Mechanismus der Sekretausscheidung bei den Drüsenhaaren von *Pelargonium*. *Ztschr. f. Bot.* (Oltmanns Festschrift) 23, 1004 (1930).
63. *Hansteen-Cranner B.*: Untersuchungen über die Frage, ob in der Zellwand lösliche Phosphatide vorkommen. *Planta* 2, 438 (1926).
64. *Hanstein J.*: Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung bei den Laubblättern. *Bot. Ztg.* 1868, 697 ff.
65. *Heckel* und *Schlagdenhauffen*: *Compt. rend.* 114, 1291 (1892).
66. *Heller A.*: Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf Pflanzen. *Flora* 1904, 1.
67. *Helwig B.*: Über die Frage der Heterorhizie bei *Radix Valeriana offic.* *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 46, 595 (1928).
68. *Hérail J. et Bonnet V.*: *Traité de matière médicale*, 1891.
69. *Hofmeister*: *Lehre von der Pflanzenzelle*, 1867.
70. *Höhlke Fr.*: Über die Harzbehälter und die Harzbildung bei den Polypodiaceen und einigen Phanerogamen. *Diss. Bern* 1901.
71. *v. Höhnle E.*: Über den Kork. *Sitzungsber. d. k. österreich. Akad. d. Wiss.* 1. Abt. 76, Nov. 1877.
72. — Einige Bemerkungen über die Kutikula. *Österr. Bot. Ztschr.* 28, 82 (1878).
73. — Anatomische Untersuchungen über einige Sekretorgane der Pflanzen. *Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien.* Abt. I, 84 (1881).
74. *Holfert J.*: Über die primäre Anlage der Wurzeln und ihr Wachstum. Mit Beispielen officineller Pflanzen. *Arch. d. Pharm.* 1889, 481.
75. *Hungen*: (Zit. n. *Physiolog. Pflanzenanatomie v. Haberlandt.*)
76. *Janssonius H. H.*: Mucilage cells and oil cells in the woods of the Lauraceae. *Trop. woods Yale Univ. School. Forestry* 6, 3 (1926). De slijm- en oliecellen in het hout der Lauraceae in verband met de Zienswijze van Tschirch. *Pharmac. Weekbl.* 39, 1053 (1927).
77. *Jaretsky R.*: *Einführung in die Zytologie*, 1931.
78. *Jaretsky R.* und *Triebel T.*: Chondriosomen und Sekretbildung in pflanzlichen Drüsenhaaren. *Arch. d. Pharm.* 270, 94 (1932).
79. *Karsten G.* und *Benecke W.*: *Lehrbuch der Pharmakognosie*. 4. Aufl. 1928.
80. *Karsten H.*: Über die Entstehung des Harzes. *Bot. Ztg.* 1857, 313.
81. *Kisser J.*: *Leitfaden der botanischen Mikrotechnik*, 1926.
82. — Die physiologische Abgrenzung der Begriffe «Exkrete» und «Sekrete» und Exkretbildung bei *Plectranthus fruticosus*. *Planta* 2, 489 (1926).
83. *Klug J.*: Über die Sekretdrüsen bei den Labiaten und Kompositen. *Diss. Frankfurt a. M.* 1926.

84. *Knapheisowna G.*: Beiträge zur Verteilung und Anatomie der Sekretionsorgane an den Blättern der Prunus-Arten. Acta Soc. Bot. Polon. 4, 106 (1927). (Zitiert nach Bot. Zentralbl. 153, 261 [1927 III]).
85. *Kny L.*: Studien über interzelluläres Protoplasma. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 22, 29 ff. (1904).
86. — Studien über interzelluläres Protoplasma. 3. Fortsetzung. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 23, 96 (1905).
87. *Koch L.*: Pharmakognostischer Atlas, II. Bd., 1914.
88. *Konopka K.*: Die Rolle des Kerns bei Verdauung, Sekretion und Reizbewegung der Drosera rotundifolia. Schrift. d. Königsberger Gelehrt. Ges. 7, H. 2, Halle 1930. Ref. in Ztschr. f. wiss. Mikr. 49, 263 [1932]).
89. *Kramer H.*: Mikroskopisch-pharmakognostische Beiträge zur Kenntnis von Blättern und Blüten. Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges. 1907, 346.
90. *Lauterbach C.*: Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Sekretbehälter bei den Kakteen. Bot. Zentralbl. 37, 257 ff. (1889).
91. *Leblois*: Ann. Scienc. nat., 7^e série 6 (1887).
92. *Leemann A.*: Contribution à l'étude de l'Asarum europaeum L. avec une étude spéciale sur le développement des cellules sécrétrices. Thèse Genève 1927.
93. — Das Problem der Sekretzellen. Planta 6, 216 (1928).
94. *Lehmann C.*: Studien über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Ölzellen. Planta 1, 343 (1926).
95. *Letor*: Über die Nützlichkeit der ätherischen Öle für die Wüstenpflanzen. Parfum. moderne 16, 32 (1923) (Ref. aus Ber. Schimmel).
96. *Link*: Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1807.
97. *Linsbauer K.*: Handbuch der Pflanzenanatomie, 1931.
98. *Lutz G.*: Über die oblitoschizogenen Sekretbehälter der Myrtaceen. Bot. Zentralbl. 64 (1895).
99. *Marlinet*: Organes de sécrétion des végétaux. Ann. sc. nat., 5^e sér. 14, 19.
100. *Mayr H.*: Zeitschr. f. Jagd- und Forstwesen 1893, 322. (Zit. n. A. Franck.)
101. — Entstehung und Verteilung der Sekretionsorgane der Fichte und Lärche. Bot. Zentralbl. 20, 23 ff. (1894).
102. *Mazurkiewicz W.*: Über die Verteilung des ätherischen Öles im Blütenparenchym und über seine Lokalisation im Zellplasma. Ztschr. d. allg. österr. Apoth. Ver. 51, 253 ff. (1913).
103. *Mesnard E.*: Recherches sur le mode de production de parfum dans les fleurs. Compt. rend. 115, 892 (1892).
104. *Meyen J. F.*: Sekretionsorgane der Pflanzen, 1837.
105. *Meyer A.*: Über die Entstehung der Scheidewände in dem Sekret führenden plasmareinen Interzellularraume der Vittae der Umbelliferen. Bot. Ztg. 47, 341 ff. (1889).
106. — Wissenschaftliche Drogenkunde, 1891.
107. — Über das Vorkommen von Kristallen in den Sekreten einiger Rhus-Arten. Arch. d. Pharm. 17^{II}, 114.
108. — Die angebliche Fettspeicherung immergrüner Blätter. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 36, 5 (1918).
109. — Das Assimilationssekret von Vaucheria terrestris. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 36, 235 (1918).
110. — Morpholog. und physiolog. Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere, 1920.

111. *Mignon P.*: Contribution à l'étude anatomique de la racine des Valérianes indigènes. Thèse Doct. Univ. Paris 1920.
112. *Mikosch*: Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken der dikotylen Holzgewächse. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Abt. 1, 1876.
113. *Mittacher W.*: Über einige anatomische Verhältnisse der Labiaten. Ztschr. d. allg. österr. Apoth. Ver. 1908.
114. *Möbius M.*: Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 20, 62 (1884) und Jahrb. f. wiss. Bot. 16 (1885).
115. *Moeller J.*: Anatomie der Baumrinden, 1882.
116. *Mönikes A.*: Die Frage der Harzbildung bei den Umbelliferen-, Kompositen- und Araliaceenwurzeln. Bot. Arch. 5, 91 (1924).
117. *v. Mohl H.*: Zit. n. Bécheraz, A. B. Frank u. a.
118. *Molisch H.*: Anatomie der Pflanze. 2. Aufl. 1921.
119. — Mikrochemie der Pflanze. 3. Aufl. 1923.
120. *Moreau F.*: Zit. n. Guilliermond und Mangelot.
121. *Müller N. J. C.*: Untersuchungen über die Verteilung der Harze, ätherischen Öle, Gummi und Gummiharze und die Stellung der Sekretbehälter im Pflanzenkörper. Pringsh. Jahrb. 5, 385 (1866/7).
122. *Müller R.*: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ölbehälter. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 23, 292 (1905).
123. *Neuber E.*: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln vorwiegend offizineller Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Heterorhizie der Dikotylen. Diss. Bern 1904.
124. *Nolle*: Arch. f. experiment. Path. u. Pharm. 145, H. 4/6.
125. *Oliver E. S.*: Chem. and met. Eng. 23, 238 (1920). (Zit. n. Ref. Ber. Schimmel 1921, 47.)
126. *Oppenheimer C.*: Einführung in die allgemeine Biochemie, 1936.
127. *Ossowski A.*: Studium über die Entstehung der ätherischen Öle, Balsame und Harze. Diss. Warschau 1928.
128. *Patschowsky N.*: Zur Biologie und Physiologie der Schutzstoffe höherer Pflanzen. Naturwiss. Wschr. 35, 497 (1920).
129. *Peterfi F.*: Methodik der wissenschaftlichen Biologie, 1928.
130. *Pfeffer*: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1904.
131. *Pfeiffer H.*: Über Exkrete und Exkretionsbehälter einiger Dikotyledonen. Mikrokosmos 1920, 146 ff.
132. *Pigulewski G.* und *Saikina S.*: Bildung von ätherischem Öl und Harz bei *Pinus silvestris*. Chem. Zentralbl. 1923, I, 1055.
133. — Beitrag zur Bildung des ätherischen Öles und des Harzes bei Nadelhölzern. Chem. Zentralbl. 1929 I, 2930.
134. *Pirschle K.*: Zur Lage der Zellkerne in den Sekretkanälen der Umbelliferen. Österr. Bot. Ztschr. 75, 96 (1926).
135. *Planchon L.* et *Bretin Ph.*: Précis de Matière médicale. II, 1429. 1928.
136. *Policard A.* et *Mangelot G.*: Recherches cytologiques sur l'état de l'huile dans les graines oléagineuses. Compt. rend. 176, 1841 (1923).
137. *Politis J.*: Über die Entstehung der ätherischen Öle. Compt. rend. 173, 98 (1921).
138. *Popovici H.*: Untersuchung ätherisches Öl enthaltender Zellen von Philodendron, Parthenium, Dahlia usw. Compt. rend. 181, 126 (1925).
139. *Postelmann Ch.*: Die Zytologie der Drüsenhaare. Bot. Arch. 33, 1 (1931).

140. *Postelmann L.* und *Ziegenspeck H.*: Die Sekretausscheidung in den Drüsenköpfchen des Kutikularbeutel-Typus der pflanzlichen Drüsenhaare. *Protoplasma* 11, 298 (1930).
141. *Reincke J.*: Beiträge zur Kenntnis der an den Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 10, 119 (1875).
142. *Reinitzer F.*: Die Harze als pflanzliche Abfallstoffe. *Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark* 50, 8 (1913).
143. *Ripert J.*: Über die Rolle des Pfefferminzöles und seine Bildung in den Drüsenhaaren. *Chimie et Industrie* 17, 203 (1927).
144. *Rosenthaler L.* und *Stadler P.*: Ein Beitrag zur Anatomie von *Cnicus benedictus*. *Arch. d. Pharm.* 246, 436 (1908).
145. *Russow E.*: Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sonderabdr. d. Sitzungs-Ber. d. Dorpater Naturf. Ges. 6, Sept. 1883.
146. — Über die Auskleidung der Interzellularen. Separatabdr. a. d. Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Ges. 7, Aug. 1884.
147. *Ruzicka L.*: Über das Bauprinzip und die neueste Ausdehnung der Terpenchemie in biologisch wichtige Richtungen. *Vierteljahrschr. d. Naturforsch. Ges. Zürich* 77, XXVII (1932).
148. *Sachs J.*: *Experimentalphysiologie der Pflanzen*, 1865.
149. *Sanio C.*: *Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.* 9.
150. *Schacht*: Über ein neues Sekretionsorgan im Wurzelstock von *Nephrodium fil. mas.* *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot.* 3, 354 (1863).
151. *Schenker E.*: Studien über die Bestimmung des ätherischen Öles in Arzneidrogen und Gewürzen. *Diss. Zürich E. T. H.* 1933.
152. *Schimmel*: *Berichte* 1928, 154.
153. — *Berichte* 1928, 160.
154. *Schindler H.*: Kritische Beiträge zur Kenntnis der sog. Holzreaktionen. *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* 48, 289 (1931).
155. *Schmidt R. H.*: Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. *Flora* 1891, 300.
156. *Schneider H.*: Die botanische Mikrotechnik. Des gleichnamigen Werkes von A. Zimmermann, 2. Aufl., 1920.
157. *Schneider K.*: Natürliche und künstliche Färbungen von Bastfasern. *Faserforschung* 9, 160 (1931, 3. Heft).
158. *Schwabach E.*: Zur Kenntnis der Harzabscheidungen der Koniferennadeln. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 17, 291 (1899).
159. — Bemerkungen zu den Angaben von A. Tschirch über die Harzabscheidungen in Koniferennadeln. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 18, 417 (1900).
160. *Schwarz Fr.*: Metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 42, 21 (1924).
161. *Semmler F. W.*: Die ätherischen Öle nach ihren chemischen Bestandteilen. 1906.
162. *Shirasawa*: Über die Bildung des Kampfers im Kämpferbaum. *Bull. Tokyo Agric. Coll.* 1903.
163. *Sieck W.*: Die schizolysigenen Sekretbehälter. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 27 (1895).
164. *Sperlich A.*: Jod ein brauchbares mikrochemisches Reagens für Gerbstoffe, insbesondere zur Darstellung der Verteilung von Gerbstoff und Stärke in pflanzlichen Geweben. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 35, 69 (1917).

165. *Sprecher A.*: Recherches sur l'origine des systèmes sécréteur de Ginkgo biloba. Beih. Bot. Zentralbl. 24, I, 68 (1909).
166. *Stahl E.*: Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora n. F. 13, 1 (1920).
167. *Stock E.* (Dietrich-Stock): Analyse der Harze, Balsame und Gummiharze, nebst ihrer Chemie und Pharmakognosie. 2. Aufl. 1930.
168. *Strassburger E.*: Botanisches Praktikum, 1897.
169. *Sishepkina T. V.*: Mikrochemische Untersuchung der Lokalisation des Harzes und des ätherischen Öles in Tabakblättern und Koniferennadeln. Bot. C. n. F. 13, 404 (1929).
170. *Stumpf M.*: Über Gummi- und Harzbildung. Zentralbl. f. Pharmazie 4, H. 1 (1933).
171. *Thoms*: Pringsh. Jahrb. 4 (zit. n. Schwabach).
172. *Thomson and Sifton*: Resin canals in the Canadian spruce, Picea canadensis B. S. P. Phil. Trans. R. Soc. London 214, 63 (1925). Ref. Bot. Zentralbl. 151, 197 (1927 I).
173. *van Tieghem*: Canaux oléo-résineux des Ombellifères etc. Bull. Soc. bot. de France 1872, 113.
174. — Canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. Bot. 5^e sér. 16 (1872) und 7^e sér. 1 (1885).
175. *Trécul*: L'Institut 1862, 315 (zit. n. de Bary).
176. — Compt. rend. 63—66 (1865/8 u. a. [zit. n. de Bary]).
177. *Treviranus*: Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1838 (zit. n. A. B. Frank).
178. *Triebel*: Über Bau und Entwicklung der Ölbehälter in den Wurzeln der Compositen. Diss. 1885.
179. *Tschirch A.*: Die Milchsaft- bzw. Gummiharzbehälter der Asa foetida, Ammoniacum und Galbanum liefernden Pflanzen. Arch. d. Pharm. 1886, 817.
180. — Über die Entstehungsgeschichte einiger wichtiger Sekretbehälter und die Genesis ihrer Sekrete. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 6, 2 (1888).
181. — Über die Bildung von Harzen und ätherischen Ölen im Pflanzenkörper. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 25, 378 (1893).
182. — Über den Ort der Öl- bzw. Harzbildung bei den schizogenen Sekretbehältern. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 11, 201 (1893).
183. — Beiträge zur Kenntnis der Harzbildung bei den Pflanzen. Festschrift für Schwendener 1899.
184. *Tschirch A.* und *Oesterle*: Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde, 1900.
185. *Tschirch A.*: Die Einwände der Frau Schwabach gegen meine Theorie der Harzbildung. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 19, 25 (1901).
186. *Tschirch A.* und *Tunmann O.*: Über Öldrüsen. Arch. d. Pharm. 1901, 7.
187. *Tschirch A.*: Heterorhizie bei den Dikotylen. Flora 1905.
188. — Die Harze und die Harzbehälter I. und II. 2. Aufl. 1906.
189. — Über Pektin und Protopektin. Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges. 17, 237 (1907).
190. — Die Chemie und Biologie der pflanzlichen Sekrete, 1908.
191. — Die Lokalisation der chemischen Arbeit in der Pflanze. Mitt. d. Berner Naturf. Ges. 1914.
192. — Die Membran als Sitz chemischer Arbeit. Arch. d. Pharm. 252, 537 (1914).
193. — Die Wachs-, Harz- und Farbstoffbildung bei den Cocciden. Chem. Umschau 1922, 349.
194. — Handbuch der Pharmakognosie. 2. Aufl. 1931, 1. Aufl. 1912.

195. *Tschirch A. und Stock E.*: Die Harze. 3. umgearbeitete Auflage von A. Tschirchs: Die Harze und die Harzbehälter. 1933.
196. *Tschirch A.*: Über die Arbeitsteilung im Chemismus der höheren Pflanzen. *Heiv. chim. acta* 17, 992 (1934).
197. *Tunmann O.*: Über die Sekretdrüsen. Diss. Bern 1900.
198. — Über die Harzgänge von *Ginkgo biloba*. *Ztschr. d. allg. Österr. Apoth. Ver.* 43, 701 ff. (1905).
199. — Über die Öldrüsen. *Pharm. Ztg.* 52, 353 (1907).
200. — Über die resinogene Schicht der Sekretbehälter der Umbelliferen. *Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges.* 17, 456 (1907).
201. — Beitrag zur Kenntnis der Hautdrüsen. *Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges.* 18, 491 (1908).
202. — Vorkommen von Harzen und ätherischen Ölen in den Pflanzengeweben. *Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges.* 24, 262 (1914).
203. — Über Mikrochemie und Biologie der Pflanzenstoffe. *Ber. d. Dtsch. Pharm. Ges.* 24, 253 (1914).
204. *Tunmann-Rosenthaler*: Pflanzenmikrochemie. II. Aufl. 1931.
205. *Tyndall*: *Zit. n. Tunmann* (203).
206. *Unger W.*: Über den Würzburger Baldrian. Beitrag zur anatomischen Kenntnis ätherisches Öl führender Zellen. *Dtsch. Apoth. Ztg.* 27, 1021 (1912).
207. *Vidal*: Anatomie der Valerianaceen. *Ann. de l'Université de Grenoble* 15 (1903) (*zit. n. P. Mignon*).
208. *Vogl A.*: *Pringsh. Jahrb.* 5, 35, 42.
209. *Volkens G.*: Über Pflanzen mit lackierten Blättern. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 8, 120 (1890).
210. *Walliczek H.*: Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 25 (1893).
211. *Wasicky R.*: Physiopharmakognosie, 1932.
212. *Wehmer C.*: Die Pflanzenstoffe. 2. Aufl. 1931, II. Bd., 1190.
213. *van der Wielen P.*: Über *Radix Valerianae*. *Pharm.-Ztg.* 61, 643 (1916).
214. *Wiesner J.*: Über die Entstehung des Harzes im Innern von Pflanzenzellen. *Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss. Wien* 52^{II}, 118 (1865).
215. *Wigand*: Über die Desorganisation der Pflanzenzelle usw. *Pringsh. Jahrb.* 3, 164 (1863).
216. *Wilke C.*: Über die anatomischen Beziehungen des Gerbstoffes zu den Sekretbehältern. Diss. Halle. Wittenberg 1883.
217. *van Wisselingh C.*: Sur les canaux des Ombellifères. *Verhandl. d. k. Akad. Amsterdam* 1894. Ref. im *Bull. d. l. Soc. Bot. d. France* 43, 152 (1896).
218. — Sur les bandelettes des Ombellifères. *Arch. néerl.* 29, 199 (1896).
219. — Die Zellmembran (in *Handbuch der Pflanzenanatomie* von K. Linsbauer 3, 2) (1925).
220. *Wolff H.*: Die natürlichen Harze, 1928.
221. *van der Wolk C.*: Die Exkretion bei den Pflanzen. *Naturwiss. Wochenschr.* n. F. 19, 645 (1920).
222. *Zacharius E.*: Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. *Bot. Ztg.* 1879, 617 ff.
223. *Ziegenspeck H.*: Über die Zwischenzustände bei der Bildung verholzter Membranen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 49, 381 (1931).
224. *Zörnig H.*: Arzneidrogen, 1909.
225. *Zweibaum et Mangenot*: *C. R. Soc. Biol. de Lyon* 1923.

Nachtrag zum Literaturverzeichnis.

226. *Druckrey H.* und *Köhler G.*: Arch. f. experim. Path. und Pharmakologie 183, 106 (1936).
227. *Kochmann M.* und *Kunz H.*: Über die Wirkung des Baldrians und eine Methode der Wertbestimmung. Arch. f. experim. Path. und Pharmakologie 181, 421 (1936).
228. *Ordynski*: Über die biologische Standardisierung des Baldrians. Chem. Zentralbl. 1936 II, 2166.
229. *Stephan M.*: Med. Klinik 1937, Nr. 19, 642.
-

Curriculum vitae

Mein Bürgerort ist Derendingen. Ich wurde geboren als Sohn des Viktor Wetterwald und der Emma, geb. Baumgartner, am 13. März 1907 in Luzern, wo ich die Primarschule und während zweier Jahre die kantonale Realschule besuchte. Nach dem frühzeitigen Hinschiede meines lieben Vaters übersiedelten wir nach Cham, und ich trat in die Zuger Kantonsschule ein. Hier bestand ich im Sommer 1926 die Maturitätsprüfung nach Typus C und ein Jahr später in Aarau die Ergänzungsprüfung für Latein. Anschliessend an die Matura begann ich an der Eidgenössischen Technischen Hochschule das Pharmaziestudium, wo ich im Frühjahr 1928 die naturwissenschaftliche Vorprüfung bestand. Nach in Lausanne absolviertem Praktikum und Assistentenexamen kehrte ich nach Zürich zurück, wo ich im Frühjahr 1931 das Staatsexamen bestand.

Hierauf begann ich die vorliegende Arbeit, deren praktischer Teil im Mai 1933 zu Ende geführt wurde. Seit diesem Zeitpunkte bin ich als Assistent in der Neumünster-Apotheke von Dr. F. Hauser in Zürich tätig gewesen.
