Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UND VERGLEICHEND ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG DES STAMMES UND DER UHRFEDERRANKEN VON BAUHINIA (PHANERA) SPEC.

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER RANKENDEN LIANEN

VON

BRUNO LÖFFLER

(AUSGEFÜHRT MIT BENÜTZUNG DER VON PROF. DR. HEINRICHER VON SEINER STUDIENREISE NACH JAVA MITGEBRACHTEN MATERIALIEN)

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUT DER K. K. UNIVERSITÄT IN INNSBRUCK.

Mit 3 Tafeln.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 7. MAI 1914.

Vorwort.

Die Anatomie der artenreichen,[1] zu den Caesalpiniaceen gehörigen Lianengattung *Bauhinia* ist bisher fast ausschließlich an bandförmigen, gewellten Stämmen aus der einzigen amerikanischen Sektion Schnella untersucht worden und durch Angaben zahlreicher Forscher,[2] besonders aber durch

[1] Zirka 200 tropische Arten (Engler-Gilg: Syllabus 1912, p. 218).

[2] H. Crüger: Einige Beiträge zur Kenntnis von sogenannten anomalen Holzbildungen des Dicotylenstammes. Bot. Ztg. 1850 und 1851.

Fr. Müller: Über das Holz einiger um Desterro wachsender Kletterpflanzen. Bot. Ztg. 1866.

A. de Bary: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

v. Höhnel: Die Entstehung der wellig flachen Zweige von *Caulotretus*. Pringsh. Jahrb. XIII. 1883.

Hérail: Étude de la tige des dicotyledones. Ann. sc. nat. Bot. 1885. 7. série II.

Netto: Sur la structure anormale des Lianes. Ann. sc. nat. Bot. 1886. 6. série VI.

Saupe: Der anatomische Bau des Holzes der Leguminosen und sein systematischer Wert. Flora 1887.

Dörries: Beiträge zur speziellen Anatomie der Lianen mit besonderer Berücksichtigung der Thyllenfrage. Göttinger Dissertation 1910.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die eingehenden Untersuchungen Warburg's[1] und vor allem Schenck's[2] hinsichtlich der stammbildenden Elemente und der anomalen Strukturen näher bekannt geworden. Über das Zustandekommen der letzteren, besonders den Hergang der Sprengung und Zerklüftung des axialen Holzes gelangten aber diese beiden Forscher zu direkt entgegengesetzten Anschauungen, die weiterhin zu einer Polemik[3] führten, in die auch Gilg[4] eingriff. Die wichtige, am fertigen Zustande nicht zu entscheidende Frage blieb aber ungelöst, da die dazu nötigen Entwicklungsstadien bisher nicht aufzufinden waren. Das konnte nur durch eine eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gelingen, zu der zweckmäßig einmal eine altweltliche Art mit nicht bandförmigem Stamm gewählt wurde, um auch dadurch unsere Kenntnis der Stammanatomie von *Bauhinia*, wie sie in den zusammenfassenden Darstellungen Schenck's und Solereder's[5] zum Ausdruck kommt, zu ergänzen.

Die Anatomie der eigenartigen Uhrfederranken von *Bauhinia* ist dagegen noch fast unbekannt, da dieselben selbst Schenck, wie schon Urban[6] und Warburg, mehr nach morphologischen Gesichtspunkten beschreibt. Auch über den Bau der in anderen Familien[7] vorkommenden Uhrfederranken ist bis auf einige hauptsächlich das »Bewegungsgewebe« der Ranken von *Urvillea* betreffende Angaben Haberlandt's,[8] der weitere Untersuchungen fordert, nichts Näheres bekannt, und auch Worgitzky,[9] der vergleichend anatomisch die im Bau der verschiedensten Fadenranken herrschenden Prinzipien zu erkennen suchte, hat die Uhrfederranken nicht berücksichtigt, ebenso Treub,[10] der nur den Reizhaken Beachtung schenkte. Wohl aber finden sich Angaben über die Reizbarkeit der »hook-tendrils« von *Bauhinia tomentosa* bei Ewart,[11] und Ricca[12] hat im Anschlusse an Fitting's[13] Arbeit Sapindaceenranken in lebendem Zustande bei Wachstum und Krümmung exakten Messungen unterzogen, die der Aufklärung der Mechanik des Rankens bei diesen Gewächsen dienen. Wie sich aber der physiologische Vorgang auch in der Entwicklung der anatomischen Beschaffenheit ausprägt, ist bisher nicht gezeigt worden. Dazu war ebenfalls eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erforderlich, und so lag der Gedanke nahe, den Werdegang von Stamm und Ranke vergleichend zu betrachten und zu einem geschlossenen Lebensbilde einer hochentwickelten rankenden Liane zu vereinigen.

Das Material zu dieser Arbeit stammt aus dem Botanischen Garten von Buitenzorg auf Java, wo es Prof. Dr. Heinricher auf seiner Studienreise 1903/04 gesammelt hat. Für gütige Überlassung desselben und die Anregung, es zu untersuchen, sowie für wertvolle Ratschläge während der Bearbeitung sei es mir gestattet, ihm, meinem hochverehrten Lehrer, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Herzlichen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. Wagner, der mich mit liebenswürdigster Bereitwilligkeit in die Mikrophotographie einführte und auch die Herstellung der Aufnahmen für diese Arbeit überwachte.

---

[1] O. Warburg: Über Bau und Entwicklung des Holzes von *Caulotretus heterophyllus*. Bot. Ztg. 1883.

[2] H. Schenck: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Heft 4 und 5 von Schimper's Botanischen Mitteilungen aus den Tropen. (Im Folgenden zitiert als Schenck I und II.)

[3] O. Warburg: Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhalts. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1899.
H. Schenck: Über die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVII. 1895.

[4] E. Gilg: Über die Anatomie der Acanthaceengattungen *Afromendoncia* und *Mendoncia*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1893.

[5] Solereder: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

[6] Urban: Die Morphologie der Gattung *Bauhinia*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1885.

[7] Außer bei Caesalpiniaceen (*Bauhinia*) kommen Uhrfederranken noch bei Sapindaceen (*Urvillea, Cardiospermum, Thinouia, Serjania, Paullinia*), Rhamnaceen (*Gouania, Ventilago, Helinus*) und Olacaceen (*Combretopsis*) vor. (Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. VI. p. 180.)

[8] Haberlandt: Sinnesorgane im Pflanzenreich. 1901. p. 132. Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl., 1909, p. 513.

[9] Worgitzky: Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887.

[10] Treub: Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. jard. bot. Buitenzorg, III. 1882.

[11] Ewart: On Contact-Irritability. Ann. jard. bot. Buitenzorg, XV, p. 222.

[12] Ricca: Un nuovo tipo di [illegible]. Malpighia, XVII. 1903.

[13] Fitting: Untersuchungen über den Heliotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVIII. 1903.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

I. Anatomie des aufrechten jungen Stammes und der noch unbefestigten Ranke.

Wie alle Bauhinien zeigt auch *Phanera* spec.[1] als augenfälligstes anatomisches Merkmal des Sprosses das für die Gattung charakteristische kreuzförmige Mark, dessen rundliche, getüpfelte Zellen auf Längsschnitten in ziemlich regelmäßigen Reihen übereinanderstehen und schon in ganz jungen Zweigen eine große Anzahl Kristalldrusen von oxalsaurem Kalk enthalten. Im jüngsten Internodium, knapp unter dem Vegetationskegel, wird das Mark von einem primären Procambiumring, der ebenfalls Kristalldrusen einschließenden primären Rinde und der sehr reiche Behaarung zeigenden Epidermis gleichmäßig umschlossen, so daß der ganze Querschnitt, wie Abbildung 2, Tafel I an einem nur wenig älteren Stadium zeigt, Kreuzform besitzt. Anfangs besteht der Procambiumring aus kleinen, noch völlig undifferenzierten, mosaikartig zusammenschließenden Zellelementen, aus denen an der Innenseite, an den Ein- und Ausbuchtungen des Markkreuzes, zuerst die primären Ring- und Spiralgefäße entstehen. Die Wände derselben verholzen alsbald; denn sie zeigen an Schnitten, die dicht unter der Terminalknospe geführt wurden, mit Fuchsin-Pikrinsäure[2] bereits deutliche Rotfärbung. Sehr bald macht sich aber in dem Streifen embryonalen Gewebes eine Sonderung in drei Schichten bemerkbar.

Die äußerste an der Grenze der primären Rinde gelegene Zelllage des wellig verlaufenden meristematischen Ringes geht nämlich sehr frühzeitig in den Dauerzustand über, wie aus Abbildung 3, Tafel I bei α ersichtlich ist, und zeigt schon wenig später als innen die Primärgefäße deutlich die gleiche Holzreaktion. Sie stellt die zuerst verholzende Zelllage der äußersten, nunmehr zu unterscheidenden Schicht des Procambiumringes (*a*) dar, aus der, wie wir noch sehen werden, ein Sklerenchymring entsteht.

Wie aus der gleichen Abbildung hervorgeht, folgt jetzt weiter nach innen eine mehrere Lagen umfassende Schicht nun größer gewordener Zellen (*b*), die ebenfalls bogigen Verlauf zeigt, und aus der eine Parenchymschicht entsteht, die, wie noch gezeigt werden soll, ihre besondere Bedeutung hat. Auch sie enthält schon sehr früh Kristalldrusen, wenn zu ihren beiden Seiten noch undifferenziertes Gewebe sich befindet.

Als dritte innerste Schicht bildet sich, von einer Mutterzelllage ausgehend, als eigentlicher Verdickungsring ein Reihencambium (*c*), welches das kreuzförmige Mark und die primären Vasalteile umschließt und nun regelmäßig tätig ist.

Während Schenck bei den von ihm untersuchten Bauhinien diese histologische Differenzierung in der Sproßspitze ganz übergeht, stimmt die Darstellung Warburg's[3] von *Caulotretus heterophyllus* nicht ganz mit meinem Befunde bei *Phanera* überein. Insbesondere geht aus ihr die genetische Zusammengehörigkeit der drei Schichten nicht hervor, die im Grunde auch Warburg unterscheidet. Im Gegenteil, er rechnet Sklerenchymring und Parenchym, die aus den beiden äußeren Schichten entstehen, zur primären Rinde. Dagegen konstatiert Hérail,[4] der einige Jugendstadien von *Bauhinia* spec. untersuchte, ganz richtig »un parenchym non encore differencié dans lequel vont se

---

[1] Die Pflanze war als unbestimmte Art im alten Lianenquartier des Buitenzorger Gartens vorhanden und ist gewiß jedem dort tätig gewesenen Botaniker aufgefallen.

[2] Zimmermann: Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892, p. 145.

[3] Warburg: l. c. p. 619.

[4] Hérail: l. c. p. 252.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

former un peu plus tard les divers éléments anatomiques de la tige.« Für uns erweist sich aber eine genaue Kenntnis des Vorganges für das weitere Verständnis und den Vergleich mit der jungen Ranke als notwendig.

Das Cambium bildet nun ganz regelmäßig nach außen sekundäre Rinde, wodurch es von den beiden äußeren Schichten abrückt, und nach innen einen geschlossenen Holzring, der anfangs der Kreuzform des Markes folgt, sich aber und mit ihm der ganze Querschnitt nach und nach abrundet. Der schon frühzeitig entstehende geschlossene Holzring zeigt festes Gefüge und auf dem Querschnitt eine sehr regelmäßige radiale Anordnung der zahlreichen meist einreihigen Markstrahlen. Zwischen derselben stehen die die Grundmasse bildenden Holzfasern in ein- bis dreischichtigen, radialen Reihen und in sie eingebettet und von etwas Holzparenchym umgeben, ebenfalls in Radialreihen die relativ wenigen und englumigen, nur 50 bis höchstens 130 μ weiten Gefäße.[1] Zur Entstehung des geschlossenen Holzringes vergleiche man Abbildung 4, Tafel I. Holzparenchym tritt, wenn der Holzring größere Dicke erreicht, auch in Form metatrachealer Binden auf. Die Markstrahlen präsentieren sich auf Tangentialschnitten als sehr hohe, vielreihige Platten, die also das Holz auf verhältnismäßig weite Strecken hin durchsetzen, wie das auch andere Kletterpflanzen zeigen[2] und wodurch nach Westermaier und Ambronn[3] die Leitung der Kohlehydrate erleichtert werden soll. Sekundäre Rinde ist, wie aus den Abbildungen 4 und 5, Tafel I hervorgeht, im Verhältnis zu dem breiten Holzring außerordentlich wenig gebildet worden.

Der Anlage des regelmäßigen Holzringes geht die Ausbildung eines Sklerenchymringes parallel, der dadurch entsteht, daß die ganze äußere Schicht des Procambiumringes, nachdem ihre Elemente die endgültige Größe erlangt haben, verholzt, wie wir es im jungen Sprosse an der äußersten Zellage bereits gesehen haben. Sehr bald vermag dieser Sklerenchymring aber dem fortschreitenden Dickenwachstum infolge seiner frühen Verholzung nicht mehr standzuhalten und wird an den verschiedensten Stellen zersprengt. Das zartwandige und stets teilungsfähig bleibende Parenchym der zweiten Schicht schließt aber die Lücken sogleich wieder, und die eingelagerten Zellen nehmen rasch Steinzellencharakter an und verholzen. Indem sich der Vorgang fortwährend wiederholt, entsteht aus dem anfangs homogenen, nur aus den primären Fasern der gekennzeichneten äußersten Schicht gebildeten Ringe durch Einlagerung sekundärer, der zweiten Schicht entstammender Steinzellen ein gemischter Sklerenchymring, der auf diese Weise stets kontinuierlich erhalten wird. Die Abbildung 5, Tafel I zeigt ein Stück desselben mit mehreren Unterbrechungen, die sich von innen mit zartem Gewebe anfüllen, und einigen bereits verholzten, dunkel erscheinenden Einlagerungen, die am inneren Rande durch eine hinzukommende verholzte Zellage verkoppelt sind. Hérail führte als Schüler van Tieghems[4] bei *Bauhinia* spec. hier den Begriff des Pericykels ein, der nach Morot[5] zumeist zweierlei Elemente enthält (péricycle sclérenchymateux und parenchymateux) und gefäßbündelbildenden Cambien den Ursprung geben kann. Bei einer Gruppe von Lianen[6], vielleicht auch bei einigen Bauhinien[7] bilden sich in der Tat im Alter neue Holzbastkörper als sukzessive Zuwachszonen in der nach dieser Auffassung allgemein als Pericykelparenchym bezeichneten Schicht. Der Pericykel darf aber in seiner Bedeutung nicht überschätzt werden. Gerade bei den Lianen können in alten Stämmen Neubildungen an den verschiedensten Stellen entstehen.

---

[1] Nach Schenck bei *Bauhinia Humeaviana* 0·06 *mm*.

[2] Müller l. c. p. 38.

[3] Westermaier und Ambronn, Beziehung zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. Flora 1891, p. 429.

[4] Van Tieghem, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. Bul. de la soc. bot. de France, 1882, Traité de Botanique, 2 éd. p. 674–749.

[5] Morot, Recherches sur le péricycle. Ann. sc. nat. Bot. 6. série XX. 1885.

[6] Schenck II, p. 250.

[7] Schenck II, p. 188.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Überblickt man die Entwicklung des jungen Phanerasprosses, so erkennt man leicht das hier waltende Prinzip, möglichst schnell in einem peripher gelegenen, doppelten Ringe mechanisch wirksamer Elemente eine biegungsfeste Konstruktion anzulegen. Und eine solche ist für den jungen, noch unbefestigten Trieb in der Tat das erste Erfordernis. Schnell meterhoch emporgeschossen, muß er sich in der Jugend aus eigener Kraft aufrecht halten können und die Rankenpaare weitausgreifend emporzutragen vermögen. Deshalb die außerordentlich weit in die Sproßspitze hinaufreichende Verholzung, deshalb vor allem der festgefügte Holzring, in dem die mechanischen Elemente bei weitem dominieren. Die trachealen treten in der aufrechten Jugendform überhaupt noch ganz zurück. Die jungen, rasch emporstrebenden Sprosse tragen ja auch nur unentwickelte Blätter, die außerdem im Halbdunkel des Urwaldes nicht assimilieren können und in einer reichen Behaarung wie alle jugendlichen Teile einen vorzüglichen Transpirationsschutz besitzen.

Dem Entwicklungsgange der aufrechten Jugendform des Stammes stelle ich nun die Anatomie der jungen, noch unbefestigten Ranke gegenüber. Vorausschicken will ich einige morphologische [1] Bemerkungen. Die seitlichen Kurztriebe des jungen Phanerasprosses tragen am Ende ihres ersten mehr oder minder langgestreckten Internodiums in den Achseln schuppenförmiger Blättchen stets zwei seitliche Ranken, zwischen denen die Endknospe des Kurztriebes vorläufig im Ruhezustande verharrt, so daß sie von den Ranken in zweckmäßiger Weise weit überragt wird. Diese morphologischen Verhältnisse illustriert Abbildung 6, Tafel I, die ein sehr formenschönes Motiv wiedergibt.

In frühester Jugend ist eine solche Ranke noch gerade, dünn und zart und erscheint deutlich dorsiventral abgeplattet. Schnitte, die in der Nähe der Insertion geführt wurden, zeigen noch eine Andeutung der für *Bauhinia* charakteristischen Kreuzform. An Schnitten durch den oberen Teil der jungen Ranke ist aber, wie Abbildung 7, Tafel I zeigt, auch nicht eine Andeutung der Kreuzform mehr zu erkennen. Vielmehr erscheint der Querschnitt stark abgeplattet, die eine Seite etwas konkav eingezogen, die andere dementsprechend konvex. Die Dorsiventralität wird um so auffälliger, als die dichte Behaarung auf die konkave Seite des Querschnitts beschränkt ist, als sich in der primären Rinde der konvexen Seite ganz besonders viel Kristalldrusen finden und die Epidermiszellen hier radial gestreckt, fast stäbchenförmig erscheinen. Alles deutet darauf hin, daß diese konvexe Seite der noch geraden, von Anfang an dorsiventralen Ranke von vornhinein zur reizbaren bestimmt ist. Abgesehen jedoch von dieser ausgesprochenen Dorsiventralität zeigt aber die junge Ranke ganz den gleichen anatomischen Bau und dieselbe Differenzierung der Schichten wie der Sproß. Um das plattgedrückte Mark herum zieht sich ebenfalls ein Streifen meristematischen Gewebes, in dem sich bald dieselben drei Schichten erkennen lassen und an die außen primäre Rinde und Oberhaut sich anschließen. Die erste Verholzung tritt auch in der jungen Ranke sehr früh an den Wandungen der primären Gefäße ein. Die Übereinstimmung in den anatomischen Verhältnissen der jungen Ranke und des Sprosses ist aus den Abbildungen 7 und 3 ersichtlich, die auch bei nahezu gleicher Vergrößerung aufgenommen sind. Auch aus dem anatomischen Bau geht somit die Caulomnatur [2] der Bauhinia-ranke hervor.

Sehr bald aber beginnt sich die junge, gerade Ranke, ohne noch mit einer Stütze in Berührung gekommen zu sein, beim weiteren Wachstum an der Spitze senkrecht zur Abplattung in einer Ebene einzurollen, und so stellt ihr oberer Teil, wie das Habitusbild auf Tafel I zeigt, bald eine steife, uhrfederartige Spirale dar. Bei dieser autonomen Einrollung wird die konkav eingezogene Seite der noch geraden Ranke zur äußeren, also konvexen Seite der Uhrfederspirale, die konvexe Seite des Querschnittes zur inneren, also konkaven Seite der Spirale. Um Verwechslungen vorzubeugen, werden in folgender

---

[1] Vergl. Urban (l. c.) und Schenck l.

[2] Phylogenetisch sind die Uhrfederranken aus Inflorescenzstielen hervorgegangen. (Schenck l, p. 228 ff.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Darstellung die Ausdrücke konkave und konvexe Seite, soweit sie überhaupt gebraucht werden, nur in bezug auf den Querschnitt angewendet. In bezug auf die eingerollte Ranke werden die Bezeichnungen äußere und innere Spiralseite eingeführt. Die Bilder zur Rankenanatomie sind selbstverständlich alle gleichsinnig orientiert.

Untersucht man eine Ranke dieses Alters in dem unteren gerade gebliebenen Teile, so findet man, daß sich der Querschnitt nach Art des Stammes, aber der Abplattung entsprechend elliptisch abgerundet hat, daß er nunmehr den völlig ausgebildeten Sklerenchymring aufweist, der in gleicher Weise wie im Sproß zersprengt und wieder ergänzt wird, und daß mit der Anlage eines geschlossenen Holzringes begonnen worden ist. Und zwar zeigen alle Schichten rings um das Mark die gleiche Ausbildung. Weit interessantere Bilder ergeben jedoch Schnitte durch die Spiralregion. Wie aus Abbildung 8, Tafel I ersichtlich ist, haben sich hier die beiden Seiten der stark abgeplatteten Ranke in völlig verschiedener Weise entwickelt. An der konkav eingezogenen, ausschließlich behaarten Seite (vergl. Abbildung 7) sind alle Elemente schnell zur endgiltigen Größe herangewachsen und in den Dauerzustand übergegangen. Vor allem ist hier rasch ein breites, kräftiges Band stark verdickter Holzfasern gebildet worden. Auf der konvexen Seite des Querschnittes ist unterdessen der Holzkörper etwas mehr in die Dicke gewachsen; aber nur ein schmaler Saum an der Markgrenze ist schwach verholzt. Der ganze übrige breite Streifen aber zeigt zartwandige, gänzlich unverholzte Elemente und geht allmählich in die breite, völlig embryonale Cambialregion über. Auch der Sklerenchymring ist auf dieser Seite breiter angelegt worden und seine Fasern sind hier nur schwach verholzt. In den eingesprengten Lücken findet sich dünnwandiges Parenchym. An der konkaven Seite des Querschnittes sind also alle Elemente besonders des Holzkörpers rasch ausgereift, während sie an der konvexen Seite nur zart angelegt wurden und jugendlich geblieben sind. Deutlicher noch als in der Abbildung 8, Tafel I wird der scharfe Gegensatz in der Ausgestaltung der beiden Seiten in Abbildung 9; die einen etwas rechts der Rankenmitte entnommenen Streifen stärker vergrößert wiedergibt. Aus diesem Befund geht nun ohne Zweifel hervor, daß die Einrollung des oberen Teiles der geraden Ranke zur Uhrfederspirale, die ich als die primäre Einkrümmung bezeichnen will, nur dadurch erfolgt sein kann, daß sich durch rasche, endgiltige Ausgestaltung der konkaven Querschnittsseite diese stärker streckte als die konvexe, die nach der so erfolgten Einrollung als reizbare Seite allein noch in Betracht kommt. Die Mechanik der primären Einkrümmung wird somit für *Bauhinia* auf anatomischem Wege aufgeklärt und dadurch das diesbezügliche Ergebnis Ricca's bestätigt, der durch exakte Messungen an lebenden Sapindaceen-Ranken experimentell feststellte, daß die Einrollung der jungen Ranke durch rascheres Wachstum an der äußeren Spiralseite erfolgt.

Von der ausgesprochenen Dorsiventralität und anderen Anpassungen an die spätere Funktion abgesehen, verläuft im Grunde aber die Entwicklung der jungen Phaneroranke in ganz derselben Weise und nach dem gleichen Prinzip wie im homologen Sproß. Auch in der jungen Ranke wird sehr früh eine Konstruktion angelegt, die sich auf den doppelten mechanischen Ring zurückführen läßt. Dieselbe wird im basalen Teil radiär ausgebildet, weshalb derselbe gerade bleibt, im oberen Teile dagegen nur einseitig endgültig ausgestaltet, weshalb sich dieser spiralig einrollt. Biegungsfestigkeit benötigen beide Teile; der untere hat die Spirale fest in ihrer Lage zu halten, und in der Spiralregion müssen Vorkehrungen getroffen sein, die jedes Aufbiegen verhindern.

II. Anatomie der befestigten Ranken und Stämme.

Bei Bewegungen der jungen Phanerästriebe und der Nachbarpflanzen im Winde — Nutationen führen Uhrfederranken nicht aus — müssen sich in den elastischen Spiralen Stützen fangen, und es erfolgt nun infolge der Stoß- und Berührungsreize, die die innere reizbare Spiralseite treffen, das feste

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Umfassen, das Umranken der eingefangenen Stütze, was ich als sekundäre Einkrümmung bezeichnen will. Die Ranke krümmt sich aktiv kräftig ein und umschlingt die Stütze ein- bis mehrmals in meist dicht nebeneinander gepreßten Windungen, wie das die Abbildung 1, Tafel II an einem Rankenpaar zeigt. Doch kommt auch kreuzweises Übereinandergreifen der einzelnen Windungen vor, wie aus Abbildung 2, Tafel II hervorgeht. Wahrscheinlich tritt diese Erscheinung dann ein, wenn sich Einrollungsebene der Ranke und Stütze in sehr spitzem Winkel schneiden. Die zum Umschlingen der eingefangenen Stütze nicht mehr benötigte Rankenspitze zieht sich korkzieherartig zusammen, wie das an der in Abbildung 1, Tafel II rechts wiedergegebenen Ranke besonders gut sichtbar ist. Ranken, in denen sich keine Stütze fängt, verkümmern und fallen bald ab.

Suchen wir nun an einem Schnitt durch die Spirale einer jungen, befestigten Ranke, wie ihn Abbildung 3, Tafel II wiedergibt, aus den Querschnittsveränderungen zu erkennen, wodurch die sekundäre Einkrümmung bewirkt worden ist. An der äußeren Spiralseite hat sich offenbar nur wenig geändert. (Vergl. Abbildung 8, Tafel I.) Dafür ist aber nun auch an der Innenseite der Holzkörper in seiner ganzen Breite typisch verholzt und noch beträchtlich in die Dicke gewachsen. Nach diesem Befunde ist nur eine Erklärung möglich. Die Verholzung muß an der Innenseite der Spirale unter starker Zusammenziehung der Elemente erfolgt sein. Nur durch Kontraktion des an der Innenseite der Spirale besonders mächtig angelegten, aber bisher jugendlich gebliebenen Holzkörpers kann der Widerstand des kräftigen Holzbandes an der äußeren Spiralseite überwunden worden sein, den dieses jeder Verkleinerung des Krümmungsradius entgegensetzte. Durch diese Erkenntnis wird auch die Mechanik der sekundären Einkrümmung für *Bauhinia* auf anatomischem Wege aufgeklärt. Das Ergebnis befindet sich wiederum in Übereinstimmung mit den Messungen Ricca's, der bei Uhrfederranken von Sapindaceen experimentell feststellte, daß das Erfassen der Stütze durch Zusammenziehung der inneren Spiralseite erfolgt. Schon früher hatte Haberlandt[1] an Ranken der *Sapindacee Urvillea ferruginea* an der Innenseite ein eigenes »Bewegungsgewebe« aufgefunden. Wie aus seiner Darstellung und der von ihm gegebenen kleinen, schematischen Zeichnung hervorgeht, entspricht dasselbe der primären Rinde, die an der inneren Spiralseite mächtig entwickelt und besonders modifiziert ist, durch Kontraktion ihrer Elemente die Einkrümmung bewirkt und somit als »Bewegungsgewebe« funktioniert. Der exzentrisch gelegene, nach der äußeren Spiralseite zu verschobene Stereomring ist zu dieser Zeit erst in Entwicklung begriffen. Wodurch die primäre Einrollung der Uhrfederranke von *Urvillea* erfolgt, ist bei Haberlandt nicht ersichtlich. Bei *Bauhinia* werden die beiden Einkrümmungen durch ungleichzeitige Ausreifung der beiden Seiten des wie im Sproß sehr früh entstehenden Holzkörpers bewirkt, womit bei der primären Einrollung naturgemäß eine Streckung der äußeren Spiralseite verbunden ist, während die sekundäre von einer Kontraktion der Stereomelemente begleitet sein muß. Der Holzkörper ist das gestaltende, das eigentlich plastische Element in der Bauhiniaranke; er funktioniert als Bewegungsgewebe. Ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte ist das aber aus der Anatomie der befestigten Ranke nicht mehr ersichtlich.

Infolge des Kontaktreizes beginnt die Phaneraranke nach dem Umfassen der Stütze besonders an der inneren Spiralseite schnell und beträchtlich in die Dicke zu wachsen. Wie ansehnlich die Verdickung schon bald nach der Befestigung ist, lehrt ein Vergleich des in Abbildung 8, Tafel I wiedergegebenen Querschnitts durch eine noch aktionsbereite Uhrfederranke mit dem in Abbildung 3, Tafel II in gleicher Vergrößerung dargestellten durch eine erst kurze Zeit befestigte Ranke. Daß dieselbe sich noch nicht lange in Funktion befunden hat, ist daraus zu entnehmen, daß ihre Schwesterranke, in der sich keine Stütze gefangen hatte, noch nicht abgefallen und anscheinend noch funktionstüchtig war, wenn sie sich auch schon etwas herabgesenkt hatte.

Die Verdickung überträgt sich auch auf den unteren, mehr radiär gebauten Rankenteil und auf das Traginternodium, mit dem die Ranke mehr und mehr zu einem einheitlichen Organ verschmilzt.

---

[1] Haberlandt: Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901, p. 131. Physiologische Pflanzenanatomie, 1909, p. 513.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Abbildung 4, Tafel II stellt einen Schnitt durch den basalen, geraden Teil derselben erst kurze Zeit befestigten Ranke in gleicher Vergrößerung dar. Derselbe zeigt, daß sich der Holzring, der noch eine schwache Andeutung der Kreuzform erkennen läßt, auch hier kräftig verdickt hat, wenn auch nicht so stark wie in der Spiralregion. Besonders auffallen aber muß die im basalen Teile der Ranke außerordentlich mächtig entwickelte, aus großlumigen Zellen bestehende primäre Rinde. Die mechanisch wirksamen Schichten, Sklerenchym- und Stereomring, die im entsprechenden, biegungsfest gebauten Sprosse (Abbildung 4, Tafel I) peripher gelegen sind, erscheinen in der geraden Rankenregion zentral verlagert. Offenbar wird dadurch eine zugfeste Verbindung zwischen dem Sproß und der die Stütze umklammernden Spirale hergestellt.

Was für eine gewaltige Ausbildung der dorsiventrale Holzkörper der Phaneraranke im Alter erhält, zeigen die Abbildungen 5 und 6, Tafel II, die Schnitte durch die Spirale einer aber immerhin nur mittelstarken, älteren Ranke darstellen. Und zwar entstammt der in Abbildung 5 wiedergegebene Schnitt ungefähr der Stelle größter Stärke. Die nach der Rankenspitze zu folgenden Schnitte nehmen im senkrechten Durchmesser ab, während sie an Breite erst noch etwas zunehmen, bevor sie sich auch in dieser Dimension zu verjüngen beginnen und sich in Gestalt und Größe dem in Abbildung 6 dargestellten Schnitte nähern, der der Spirale unweit der korkzieherartig zusammengezogenen Rankenspitze entnommen ist. In diesen Schnitten erscheint das Mark nur noch als ein schmaler, zusammengedrückter, völlig exzentrisch gelegener Streifen. Auch Außenrinde, Sklerenchymring und Phloëm, das auf der inneren Spiralseite etwas mächtiger entwickelt ist als an der äußeren, fallen gegen den Holzkörper gar nicht ins Gewicht. Die ganze Ranke besteht eigentlich nur aus dem außerordentlich starken, dichten und festen Holzkörper, der fast ausschließlich aus Holzfasern besteht. Erst nach sehr beträchtlicher Verdickung treten, wie das auch aus Abbildung 5, Tafel II ersichtlich ist, besonders an der Innenseite langgestreckte Binden von Holzparenchym auf. Gefäße sind im Holzkörper der Ranke nur ganz spärlich vertreten, und da dieselben in ihrem Lumen die Elemente des Holzes kaum oder nicht übertreffen, scheinen sie im Bilde fast ganz zu fehlen. Der für den jungen Bauhiniasproß charakteristische Holzring zeigt also in der Ranke wohl den gleichen Bau wie im Stamme, nur ist er hier eben unter völligem Zurücktreten der Gefäße dorsiventral und außerordentlich kräftig ausgebildet.

Zwei wirklich alte, starke Ranken zeigt das in Abbildung 7, Tafel II in genau ein Drittel natürlicher Größe wiedergegebene Trockenstück. Dieselben weisen beide senkrecht zur Einrollungsebene die recht ansehnliche Stärke von 1·9 *cm* auf, während senkrecht zur Abplattung als größter Durchmesser 1·5 *cm* festgestellt wurde. Die anatomisch untersuchte Ranke erreichte auch bereits eine größte Dicke von 1·1 *cm*. Zwar weiß man, daß sich Uhrfederranken beträchtlich verdicken können; daß sie aber so gewaltige Dimensionen erreichen können, ist bisher nicht bekannt geworden. Schenck berichtet, daß sie sich nicht oder nur ganz ausnahmsweise in dem Grade verdicken wie die Reizhaken von *Strychnos*, *Uncaria* und andere. Weder er noch Treub haben aber Maße angegeben oder Abbildungen gebracht, die auch nur annähernd eine derartig kräftige Entwicklung dieser Befestigungsorgane zeigten, wie die von mir dargestellten Phaneraranken. Auch die von Schenck als Extrem unter den Phyllomranken angeführten von *Callichlamys riparia* Miq.[1] erreichen kaum die von mir anatomisch untersuchte, mittelstarke Ranke (Abbildungen 5 und 6, Tafel II) an Stärke. Die Uhrfederranken von *Phanera* spec. und gewiß auch anderer robuster Bauhinien können somit unter den Ranken als das extremste Beispiel sekundärer Verdickung infolge Kontaktreizes angesehen werden. Ja selbst die von Schenck[2] beschriebenen und abgebildeten rankenden Zweige von *Dalbergia variabilis*, die jedenfalls absolut noch eine kräftigere Ausbildung erreichen können, durften relativ keine stärkere Verdickung erfahren, wie die in früher Jugend fadendünnen[3] Ranken

[1] Schenck l. p. 190, Fig. 11b.

[2] Schenck l. p. 216, Fig. 31a—c.

[3] Man beachte die verhältnismäßig starke Vergrößerung des in Abbildung 7, Tafel I dargestellten Querschnittes durch eine junge Ranke.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

unserer *Phanera*, so daß dieselben überhaupt als Extrem unter den durch Kontakt hervorgerufenen sekundären Verdickungen erscheinen müssen.

Der scheinbar festbestimmte Entwicklungsgang der Phaneraranke läßt aber jedenfalls Abänderungen zu. Mir liegt ein mäßig verdicktes Rankenpaar vor, das zwei von der Insertion an in ganzer Länge um die Stütze geschlungene Ranken zeigt. Auch die in Abbildung 7, Tafel II den senkrecht stehenden Stamm umfassende, starke Ranke weist keinen basalen, geraden Teil auf, sondern liegt bereits an der Insertion der Stütze an und ähnelt somit sehr einem alten Reizhaken. Wahrscheinlich wird dieser Ausnahmsfall dann realisiert, wenn junge, noch gerade Ranken in ihrer Basalregion mit einer Stütze in Berührung kommen. Dann krümmt sich eben die Ranke auch im unteren, sonst gerade bleibenden Teile ein und es erfolgt nun jedenfalls sofort ein endgültiges, aktives Umranken der Stütze. Dieser in der Natur sicher nicht allzu selten auftretende, von der Norm abweichende Fall läßt es nicht aussichtslos erscheinen, an lebendem Material zu versuchen, ob und wie weit sich der komplizierte Entwicklungsgang der Uhrfederranke in seinen verschiedenen Phasen durch experimentelle Eingriffe abändern läßt.

Nachdem wir den Modus der Befestigung und die Ausgestaltung der Ranken zu dauerhaften Klammerorganen von erstaunlichen Dimensionen kennen gelernt haben, können wir uns der Entwicklung des jungen Sprosses zum Lianenstamme zuwenden. Nachdem der festgefügte Holzring (vergl. Abbildung 4, Tafel I) eine gewisse Dicke erreicht hat, vollzieht sich plötzlich in der weiteren Entwicklung ein auffälliger Wechsel. Das Cambium setzt nämlich bei einem Stammdurchmesser von 0·7 bis 1 *cm* streckenweise plötzlich mit der Bildung von Holzfasern aus und läßt dafür, ganz analog wie es schon metatracheale Binden von Holzparenchym gebildet hat, Streifen zartwandigen, unverholzten Parenchyms entstehen, durch das sich die Markstrahlen ebenfalls mit zarten Wänden fortsetzen. Der Umriß des Holzkörpers erhält so einen welligen Verlauf. Bald darauf werden aber wieder auf dem ganzen Umfange Holzfasern gebildet, so daß nun ein nur durch schmale Holzbrücken in einzelne Binden zerlegter Ring unverholzten Parenchyms im Holzkörper eingeschlossen ist. Indem sich der Vorgang wiederholt, entstehen eine größere Anzahl solcher konzentrisch angeordneter, tangentialer Parenchymbinden, die keine Spur einer Holzreaktion zeigen, nach außen häufiger werden, an Breite zunehmen und vielfach miteinander zu anastomosieren beginnen. Überhaupt wird je weiter nach außen desto mehr Parenchym gebildet, in das sich endlich nur noch kleine Gruppen von Holzfasern eingelagert finden. Mit Schenck kann ich somit die Ansicht Warburgs[1] berichtigen, daß diese Parenchymbinden eingeschlossenes Rindenparenchym seien und durch Überspringen des Cambiums in das Holz eingeschlossen würden. Da plötzlich mit dem Auftreten des unverholzten Parenchyms auch die Hoftüpfelgefäße bedeutend weiter und häufiger werden, auch nicht mehr in Radialreihen, sondern regellos gelagert werden, tritt das in diesem Alter gebildete lockere und weitporige Holz, in dem die weiten Gefäße den größten Teil des Raumes einnehmen, zu dem in der Jugend angelegten, festgefügten Holzring in schroffen Gegensatz und hebt sich von diesem scharf ab. Schenck bezeichnet diese beiden schon makroskopisch deutlich zu unterscheidenden Holzarten mit Strasburger[2] als axiales und periaxiales Holz. Warburg wendet die Bezeichnungen Zentral- und Außenholz an. Während aber bei den von ihnen untersuchten Stämmen die Bildung des periaxialen Holzes nur nach zwei entgegengesetzten Richtungen als Flügelholz erfolgt, wird bei *Phanera* spec. rings um das axiale Holz periaxiales gebildet, aber nicht als ein nur lockereres Gefüge zeigender Ring, sondern in Form einer größeren Anzahl von in sekundäre Rinde eingebetteter Flügel. Das Cambium setzt nämlich an mehreren Stellen des Umfanges des axialen Holzringes, besonders den acht Ecken der Kreuzarme des Markes gegenüber, ganz mit der Holzbildung aus und läßt nach innen nur noch wenig unverholztes Parenchym entstehen, nach außen aber um so mehr sekundäre Rinde, so daß der periaxiale Holzkörper durch

[1] Warburg l. c. p. 626.

[2] Strasburger: Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891. p. 197.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

eine größere Anzahl bis an das axiale Holz reichender Weichbastkeile in mehrere flügelartige Teile zerlegt wird, die mit den die Gefäßreihen enthaltenden Teilen des Zentralholzes in Verbindung stehen und durch Weichbastfurchen wieder gelappt und gefächert erscheinen. Zu dieser Entstehung des periaxialen Holzes vergleiche man die Abbildungen 1 und 2, Tafel III, die zugleich zeigen, was für eine hervorragend schöne Holzstruktur auf diese Weise zustandekommt.

Ring- und Flügelholz treten aber auch in den sie zusammensetzenden Elementen in scharfen Gegensatz, wie das auch andere Bauhinien zeigen. Während die Holzfasern im festgefügten, regelmäßigen axialen Holzringe, bis auf die besonders starkwandigen in der nächsten Umgebung des Markes, nur mäßige Verdickung zeigen, wenig Inhalt führen und meist quergefächert sind, zeichnen sie sich im periaxialen Holze durch eine fast bis zum Schwinden des Lumens verdickte, gallertartige Innenschicht aus und werden hier von zahlreichen Kristallkammerfasern begleitet, wohingegen das axiale Holz vollkommen frei von Kristallen ist. Während im Zentralholz nur wenig Holzparenchym sich findet, ist das Außenholz netzförmig reichlich durchsetzt mit unverholztem Parenchym. Den wenigen und englumigen Hoftüpfelgefäßen des axialen Holzes, in dem noch die mechanischen Elemente vorherrschen, stehen die vielen weiten Gefäße in den Flügeln des periaxialen Holzes als dominierender Bestandteil gegenüber, zwischen die sich Gruppen engerer Gefäße einlagern und die Anastomosen mit den weiten herstellen.

In der Weite der Hoftüpfelgefäße des Außenholzes übertrifft nun *Phanera* spec. alle bisher untersuchten Bauhinien bedeutend.[1] Ich stellte in der Umgebung des axialen Holzes Gefäße von durchschnittlich 200 μ Durchmesser und in den äußersten Flügeln des periaxialen Holzes Gefäßweiten von 470 bis 510 μ fest. Als größten Wert fand ich als großen Durchmesser einiger elliptischer Gefäße 550 μ. Die Gefäße von *Phanera* spec. nähern sich also sehr den weitesten, die überhaupt bekannt sind. Auf Längsschnitten präsentieren sie sich als sehr kurzgliedrig und reich behöft getüpfelt. Einzelne führen gummösen Inhalt. Thyllen fehlen.

Die nunmehr reichlich im Stamme vorhandene sekundäre Rinde zeichnet sich aus durch zahlreiche verstreut liegende, sklerenchymatische Bast- und viele Kristallkammerfasern, die den gleichartigen Elementen des Holzes entsprechen. Die wie bei vielen Lianen nicht übermäßig weiten Siebröhren sind kurzgliedrig und haben leiterförmig angeordnete Siebplatten. Auch in der primären Rinde werden in diesem Alter zahlreiche Zellen sklerenchymatisch. Die Peridermbildung beginnt subepidermal. Stellenweise setzt sie sich aber in tiefere Lagen der primären Rinde fort, greift über den gemischten Sklerenchymring hinweg, ist dann besonders lebhaft im Pericykelparenchym und kann sich schließlich bis tief ins Phloëm hinein ausdehnen. Zu erwähnen wären noch die Lenticellen von ganz ähnlichem Bau, wie Dorries[2] eine abbildet. In den den Stamm zusammensetzenden Elementen ähnelt also *Phanera* spec. sehr allen bisher untersuchten Bauhinien. Sie gehören eben zum Gattungscharakter, und die Art ist nur durch eine neue Variation in der Anordnung derselben zu einem nicht bandförmigen Querschnitt und besonders weite, die weitesten jemals bei einer *Bauhinia* festgestellten Gefäße gekennzeichnet.

Fragt man, wodurch die plötzliche, einschneidende Wendung in der Entwicklung des Bauhiniaholzes hervorgerufen wird, so ist wohl kein Zweifel, daß als Ursache nur der durch die Befestigung der Ranken sich vollziehende Übergang der aufrechten Jugendform des Sprosses[3] zur kletternden Lebensweise in Frage kommen kann. Der doppelte mechanische Ring hat jetzt seine Aufgabe erfüllt, und die weitere Ausbildung des festen Holzringes, des Stützholzes, wird plötzlich eingestellt. Hat doch der Phanerastamm nunmehr einer ganz anderen mechanischen Beanspruchung zu genügen. Jede Bewegung des Stützbaumes im Winde muß sich im Lianenstamme in

[1] Schenck: *Bauhinia blumenaviana* 0·16—0·27 *mm*. Dorries: *Bauhinia* spec. Bis 350 μ.

[2] Dorries: l. c. p. 30. Fig. 10.

[3] Die aufrecht wachsenden, baumbildenden Arten von *Bauhinia* zeichnen sich durch sehr festes, engporiges Holz aus.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

den zwischen den befestigten Ranken gelegenen Abschnitten als Zug und Torsion geltend machen, und so muß das Dickenwachstum im befestigten Phanerastamme von der Tendenz beherrscht sein, eine zugfeste, aber biegsame und torsionsfähige Konstruktion zu schaffen. Das geschieht, indem zwischen die beiden Glieder des mechanischen Doppelringes unter großer Materialersparnis die durch Keile sekundärer Rinde getrennten, strahlig angeordneten Flügel des weichen und lockeren, parenchymreichen Außenholzes eingelagert werden. Dadurch wird der in der Jugend peripher gelegene Stereomring zum axialen Holz, zum wirksamen zentralen Strang, der die nötige Zugfestigkeit gewährleistet, während die lockeren, in Weichbast eingebetteten Flügel bei Torsionen leicht nachzugeben vermögen, denen sie infolge ihrer mehr peripheren Lage natürlich stärker ausgesetzt sind. Außer durch die eigenartige mechanische Beanspruchung bei der kletternden Lebensweise wird die anatomische Ausgestaltung des Stammes durch die an der zu Luft und Licht emporgelangenden Liane immer zunehmende Entfaltung der riesigen Blätter maßgebend beeinflußt. Dieselben weisen die für *Bauhinia* charakteristische Gestalt, die Spaltung in zwei akuminate Fieder auf und erreichen ganz erstaunliche Größen. Die mir vorliegenden ausgewachsenen Blätter messen 30 *cm* in der Länge und 34 *cm* in der Breite. Das sind Maße, die für unsere Pflanze nur dadurch erreichbar sind, daß sie eben die Last dieser gewaltigen Laubmasse den Riesen des Urwaldes aufzubürden vermag. Weiter aber lassen sie auch die enorme Verdickung der Ranken erklärlich erscheinen. Infolge des nunmehr zu bewältigenden, stetig wachsenden Assimilations- und Transpirationsstromes muß jetzt reichlich sekundäre Rinde gebildet werden und im Xylem entstehen unter größter Ausnützung des beschränkten Raumes[1] die zahlreichen, erstaunlich weiten Gefäße. Die periaxialen Flügel werden so zum Saftholz, zum eigentlichen Lianenholz ausgestaltet.

Vergleicht man nun die Ausbildung der befestigten Ranken und Stämme, so ergibt sich, daß diese homologen Organe nach der Befestigung sich nach vollständig entgegengesetzten Richtungen weiterentwickeln. Während die Ranke zu einem äußerst kräftigen, einen einzigen kompakten Holzkörper darstellenden, starren Klammerorgan wird, in dem die mechanischen Elemente über die trachealen vollkommen dominieren, zeigt der Lianenstamm, der zu einer auf geringem Raum zusammengedrängten, äußerst leistungsfähigen und wirksam geschützten Stoff- und Wasserleitung ausgestaltet wird, weiterhin ein völliges Zurücktreten der festigenden Elemente vor den leitenden, dazu die Tendenz, den Holzkörper in einzelne isolierte, nachgebende Teile aufzulösen, was in höherem Alter, wie noch gezeigt werden wird, ganz besonders lebhaft in die Erscheinung tritt. Sicherlich dürfte sich kaum an einem anderen Material so drastisch demonstrieren lassen,[2] wie deutlich sich verschiedene Funktionen im Bau homologer Organe ausprägen, als durch Gegenüberstellung der Abbildungen 5, Tafel II und 2, Tafel III, der Querschnitte durch eine mehrjährige stark verdickte Ranke und einen alten Lianenstamm.

III. Die Zerklüftungserscheinungen in alten Lianenstämmen.

Für die Weiterentwicklung[3] des Phanerastammes ist das unverholzte Parenchym, welches das periaxiale Holz netzförmig durchsetzt, von hervorragender Bedeutung. Dasselbe vermag nämlich seine Zellen aktiv zu vergrößern und zu teilen und wird so an vielen Stellen zum Dilatationsparenchym, das also an Ort und Stelle entsteht und die Holzteile auseinanderrückt. Der Vorgang läßt sich in

---

[1] Vergl. Schenck II, p. 6. Westermaier und Ambronn (l. c.) meinen, daß es auf Verminderung der Adhäsion ankomme. Strasburger (l. c.) nimmt auf Grund von Versuchen an, daß die weiten Gefäße vorzüglich der Wasserspeicherung, die dazwischen liegenden Gruppen engerer aber der Leitung dienen.

[2] Haberlandt demonstriert dasselbe noch an Stamm und Ranke von *Vitis vinifera* (Phys. Pflanzenanatomie p. 298, Fig. 131).

[3] Viele Bauhinien, wie *Bauhinia blumenaviana* und der mit dieser jedenfalls identische *Caulotretus heterophyllus* zeigen diese Weiterentwicklung nicht mehr. Die an diesen Arten viel erörterte Wellung der Stämme ist bei *Phanera* spec. wie die Abplattung nur schwach angedeutet und bleibt deshalb unberücksichtigt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

selben verschiedener Stadien leicht auffinden und verlauft ganz in derselben Weise, wie ihn Schenck bei *Bauhinia Langsdorffiana* festgestellt hat. Hat die Dilatation einmal an einer Stelle begonnen, so wirken die sich ergebenden Spannungen als Reiz auf das Parenchym an anderen Stellen und veranlassen es, ebenfalls in Teilungen einzutreten. Auf diese Weise wird eine weitere Auflockerung des periaxialen Holzes erzielt und die einzelnen Flügel werden nach und nach vom axialen Holzring losgelöst, wie das bei dem in Abbildung 2, Tafel III zu oberst gelegenen erkennbar ist. Analog anderen Bauhinien dürften sich die Flügel nach ihrer Abtrennung mit Cambien umgeben, selbständig in die Dicke wachsen und sich mit Zonen sekundärer Rinde umschließen können und dürften später auch in gleicher Weise weiter zerklüftet werden.[1]

Die Auflösung des Holzkörpers in einzelne Stränge erstreckt sich aber bei *Phanera* spec. auch auf den festgefügten axialen Holzring, der bei den meisten der von Schenck untersuchten brasilianischen Bauhinien aus der Sektion Schnella überhaupt intakt bleibt oder aber nur in vereinzelten Fällen zerklüftet wird. Bevor ich aber eine entwicklungsgeschichtliche Darstellung des Vorganges der Sprengung und Zerklüftung des axialen Holzes gebe, ist es notwendig, kurz den gegenwärtigen Stand der Frage zu kennzeichnen.

Warburg, der die Zerklüftung des axialen Holzes an einigen älteren Stämmen einer unbestimmten *Bauhinia* beobachtete, behauptet in seiner Arbeit über *Caulotretus heterophyllus* (1883), daß die Sprengung durch von außen eindringendes Parenchym erfolge, wie aus folgenden Ausführungen hervorgeht: »Außer diesen eingeschlossenen Rindenstreifen[2] läßt sich aber auch nachträglich eindringendes Parenchymgewebe nachweisen, was namentlich da klar wird, wo dasselbe in das regelmäßige Zentralholz eindringt, von außen dasselbe sprengend. Markstrahlen, Markzellen und dünnwandige Markscheide nehmen nicht an der Neubildung teil; es ist deutlich nachweisbar von der Schmalseite[3] her eingedrungenes parenchymatisches Rindengewebe, ohne Faserzellen, dagegen mit sich stark verdickenden und verholzenden Zellwänden.«

Schenck entgegnet darauf in seiner trefflichen Lianenanatomie von 1893: »Nach dem Befund an meinem Material kann ich nicht der Behauptung Warburg's beistimmen, daß das Dilatationsparenchym im Zentralholz von außen eindringendes und letzteres von außen sprengendes Parenchym vorstelle. Überall entsteht das Dilatationsparenchym nicht nur bei *Bauhinia*, sondern in gleicher Weise auch bei Malpighiaceen, Sapindaceen, *Mendoncia* durch nachträgliche Streckung und Teilung der parenchymatischen Elemente des Holzes und des Markes, also an Ort und Stelle selbst.«

In der genannten zweiten Arbeit wendet sich Warburg 1893 zunächst gegen die Behauptung Schenck's, daß Elemente des axialen Holzes wieder dünnwandig und teilungsfähig werden können, und fährt dann fort: »Auch vom Mark, so weit dasselbe verholzt ist, geht die Neubildung niemals aus. Bei *Bauhinia* dringt das unregelmäßige, neugebildete Parenchym von der Rinde beiderseits ins Zentralholz vor und breitet sich im Mark je nach dem Widerstande in verschiedener Weise aus, die alten Markzellen überall verschiebend und inselartig einschließend und schließlich auch von dort wieder keilförmig in anderen Richtungen in das Zentralholz hinein. — Ob dagegen Neubildungen aus unverholzten Markzellen entstehen können, ist zwar bei der Callusbildung, aber noch nicht für Neubildungen in Lianenstämmen sicher erwiesen, doch halte ich es für wahrscheinlich. — Es dürfte überhaupt sehr schwer sein, wirklich sichere Fälle aufzufinden, da jede eventuelle Dilatation im Mark natürlich die Sprengung des Holzes zur Folge hat, worauf dann die schnelle Ausfüllung der Spalten mit Neubildungsgewebe die Entscheidung erschwert, ob wir hier endogene oder exogene Entstehung des neuen Gewebes vor uns haben.«

Auch Gilg wendete sich 1893 gegen die Anschauungen Schenck's und suchte von *Mendoncia* zu beweisen, »daß die Sprengung des Holzkörpers nicht etwa vom Marke ausgeht.«

---

[1] Schenck II, p. 190–194.

[2] Es [illegible], daß es sich um [illegible] nach innen [illegible], [illegible] Parenchym handelt.

[3] Der [illegible] Stämme.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schenck bleibt aber nach nochmaliger Überprüfung seines Materials 1895 in seiner Arbeit über die Zerklüftungserscheinungen in anomalen Lianenstämmen im wesentlichen bei seinen früheren Anschauungen und spricht auf Grund seiner Untersuchungen des Markes und der zersprengten Stellen des axialen Holzes bei *Bauhinia*, *Mendoncia* und anderen Lianen sehr bestimmt die Vermutung aus, daß die Zerklüftung vom Mark ausgehen müsse. Doch kann er aber eine sichere Entscheidung nicht treffen: »Ob nun die Initialen der breiten, das ganze axiale Holz durchsetzenden Radialstreifen ursprünglich von außen oder von innen auf Rissen eingedrungen sind oder gleichzeitig von beiden Seiten her, läßt sich an dem fertigen Stadium nicht mehr entscheiden.«

Die Beobachtungen der genannten Forscher leiden also darunter, daß ihnen in alten Stämmen nur die fertige Zerklüftung vorlag und sie dieselbe, um zu sicherer Entscheidung zu gelangen, nicht entwicklungsgeschichtlich verfolgen konnten.

In dem ältesten mir zur Verfügung stehenden Stammstück fand ich nun gerade noch die ersten, aber doch schon genügend weitgehenden Stadien der Sprengung des axialen Holzes, um die strittige Frage sicher entscheiden zu können.

Der in Abbildung 2, Tafel III wiedergegebene Querschnitt durch diesen Stamm zeigt noch vollkommen intaktes axiales Holz. Eine sorgfältige Durchmusterung des gänzlich unverholzten Markes aber ergibt, daß sich in seiner Peripherie gestreckte Zellen mit zarten Teilungswänden vorfinden, die in Schnitten durch nächstältere Stammteile häufiger werden, so daß man bald zusammenhängende Reihen solcher sich teilender Zellen beobachten kann. Besonders lebhaft sind aber anfangs die Teilungen der Markzellen in den Kreuzarmen gegen die äußersten Ecken hin, die, wie Abbildung 2, Tafel III zeigt, auf die Stellen des axialen Holzes hindeuten, die keine Gefäßreihen enthalten und an die sich auch kein Flügel des periaxialen Holzes anschließt. Die Abbildung 3, Tafel III stellt eine Kreuzarmecke dar, in der sich Zellen stark vergrößert und geteilt haben und bereits schwache Verholzung zeigen. Jüngere Teilungsstadien sind in der Abbildung in Zellen sichtbar, die weiter nach der Einbuchtung zu gelegen sind, die sich an die dargestellte Ecke unten anschließen würde. Daraus geht hervor, daß die Zellteilungen in den Kreuzarmecken beginnen und sich gegen die Einbuchtungen hin fortsetzen. Doch muß betont werden, daß die in der äußersten Ecke gelegenen Zellen noch nicht in Teilungen eingetreten und noch völlig unverholzt sind, wie auch aus der Abbildung 3, Tafel III ersichtlich ist. Infolge der in den Kreuzarmecken zuerst auftretenden Zellteilungen muß auch der entstehende Druck anfangs hier am größten sein, und hier vermag denn auch der axiale Holzring demselben bald nicht mehr standzuhalten. In der Richtung der Ecken des Markkreuzes entsteht so je ein feiner Riß, der sich anfangs nur eine kleine Strecke weit an einem Markstrahl entlang verfolgen läßt. Initialen der sich jetzt ebenfalls teilenden ganz in der Ecke gelegenen Markzellen dringen nun sofort in die Risse ein, und da die vergrößerten und geteilten Markzellen in den Ecken und das eingedrungene Gewebe bis auf die Initialen unter Verdickung der Wände verholzen, wird der eroberte Raum auch behauptet. Die so entstehenden mehr oder minder massiven, verholzten Parenchymkomplexe werden nun sozusagen als Sturmböcke gegen den festen Ring des axialen Holzes verwendet, indem sie durch weiter innen sich vollziehende Zellteilungen gegen die schon bestehenden Risse gedrängt werden, in denen die Dilatationsinitialen immer weiter nach außen vordringen. Besonders rege tätig sind aber jetzt an den Einbuchtungen des Markkreuzes langgestreckte Cambien, Reihen von Zellen, die sich radial gestreckt haben und die nun eine, zwei, ja sogar oft drei zarte Teilungswände zeigen. Die Abbildung 4, Tafel III stellt ein solches Cambium aus der Markperipherie dar, und zwar ist die wiedergegebene Stelle in der Übersichtsabbildung 2, Tafel III an der linken oberen Einbuchtung unterhalb des deutlich sichtbaren Absatzes zu suchen und dort zur leichteren Auffindung durch ein Kreuzchen markiert. Darauf muß besonders aufmerksam gemacht werden, da sonst leicht angenommen werden könnte, daß die Abbildung 4, Tafel III eine Kreuzarmecke darstelle. Durch den gewaltigen Druck, den die an den Einbuchtungen sich hinziehenden Cambien nach allen vier Richtungen ausüben müssen, helfen sie nun die Risse vertiefen und erweitern. In

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gleichem Maße, wie das geschieht, wachsen die gewiß auch selbst aktiv vordringenden Initialen weiter und neue Zellreihen schieben sich in die sich verbreiternden Risse; immer aber wird durch rasche Verholzung jeder Fortschritt in der Sprengung sofort fixiert. Nach und nach schreitet so die Vertiefung der Risse sowie die Ausfüllung derselben durch nachdringendes Parenchym bis zur äußeren Grenze des axialen Holzes fort. Aus der ganzen Reihe von Stadien, aus denen bei sorgfältigem Studium der Vorgang in der beschriebenen Weise hervorgeht, seien außer dem in Abbildung 3, Tafel III dargestellten Anfangsstadium und dem in Abbildung 4 gezeigten sekundären Cambium nur noch zwei weitere zum Belege abgebildet. Die Abbildung 5, Tafel III zeigt, wie von der Ecke eines Kreuzarmes aus Dilatationsparenchym ins Zentralholz eingedrungen und in seiner Hauptmasse bereits verholzt ist, wie es beim Vorwärtsdringen einen primären Vasalteil zur Seite gedrängt und ihn teilweise förmlich aufgerollt und zertrümmert hat, was indessen nur selten vorkommt, ferner auch, wie die Markstrahlen dabei mehr oder minder stark verbogen worden sind. Hätten, wie Schenck annimmt, die Markstrahlen die Fähigkeit, an der Dilatation aktiv teilzunehmen, so dürfte das jedenfalls nicht geschehen. Ich konnte aber auch sonst für diese Auffassung keine Anhaltspunkte finden. Neben diesem für den Vorgang typischen Bilde, das sich in jedem Schnitte durch das älteste Stammstück mit verschieden weitgehender Sprengung mehrmals findet, kommt nur noch eine Modifikation vor, die gewissermaßen zwei solche Sprengungen vereinigt und bei der es zur Bildung eines besonders kompakten, verholzten Zellkomplexes kommt. Wie aus dem in Abbildung 2, Tafel III wiedergegebenen Querschnitte zu ersehen ist, nimmt dort am Ende der etwas vorgeschobenen mittleren Partie des oberen Kreuzarmes die ganze Breite ein primärer Vasalteil ein. Vor einem solchen tritt das Markgewebe im etwas älteren Stamme in lebhafte Teilungen. Dadurch wird das Ringholz zu beiden Seiten dieses breiten Vasalteiles gesprengt. In die entstehenden Risse dringen Initialen des in Dilatation sich befindlichen Markgewebes ein, das aber zur Fixierung der Fortschritte in der Sprengung sukzessiv verholzt. Ein vorgeschrittenes Stadium einer solchen Doppelsprengung stellt die Abbildung 6, Tafel III dar. Sowohl das eingedrungene Parenchym, als auch das die vorgeschobene Partie des Kreuzarmes füllende Markgewebe sind bereits verholzt.

Aus der von mir gegebenen, durch einige kritische Bilder belegten, entwicklungsgeschichtlichen Darstellung des Vorganges der Sprengung und Zerklüftung des axialen Holzes dürfte wohl einwandfrei hervorgehen, daß, wie Schenck von *Bauhinia* und anderen Lianen richtig vermutet und was auch Warburg wenigstens für möglich hält, die Sprengung vom unverholzten Marke ausgeht, daß aber die Elemente des Holzes sich nicht aktiv an der Zerklüftung beteiligen, wie Schenck annimmt, daß aber auch ganz und gar kein Eindringen von Initialen von außen, vom unverholzten Parenchym des periaxialen Holzes her stattfindet, wie Warburg behauptet. Eine Zerklüftung von dort aus, wo, wie gezeigt, fortwährend Spannungen entstehen und durch Zellteilungen wieder ausgeglichen werden und wo deshalb Dilatationsinitialen gar keinen Rückhalt finden würden, erscheint schon aus rein mechanischen Erwägungen heraus sehr unwahrscheinlich. Freilich mußten in alten Stämmen die im Marke und den zersprengten Stellen des axialen Holzes auftretenden Verholzungen für die Beurteilung sehr irreführend sein. Wie ich entwicklungsgeschichtlich zeigen konnte, sind aber dieselben eine Begleit- und Folgeerscheinung der Dilatation, in alten Stämmen also gerade ein sicheres Zeichen für stattgefundene Zellteilungen. Völlig überzeugend müssen aber die von mir in authentischen Bildern gezeigten lebhaften Teilungen in der Markperipherie darlegen, daß die Sprengung des Ringholzes vom Marke ausgeht, daß also endogene Entstehung des Dilatationsparenchyms vorliegt. Aus der Abbildung 5, Tafel III ist außerdem an der Aufrollung eines primären Vasalteiles und der Umbiegung der Markstrahlen in schlagender Weise ersichtlich, daß die sprengende Kraft von innen nach außen wirksam gewesen ist. Die wichtige, bisher strittige Frage nach dem Ausgangspunkt und dem Verlauf der Sprengung und Zerklüftung des axialen Holzes kann also wohl durch vorliegende Untersuchung als gelöst betrachtet werden; die hier gemachten Feststellungen dürften aber auch über *Bauhinia* hinaus für andere Lianen Geltung haben, für Malpighiaceen, Sapin-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

daceen, Mendoncia u. a., von denen Schenck ebenso wie von *Bauhinia* bestimmt vermutet, daß die Zerklüftung vom Marke ausgeht.

Wenn aber dieser Forscher bemerkt, daß bei *Bauhinia* die Zerklüftung des axialen Holzes mehr eine zufällige, nicht konstante Erscheinung sei und daß vielleicht nur durch äußere Einwirkungen Risse im Holzring entstünden, die dann bloß durch Parenchym wieder ausgefüllt würden, so ist das für *Phanera* spec. und sicher auch für andere hochentwickelte Bauhinien natürlich nicht zutreffend. Bei *Phanera* spec. ist die Sprengung des axialen Holzes offenbar mehr als eine zufällige Erscheinung: ein spontaner, nach inneren Wachstumsgesetzen an bestimmten Stellen verlaufende Vorgang, der aber jedenfalls durch äußere Reize ausgelöst wird.

Im Alter läuft somit die Entwicklung des Phanerastammes darauf hinaus, den Holzkörper durch Abtrennung der Flügel des periaxialen Holzes und Sprengung des axialen Ringholzes in einzelne durch weicheres Gewebe getrennte und deshalb sozusagen gegeneinander verschiebbare Stränge aufzulösen und so eine Konstruktion zu schaffen, die den höchsten Anforderungen an Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit gewachsen ist, wie sie an alte Lianentaue herantreten, wenn im Sturme alte Ranken oder stützende Äste und Bäume des Urwaldes brechen und die Liane herabsinkt, sich da und dort wieder verankernd. Man hat diese Konstruktion bei anderen hochentwickelten Lianen bereits treffend mit dem Kabel oder dem tordierten Seil verglichen.

Wie die ostindische *Bauhinia Vahlii* aus der Sektion *Phanera*, von deren riesigen Dimensionen Brandis und Gamble berichten,[1] ist auch unsere *Phanera* spec. eine der stattlichsten Lianen der altweltlichen Tropen. Wie aus Abbildung 1, Tafel I[2] ersichtlich ist, hat sie im Buitenzorger Garten mehrere gewaltige Bäume üppig überwuchert und die Kronen mit der Masse ihrer großen Blätter völlig überdeckt, trotzdem ihr hier das Messer des Gärtners Einhalt gebietet. Der Gedanke drängt sich förmlich auf, daß sie im Urwalde ihre Stützbäume zu ersticken vermag und ihnen jedenfalls gefährlicher werden kann als Parasiten, die wohl von ihren Säften zehren, sonst aber der freien Entwicklung und den Lebenstätigkeiten des Wirtes nicht hinderlich sind.

---

[1] Brandis: The forest flora of North-, West- and Central India. London 1874. Gamble: List of the trees, shrubs and large climbers found in the darjeelingdistrikt, Bengal. Calcutta 1878.

[2] Nach einer mir gütigst zur Verfügung gestellten Originalaufnahme Prof. Dr. Heinricher's.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung.

1. An Phanera spec. ist erstmalig die anatomische Entwicklung einer altweltlichen Bauhinia mit nicht bandförmigem Stamme und weitgehenden Anomalien genau verfolgt worden. Insbesondere ist es gelungen, die wichtige, bisher strittige Frage nach dem Ausgangspunkt und dem Hergang der Zerklüftung des axialen Holzes zweifelsfrei dahin zu beantworten, daß die Sprengung vom unverholzten Marke ausgeht und an bestimmten Stellen gesetzmäßig verläuft.

2. Es hat sich ergeben, daß in der anatomischen Beschaffenheit der einzelnen Entwicklungsstadien die jeweilige Beanspruchung deutlich zum Ausdruck kommt. So läßt sich zeigen:

a) Daß die aufrechte, nur unentwickelte Blätter tragende Jugendform das Bestreben erkennen läßt, rasch eine biegungsfeste Konstruktion anzulegen, die leitenden Elemente aber noch sehr zurücktreten zu lassen;

b) daß der Übergang zur kletternden Lebensweise eine einschneidende Wendung zur Folge hat;

c) daß im befestigten Lianenstamme, an dem sich in der Höhe die Masse der riesigen Blätter entfaltet,

infolge der mechanischen Beanspruchung die biegungsfeste Konstruktion der Jugend in eine zugfeste und torsionsfähige umgewandelt wird,

infolge der enormen Anforderungen an die Leitfähigkeit reichlich sekundäre Rinde und zahlreiche bis 550 μ weite Gefäße gebildet werden und

d) daß in alten Lianentauen durch Annahme einer ausgesprochenen Kabelstruktur höchste Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit erreicht wird.

3. An den eigenartigen Ranken von Phanera spec., über die auch etliche neue morphologische Momente beigebracht werden, wird zum ersten Male ausführlich die Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Uhrfederranken behandelt und für Bauhinia die Mechanik des Rankens bei diesen Organen aus dem anatomischen Bau der einzelnen Stadien erschlossen.

a) Die autonome, primäre Einkrümmung der jungen, geraden, aber bereits stark dorsiventral abgeplatteten Ranke, die Einrollung zur Uhrfederspirale, erfolgt durch stärkere Streckung der äußeren Spiralseite, an der der Holzkörper rasch ausreift, während er an der inneren, reizbaren Seite zart bleibt.

b) Die unter dem Einflusse des Kontaktreizes stehende sekundäre Einkrümmung, das aktive Umranken der eingefangenen Stütze, wird durch Kontraktion der jetzt ebenfalls verholzenden Elemente der Innenseite bewirkt.

c) Nach dem Erfassen der Stütze erfährt die Ranke, besonders ihr Holzkörper, an der Innenseite eine derart enorme Verdickung, daß die Uhrfederranken von Phanera spec. als extremes Beispiel für Verdickung infolge Kontaktreizes angesehen werden müssen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

4. Durch vergleichende Betrachtung des Stammes und der Ranke wird gezeigt, wie sich diese homologen Organe, ihren Funktionen entsprechend, nach vollständig entgegengesetzten Richtungen entwickeln:

Der Stamm unter Zurücktreten der mechanischen Elemente und Auflösung des Holzkörpers zu einer wirksam geschützten, auf geringem Raum zusammengedrängten, aber äußerst leistungsfähigen Stoff- und Wasserleitung,

die Ranke unter völligem Dominieren der mechanischen Elemente über die trachealen zum außerordentlich kräftigen, einen einzigen massiven Holzkörper darstellenden Klammerorgan.

5. Sowohl die Entwicklung des Stammes als auch die der Uhrfederranke wird durch zusammenhängende Reihen authentischer, kritisch ausgewählter Abbildungen belegt.

Innsbruck, botanisches Institut, im April 1914.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

1. *Bauhinia (Phanera)* spec. im alten Lianenquartier des botanischen Gartens von Buitenzorg mehrere Bäume üppig überwuchernd. Nach einer Originalphotographie Prof. Dr. Heinricher's.

2. Querschnitt von kreuzförmigem Umriß durch einen sehr jungen Sproß. Das kreuzförmige, Kristalldrusen führende Mark und die bereits gebildeten primären Vasalteile umgibt ein Procambiumring, an den sich primäre Rinde und die reich behaarte Epidermis anschließen. Vergr. 16.

3. Randpartie aus diesem Querschnitt, die Differenzierung der Schichten im Procambiumring zeigend. Vergr. 78.

a) Die äußerste Schicht, aus der ein Sklerenchymring entsteht.

α) Äußerste, zuerst verholzende Zellage derselben. In der Reproduktion leider nicht so deutlich hervortretend wie im Original.

b) Mittlere Schicht, aus der eine Parenchymschicht gebildet wird, die später den Sklerenchymring zu ergänzen hat.

c) Innere Schicht, die dem Cambium den Ursprung gibt.

4. Querschnitt durch einen etwas älteren Stamm, der bereits den fertigen Sklerenchymring und den schon kräftig entwickelten Holzring aufweist und die zunehmende Abrundung des Querschnittes zeigt. Vergr. 11.

5. Randpartie aus diesem Querschnitt. Vergr. 69.

Der Sklerenchymring ist an zwei Stellen zersprengt, an anderen zeigt er sich durch dunkel erscheinende Einlagerungen bereits mehrmals ergänzt.

6. Junges, funktionstüchtiges Rankenpaar, am Ende des ersten Internodiums eines seitlichen Kurztriebes aus den Achseln schuppenförmiger Blättchen entspringend. Die Ranken sind an der Spitze uhrfederartig eingerollt. $^1/_2$ nat. Gr.

7. Querschnitt durch den oberen Teil einer jungen, noch geraden Ranke, die starke dorsiventrale Abplattung, die Beschränkung der Behaarung auf die konkav eingezogene Seite, die Häufung von Kristalldrusen in der primären Rinde der Konvexseite sowie die Streckung der Epidermiszellen an dieser Seite zeigend. Vergr. 70.

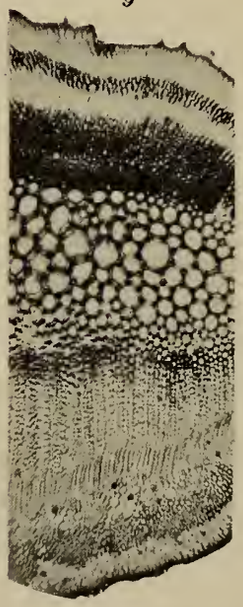
8. Querschnitt durch die Spirale einer eingerollten, aktionsbereiten Ranke. An der nunmehrigen äußeren Spiralseite bereits kräftige Verholzung, an der inneren, reizbaren Seite noch alle Elemente, besonders die des Holzes zart. Vergr. 23.

9. Ein Streifen aus diesem Querschnitt, der die verschiedene Ausbildung der beiden Seiten noch deutlicher zeigt. Vergr. 55.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

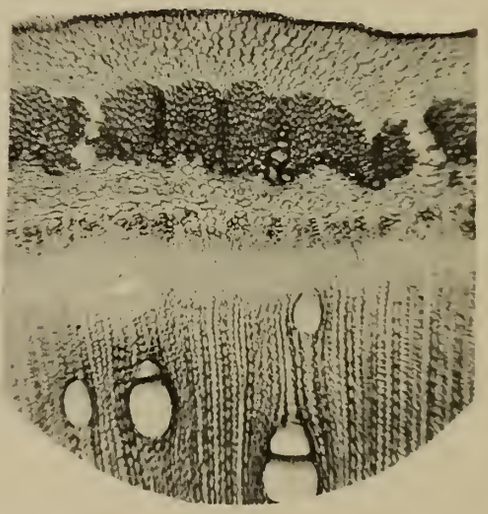
1

9

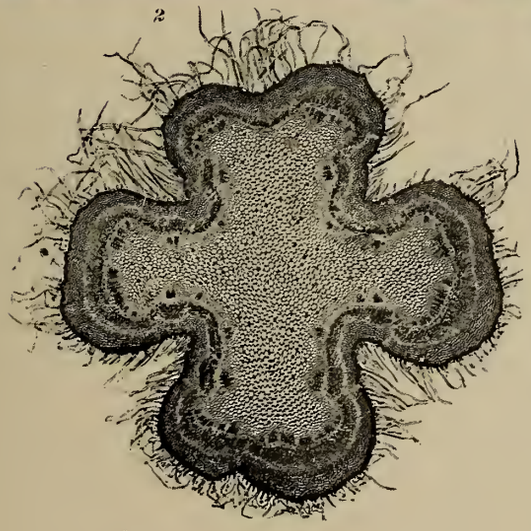


4

5

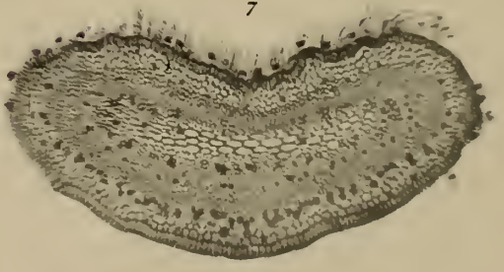


2

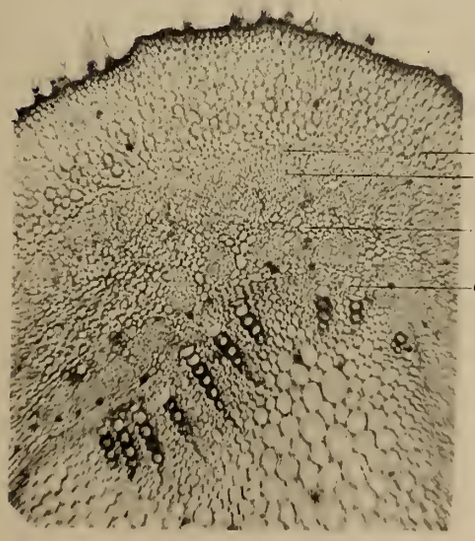


6

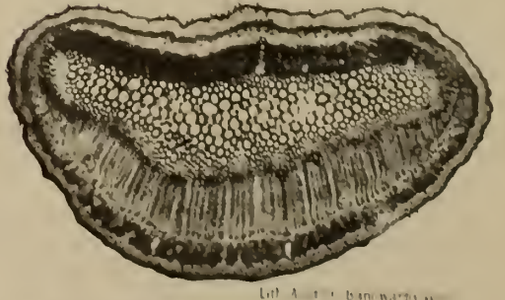
7



3



8



Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

1. Jungeres Rankenpaar, das eine eingefangene Stütze umrankt hat. Die rechts wiedergegebene Ranke zeigt an der Spitze deutlich eine korkzieherartige Zusammenziehung. $^1/_2$ nat. Gr.

2. Ranke, die das seltener vorkommende kreuzweise Übergreifen der Windungen zeigt. $^1/_2$ nat. Gr.

3. Querschnitt durch die Spirale einer kürzere Zeit befestigten Ranke. Der Holzkörper ist nun auch an der Innenseite verholzt und schon beträchtlich in die Dicke gewachsen. Vergr. 23.

4. Querschnitt durch den geraden, basalen Teil dieser Ranke, die in dieser Region mehr radiäre Ausbildung, sowie die mächtig entwickelte primäre Rinde zeigend. Vergr. 23.

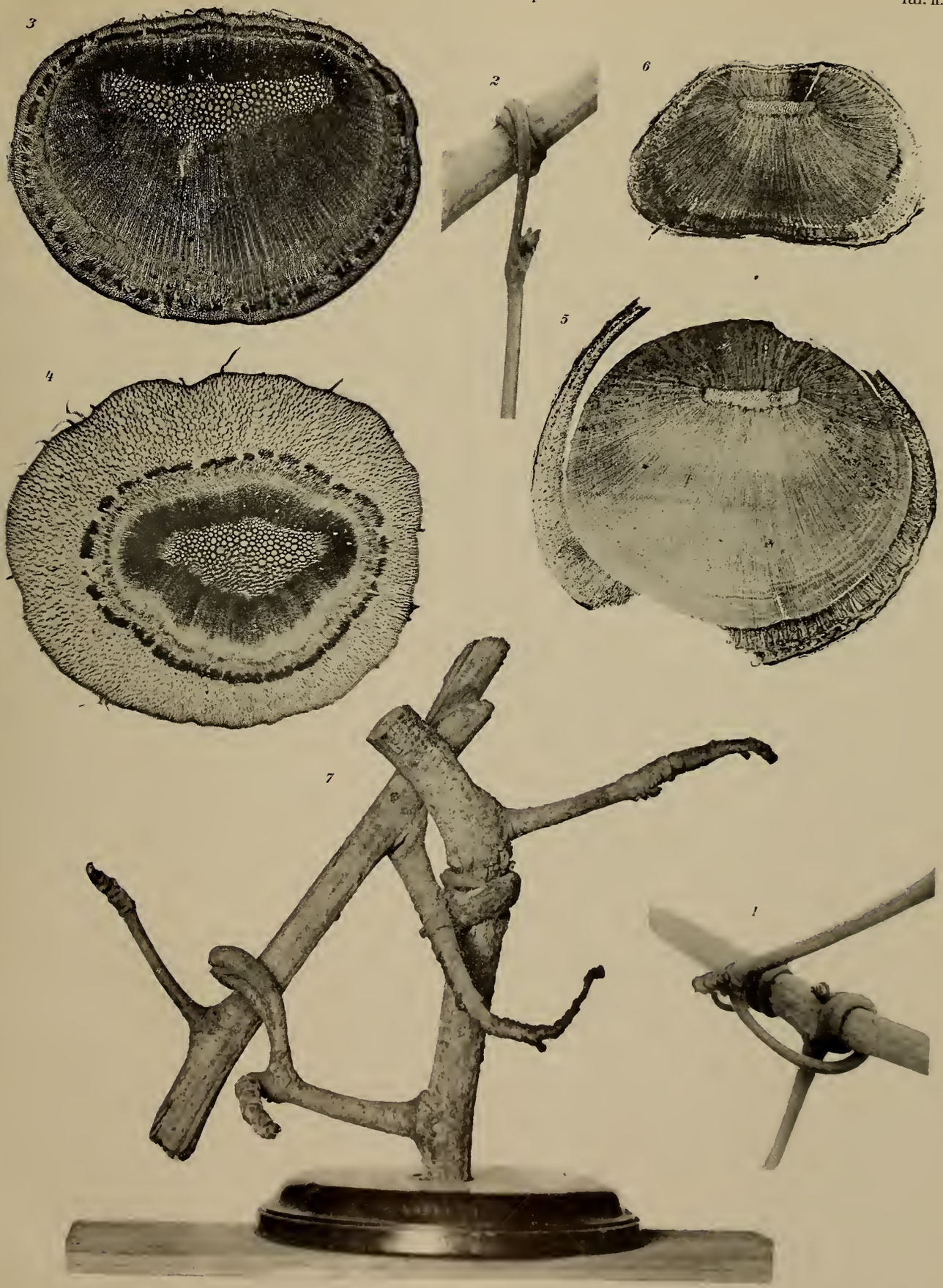
5. Querschnitt durch die stärkste Stelle einer älteren, mittelstarken Ranke, den außerordentlich kräftig entwickelten Holzkörper zeigend, in dem die Gefäße vollständig zurücktreten. Vergr. 7.

6. Querschnitt durch dieselbe Ranke an einer in der Nähe der Spitze gelegenen Stelle. Vergr. 7.

7. Trockenstück, zwei alte, sehr stark verdickte Ranken zeigend. $^1/_3$ nat. Gr.

(Vergrößerung einer bereits vorhandenen Aufnahme Prof. Dr. Wagner's.)

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

1. Querschnitt durch einen älteren Stamm bei Beginn der periaxialen Holzbildung. Vergr. 8.

2. Querschnitt durch einen alten Stamm. Vergr. 5.

Derselbe zeigt um das unverholzte, kreuzförmige Mark den festen axialen Holzring, scharf abgesetzt von ihm die lockeren, außerordentlich weite Gefäße enthaltenden Flügel des periaxialen Holzes, die durch tiefe Keile sekundärer Rinde getrennt werden. Der zu oberst sichtbare Flügel beginnt sich vom Holzring loszulösen. Bei × die Stelle, der die Abbildung 4 entnommen wurde.

3. Beginnende Dilatation in einer Kreuzarmecke des Markes. Eine Anzahl Zellen haben sich stark vergrößert und geteilt und beginnen bereits zu verholzen. Weiter unten gelegene, jüngere Teilungen lassen erkennen, daß dieselben nach den Einbuchtungen zu fortschreiten. Leider treten dieselben in der Reproduktion nicht so deutlich wie im Original hervor Vergr. 120.

4. Sekundäres Cambium aus der Markperipherie, der in Abbildung 2 mit × bezeichneten Stelle entnommen. Vergr. 50.

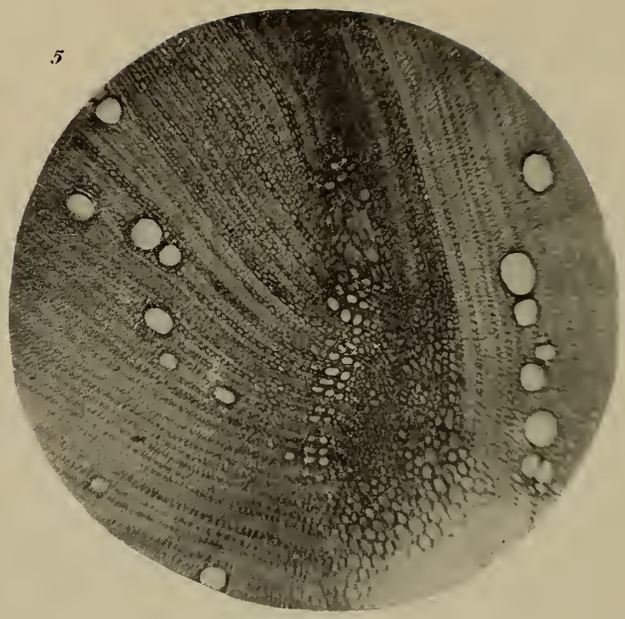
5. Sprengung des axialen Holzes von einer Kreuzarmecke aus. Das in einen Riß eingedrungene Markgewebe ist verholzt. An der Aufrollung eines primären Vasalteils und der Umbiegung der Markstrahlen ist ersichtlich, daß die sprengende Kraft von innen nach außen wirksam gewesen ist. Vergr. 50.

6. Vorgeschrittenes Stadium einer Doppelsprengung. Das eingedrungene Gewebe und der in Dilatation getretene Teil des Markes sind verholzt. Vergr. 50.

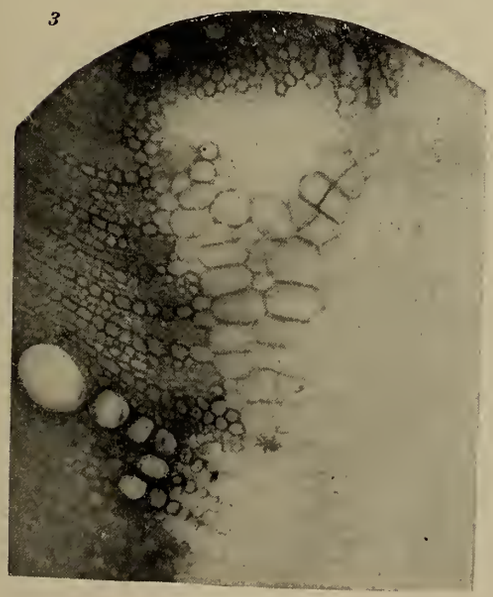
Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

1

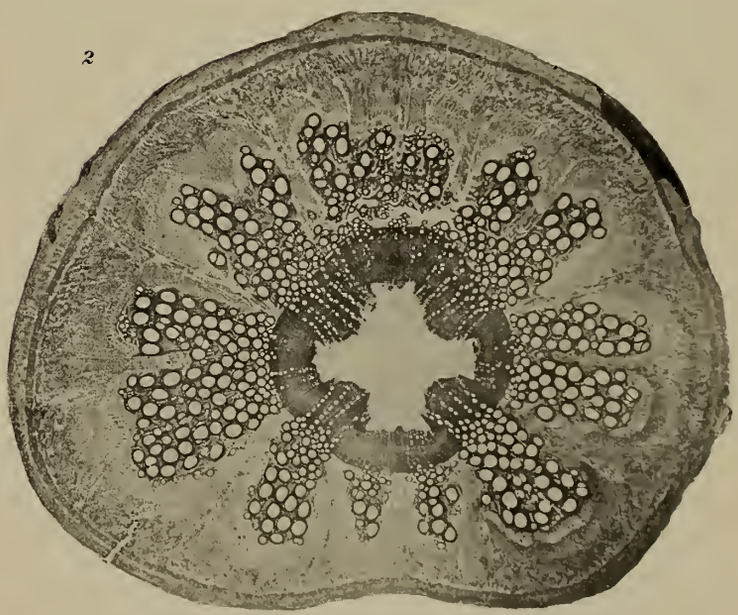
5



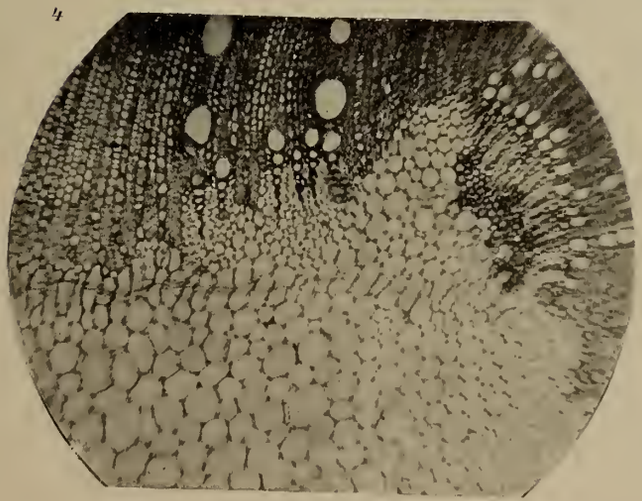
3



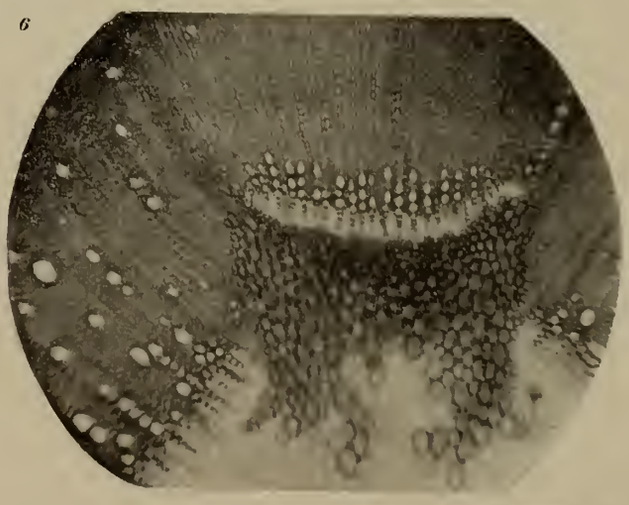
2



4



6



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 91

Autor(en)/Author(s): Löffler Bruno

Artikel/Article: Entwicklungsgeschichte und vergleichend anatomische Untersuchung des Stammes und der Uhrfederranken von Bauhinia (Phanera) spec. (mit 3 Tafeln). 1-17