© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

33. B. Leisering: Ueber die Korkbildung bei den Chenopodiaceen.

Mit Tafel XIX.

Eingegangen am 10. Juli 1899.

Die Chenopodiaceen gehören bekanntlich zu den Familien, die sich durch anomales Dickenwachsthum auszeichnen; sie theilen diese Eigenschaft mit den verwandten Amarantaceen, Nyctaginaceen, Aizoaceen und Phytolaccaceen. DE BARY, welcher in seiner „Vergleichenden Anatomie" den anatomischen Aufbau der genannten Familien näher beschreibt, unterscheidet nach der Art des Zuwachses zwei Haupttypen[1]). Bei den Pflanzen, die er zum ersten Typus rechnet, tritt zuerst ein normales Cambium auf, das aber bald erlischt. Dann entwickelt sich ausserhalb des „Weichbastes" ein neuer Cambiumring, der seinerseits wiederum nur eine beschränkte Zeit lang thätig bleibt und wieder durch einen neuen weiter aussen ersetzt wird. Die Zahl der in dieser Weise auftretenden Zuwachszonen ist unbestimmt. Bei den Pflanzen des zweiten Typus tritt der erste Cambiumring ausserhalb des Weichbastes der primären Bündel auf, ist also extrafascicular, und dieses erste Cambium bleibt dauernd thätig, wird also nicht durch successive neu auftretende Cambien ersetzt. Es scheidet auf seiner Innenseite ganze, distincte Gefässbündel ab und Zwischengewebe, in welches diese Gefässbündel eingebettet sind. Ausser diesen beiden Haupttypen unterscheidet DE BARY noch zwei andere, die aber nur Zwischenformen zwischen den beiden ersten sind und daher hier übergangen werden können.

MOROT war der erste, welcher erkannte, dass die Typen DE BARY's auf einen zurückzuführen sind[2]). Er wies nach, dass das Cambium in allen Fällen, also auch bei den Pflanzen, die den zweiten Typus zeigen, seine Bipolarität nicht aufgiebt, sondern dass es auch hier, wie bei allen regulär gebauten Pflanzen, stets nach innen Xylem und nach aussen Phloëm abscheidet. Die spätere Einschliessung der Leptomelemente in das Zwischengewebe erfolgt dadurch, dass das Cambium an den Stellen, an welchen es nach aussen Leptom abscheidet, seine Thätigkeit nach innen einstellt, also aufhört, Holz zu bilden. Dafür steigert es seine centripetale Thätigkeit. Da nun die

1) l. c. S. 607 ff.

2) MOROT, Recherches sur le péricycle, in Ann. d. sc. nat., sér. VI, tome XX, S. 271 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

benachbarten Stellen des Cambiumringes fortfahren, nach innen Holzelemente aufzulagern, so werden die Leptompartien in den Holzkörper allmählich eingesenkt, es bilden sich also im Umfange des Cambiumringes Einbuchtungen, in welchen die Leptomgruppen liegen. In einem gegebenen Momente theilen sich ausserhalb derselben die Zellen, die über den neu gebildeten Siebelementen liegen, nach Morot also der péricycle, und es bildet sich eine Brücke über der eingesenkten Leptommasse. Diese Cambiumbrücke lagert nun natürlich nach innen in ganz normaler Weise wieder Zwischengewebe, d. h. Xylem, auf, so dass nun die Leptomgruppe rings von Xylem eingeschlossen ist. In Folge dessen befindet sich bei diesen Pflanzen kein Leptom ausserhalb des Cambiums, sondern ersteres ist in Form grösserer oder kleinerer Inseln in das Holz eingebettet.

Diese Form des secundären Dickenzuwachses finden wir nun in den Stengeln vieler, nicht aller, Chenopodiaceen, z. B. bei den meisten Vertretern der Gattung *Atriplex*, bei *Eurotia ceratoides*, *Noaea spinosissima* etc.

Was nun die Korkbildung bei den Chenopodiaceen anbetrifft, so nimmt dieselbe, wie Volkens in seiner Bearbeitung der Chenopodiaceen[1]) festgestellt hat, je nach der Art des Dickenwachsthums bald in der Schicht unter der Epidermis ihren Ursprung, bald tief in der Rinde, unterhalb des primären Bastes. Das erstere ist der Fall bei den Chenopodiaceen, die durch das Auftreten von mehreren ringförmigen Cambien ausgezeichnet sind, während bei denjenigen, die im Holz zerstreute Leptomgruppen besitzen, der Kork tief im Innern auftritt. Diese extreme Verschiedenheit des Ortes der Korkentstehung in derselben Familie hat an und für sich nichts hervorragend Merkwürdiges, da dasselbe Verhältniss auch in anderen Familien besteht, und andererseits gehört auch die Entstehung von Kork unterhalb des primären Bastes nicht gerade zu den Seltenheiten. Was aber diese letztere Art der Korkbildung bei den Chenopodiaceen auszeichnet und interessant macht, ist der Umstand, dass in Folge der oben beschriebenen Entstehung der Gewebe und der dadurch bedingten interxylären Lage des Leptoms der Kork nicht durch dieses Gewebe vom Cambium getrennt bleibt, sondern, wie Volkens sagt, „häufig dem holzbildenden Cambium so genähert ist, dass man meinen könnte, es mit einem directen Erzeugniss dieses zu thun zu haben“. Auf Details und nähere entwickelungsgeschichtliche Beschreibung geht er nicht ein, was ja auch bei dem eng vorgeschriebenen Rahmen nicht zu erwarten ist. Er giebt nur eine Figur (19 *A*), das Bild eines Querschnittes durch einen Stengel von *Eurotia ceratoides*, der die beschriebenen Verhältnisse veranschaulicht.

1) G. Volkens, Chenopodiaceae in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. III. 1a, S. 41.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bevor wir nun an eine genauere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung herangehen, wollen wir uns zunächst einmal fragen, ob und in wie weit überhaupt von einer Abscheidung von Kork seitens des Cambiums gesprochen werden kann. Wir müssen von vornherein in Betracht ziehen, dass das Cambium ein prosenchymatisches, der Kork hingegen ein parenchymatisches Gewebe ist. Man muss es zunächst also für höchst unwahrscheinlich halten, dass das Cambium sofort nach aussen fertige Korkzellen bildet, sondern es erscheint nothwendig, dass die zunächst abgeschiedenen prosenchymatischen Zellen sich erst durch horizontal gestellte Wände in Parenchym verwandeln, bevor aus ihnen Kork hervorgehen kann.

Im Folgenden soll nun die Korkbildung bei einigen Chenopodiaceen entwickelungsgeschichtlich untersucht werden.

Eurotia ceratoides C. A. Mey.

Der anatomische Aufbau dieser Pflanze ist ausser durch die erwähnte Zeichnung von VOLKENS noch bekannt durch die detaillirte Beschreibung von GEORGHIEFF[1]). Derselbe hat sich jedoch mit der Aufzählung der thatsächlichen Befunde begnügt, ohne genauere, entwickelungsgeschichtliche Ausführungen zu geben. Ueber die Korkbildung sagt er nur, dass schon sehr früh, nachdem der extrafasciculare Cambiumring eben erst seine Thätigkeit begonnen und noch keine secundären Gefässbündel abgeschieden habe, bereits mehrere Lagen von Korkzellen zu finden seien. Als Entstehungsort für den Kork giebt er das dünnwandige Parenchym direct unter dem primären Bast an.

Auf dem Querschnitt eines etwas dickeren Stengels sieht man unter einer nicht sehr dicken primären Rinde einen an vielen Stellen unterbrochenen, ein- bis zweischichtigen Ring von primären Bastzellen. Direct unter diesen Bastgruppen liegt der Kork, der an einem höchstens 3 *mm* im Durchmesser messenden Stück bereits ungefähr 15 Zellschichten stark war. Dieser Kork zeigt übrigens, was ich an anderen Chenopodiaceen nicht beobachten konnte, einschichtige, nur an manchen Stellen zweischichtige Lamellen von allseitig stark verdickten Korkzellen, die von einander durch etwa 3 Lagen dünnwandigen Korkes getrennt sind. Diese verdickten Zellschichten treten erst ungefähr in der zehnten Zellschicht auf. Auf den Kork folgen dann etwa zwei bis drei unverkorkte Gewebelagen, welche die Reihen des Korkes nach innen fortsetzen, also das Phellogen darstellen, darauf mehrere Lagen nur undeutlich gereihter Zellen, dann

1) ST. GEORGHIEFF, Beitrag zur vergl. Anat. der Chenopodiaceen, im Botan. Centralblatt, Bd. 30, 1887, S 329

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einige besser gereihte Schichten, darauf das Cambium und dann das hier sehr feste Holz mit sehr stark verdickten, deutlich in radialer Richtung gereihten Libriformzellen, in welche die verhältnissmässig grossen Leptomgruppen, die schon mit blossem Auge auf dem Querschnitt als hellere Punkte erkennbar sind, eingestreut sind.

Es kommt nun darauf an, ob sich die Reihen des Xylems durch das Cambium und die wenigen secundären parenchymatischen Elemente hindurch verfolgen lassen in den Kork. Dies ist nun hier nicht recht möglich. Es verlieren sich vielmehr die Reihen des Cambiums nach aussen hin in den oberen Schichten des secundären Parenchyms, welches, wie schon oben erwähnt, nur noch schlechte Reihung zeigt. Dann aber ist die Anzahl der Radialreihen im Kork eine viel geringere, als im Cambium und Xylem. Zählungen ergaben, dass ungefähr 15 radialen Korkreihen 25 Xylemreihen gegenüberlagen. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man also meinen, dass der Kork ganz unabhängig und frei vom Cambium in der äusseren Partie der secundären Rinde entstanden sei und zu dem Cambium durchaus in keiner Beziehung stehe.

Ausser diesem dickeren Stück untersuchte ich nun auch dünnere Stengel. Hier fand ich nun, in Uebereinstimmung mit Georghieff, dass der Kork schon sehr früh entsteht. In einem 1 *mm* dicken Stück war schon 2—3schichtiger Kork vorhanden, erst in einem noch dünneren Stück von $^3/_4$ *mm* Durchmesser waren keine verkorkten Zellen nachweisbar. Jedoch liess sich *Eurotia* verhältnissmässig schlecht aufweichen, so dass ich ganz junge Stadien an anderen Vertretern desselben Typus studiren musste.

Bevor ich jedoch zur Beschreibung der dort gemachten Beobachtungen übergehe, muss ich noch der Querschnitte Erwähnung thun, die ich durch einen Zweig machte, der offenbar schon abgestorben war, als er in's Herbar gelegt wurde. Er war etwa 1 *mm* dick. Fig. 1 stellt den Querschnitt dar. Sehr auffällig erscheint hier das Fehlen jeglichen Cambiums, denn die gesammten Zellen zwischen dem Xylem und dem primären Bast, die etwa drei Schichten bilden, sind vollkommen verkorkt. Da *Eurotia ceratoides* ein mehrjähriger Strauch ist, so wird dieses Verhalten nur dadurch erklärt, dass eben der betreffende Ast nicht mehr wachsthumsfähig, sondern vertrocknet war und in Folge dessen das Cambium seine Thätigkeit eingestellt hatte. Wo war nun aber das Cambium geblieben? Zwei Möglichkeiten lagen vor: Entweder war das Cambium selbst in Kork übergegangen; dagegen sprach, dass die innersten Korkzellen meist bedeutend breitlumiger waren, als die ihnen unmittelbar anliegenden äussersten Xylemzellen. Oder aber das Cambium war selbst zu Holz geworden. Diese Annahme wird gestützt durch die Thatsache, dass an manchen Stellen die äussersten Xylemschichten etwas stärker abgeplattet waren,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so dass in ihren Umrissen noch annähernd die Gestalt von ehemaligen Cambiumzellen zu erkennen war. Dies war häufig viel schärfer ausgeprägt, als in dem gezeichneten Stück. Die radialen Korkreihen selbst waren nicht sehr deutlich, wie auch auf der Zeichnung ersichtlich, so dass auch die Annahme nicht aller Begründung entbehrt, dass vielleicht ausser den vom Phellogen stammenden Zellen und dem ersteren selbst noch eine darunter liegende Schicht von ursprünglich also nicht zum Kork gehörigen, secundären Rindenparenchymzellen verkorkt sei, oder sogar, dass alle Korkzellen Schicht für Schicht vom Cambium nach aussen abgeschieden, also nicht aus einem Phellogen hervorgegangen seien.

Zur Entscheidung dieser Fragen mussten jüngere Entwickelungsstadien untersucht werden. Dieselben boten sich mit wünschenswerther Klarheit bei den nun folgenden Pflanzen.

Atriplex Halimus L.

Diese Pflanze gleicht in ihrem anatomischen Aufbau ziemlich der eben besprochenen *Eurotia ceratoides*. Sie unterscheidet sich von ihr dadurch, dass sie bedeutend weniger und kleinere interxyläre Leptomgruppen besitzt. Die primäre Rinde ist weniger dick, als bei *Eurotia*. Auch bei ihr kommen im ganzen Umfange in ziemlich kleinen Abständen von einander ein- bis zweischichtige Gruppen von primären Bastzellen vor, so dass wir auch hier einen bestimmten Anhaltspunkt haben dafür, wie weit die primäre Rinde geht, und wo die secundäre anfängt. Die Xylemreihen sind bedeutend besser ausgeprägt, als bei *Eurotia*, eine Eigenschaft, welche für unseren Zweck, bei dem es auf genaues Verfolgen der Reihen ankommt, sehr von Vortheil ist. Ausserdem übertrifft sie die erwähnte Pflanze dadurch, dass sie sich auch in sehr dünnen Exemplaren gut aufweichen und vorzüglich schneiden lässt. Diese Eigenschaft schreibe ich besonders dem Umstande zu, dass ihre Xylemelemente nicht in so extremer Weise verdickt sind, wie bei *Eurotia*, wo das Lumen der Libriformfasern auf ein Minimum reducirt ist.

Auch hier tritt die Korkbildung sehr früh auf. In Stengeln von etwa $1^1/_2$ *mm* Dicke sind bereits 1—2 Schichten typischen Korkes ausgebildet (s. Fig. 2). Zwischen diesen Korkzellen und dem ausgebildeten Xylem liegen einige, ca. 2—5 Schichten von zartwandigen Zellen, die in ihren äusseren Lagen wohl den in Entwickelung befindlichen Kork und in den inneren das holzbildende Cambium enthalten. Eine Grenze zwischen dem Korkgewebe und dem Cambium lässt sich meist absolut nicht ziehen; es gehen vielmehr stets die Reihen des Cambiums gleichmässig und allmählich in den Kork über. Höchstens sind manchmal die Reihen etwas verschoben und lassen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich dann ein Wenig schwerer erkennen. Fast immer entsprechen die Korkzellen an Breite einer Cambiumzelle. Es ist also klar, dass sie vom Cambium abstammen. Ungewiss dagegen bleibt es, ob sie successive nach einander direct vom Cambium abgeschieden werden, oder ob sie aus einem eigenen Korkbildungsgewebe hervorgehen.

Als wichtig muss hervorgehoben werden, dass hier auf keinen Fall der Kork aus einem Gewebe hervorgeht, welches von vornherein noch vor dem Auftreten des extrafascicularen Cambiums vorhanden war, und welches man als Pericambium analog dem der Wurzeln oder mit van Tieghem als péricycle bezeichnen könnte. Dass ein solches wenigstens nach Entstehung des secundären Cambiums bei *Atriplex Halimus* nicht existirt, folgt ausser aus der beschriebenen Uebereinstimmung der Korkreihen mit denen des Cambiums auch aus folgender Thatsache. In einigen Stengeln hatte das Cambium in ähnlicher Weise, wie dies oben für *Eurotia* angegeben wurde, seine Thätigkeit gänzlich eingestellt und war selbst in Xylem übergegangen. An den Stellen nun, wo noch kein Kork ausgebildet war, lagen die primären Bastgruppen oft direct dem Xylem an, ohne dass auch nur eine einzige Schicht parenchymatischen Gewebes dazwischen zu finden war (s. Fig. 3). Die primären Bastzellen unterschieden sich von den gut gereihten und mehr oder minder polygonalen Xylemfasern, denen sie anlagen, durch ihre runde Gestalt und dadurch, dass sie nicht die Reihen fortsetzten. Von einem Pericykel kann also hier gar nicht die Rede sein. Auch deshalb muss also der Kork cambialen Ursprung haben.

Atriplex tatarica L.

Der anatomische Aufbau gleicht vollkommen dem von *Atriplex Halimus*, nur sind die Libriformfasern weniger verdickt.

Der Kork befindet sich wiederum unterhalb des primären Bastes, auch hier wird er sehr früh abgeschieden. Ein Unterschied besteht darin, dass die Korkzellen manchmal insofern nicht genau den Xylemreihen entsprechen, als eine Korkzelle zwei Cambiumzellen gegenüberliegt. Die darunter liegenden 1—2 Zellen, die noch unverkorkt geblieben sind, entsprechen in solchen Fällen meist den Korkzellen, sind also breiter als die Zellen des Cambiums, welches hier wieder in fast allen untersuchten Stücken in Xylem übergegangen war. Verfolgt man an solchen Stellen die Xylemreihen in's Holz nach innen hinein, so findet man, dass immer je zwei Xylemreihen, welchen eine Korkzelle an Breite entspricht, sehr bald, nach drei, vier Schichten sich zu einer vereinigen. Bevor sich also die Cambiumzelle durch eine Radialwand in zwei getheilt hat, hat sie die Kork bildenden Zellen nach aussen abgeschieden (s. Fig. 4).

Noch deutlicher treten die Verhältnisse auf dem radialen Längs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnitte zu Tage. Die typischen Korkzellen bilden dort mit den unmittelbar darunter liegenden unverkorkten Elementen genau gleichlaufende Horizontalwände. Hieraus geht mit Sicherheit hervor, dass die Korkzellen gebildet werden von einem typischen Phellogen; denn würden sie nach einander vom Cambium nach aussen abgeschieden, so müssten die Horizontalwände in den auf einander folgenden Schichten verschieden hoch orientirt sein. Zugleich sieht man, dass an gewissen Stellen die Horizontalwände des Korkes sich hineinverfolgen lassen in das Xylem, wo sie natürlich in Folge des Ineinanderschiebens der prosenchymatischen Elemente zickzackförmig werden. Diese Wände im Kork sind also die primären. Ausser ihnen sind hier noch viele secundäre vorhanden, da die Libriformfasern bedeutend länger sind, als die Korkzellen, von denen eine meist etwa nur $^1/_2$—$^1/_3$ so lang ist, wie eine Libriformfaser.

Atriplex laciniata L.

Der Querschnitt durch den Stengel sieht dem der eben beschriebenen Pflanzen sehr ähnlich. Der Kork tritt wieder sehr früh auf, nimmt dann aber an Dicke sehr langsam zu. Hier entsprechen nun die Radialreihen des Korkes lange nicht in so ausgezeichnetem Masse denen des Xylems, wie dies bei den soeben beschriebenen Species der Fall war (s. Fig. 5). Die Korkzellen und die darunter liegenden unverkorkten Elemente sind vielmehr meist ganz bedeutend breitlumiger, als die ihnen auf der Innenseite gegenüberliegenden Xylemzellen. Meist entsprechen ihnen etwa zwei, manchmal auch sogar drei Reihen von Libriformfasern. Hierzu kommt ferner, dass die Korkzellen oft mit den Xylemreihen zu alterniren scheinen, wenigstens bilden ihre Radialwände häufig durchaus nicht die Fortsetzung von Wänden des Xylems, sondern liegen über der Mitte der Libriformzellen. Es trat dies an den untersuchten Exemplaren besonders deshalb klar zu Tage, weil wiederum das Cambium seine Thätigkeit eingestellt hatte, das Korkgewebe also direct über dem Xylem lag. Das Cambium war meist noch durch Abplattung der betreffenden Xylemschichten zu erkennen; es lag nicht immer direct an der Oberfläche des Xylems, sondern manchmal erst etwa in der dritten bis vierten Schicht. Es war dort also der ganze Verdickungsring in seiner vollen Breite nachträglich in Xylem übergegangen.

Wenn man nun die Xylemreihen, welche ungefähr einer breiten Korkreihe gegenüberliegen, nach innen verfolgt, so muss man sehr tief in das Xylem, fast bis in's Mark hinabgehen, bis man auf eine Verschmelzung derselben trifft, ja, häufig scheint es so, als ob diese Vereinigung gar nicht stattfindet, jedoch ist dies oft nicht festzustellen, da man häufig, wie erwähnt, nicht mit Sicherheit angeben kann,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

welche Xylemreihen zu der betreffenden Korkreihe gehören. Nach alledem erscheint es zweifelhaft, ob die Kork erzeugende Schicht auch hier, wie bei *Atriplex Halimus* und *A. tatarica*, vom Cambium stammt, oder ob sie nicht einem Pericambium der oben geschilderten Art ihren Ursprung verdankt.

Darüber giebt nun der Längsschnitt volle Klarheit, denn er zeigt, dass alle Horizontalwände des Korkes nach innen in's Xylem hinein zu verfolgen sind (s. Fig. 6). Es kann also über die Abstammung des Korkes vom Cambium kein Zweifel herrschen. Ja, wenn man nur den Längsschnitt untersuchte, so müsste man nothwendig auf den Schluss kommen, dass das Cambium selbst alle Korkelemente nach aussen abgeschieden hat, denn es entsprechen mit sehr geringen Ausnahmen alle Horizontalwände des Korkes solchen im Xylem; seine Zellen sind also ziemlich lang, denn sie besitzen dieselbe Länge, wie die prosenchymatischen Libriformfasern, ohne sie an Breite des Lumens besonders zu übertreffen.

Eine Combination der auf dem Querschnitt und Längsschnitt gemachten Erfahrungen lehrt uns also, dass die erste sehr frühzeitig vom Cambium nach aussen abgeschiedene secundäre prosenchymatische Rindenzelle ihrerseits, ohne sich vorher durch Horizontalwände in kurzzelliges Parenchym zu verwandeln, zur Mutterzelle des Korkes wird.

Anabasis aphylla L.

Der echt xerophytische Bau des Stengels von *Anabasis articulata* ist bereits beschrieben worden von Volkens in dem bekannten Werke: „Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste“ (Berlin 1887). Er giebt auch eine Abbildung des Querschnittes auf Taf. XI, Fig. 5, auf dem die ausserordentlich starke Entwickelung des Assimilations- und des Wassergewebes in der sehr dicken primären Rinde deutlich hervortritt.

Anabasis aphylla ist sehr ähnlich gebaut. Der Kork entwickelt sich, wie auch Volkens hervorhebt, wieder unterhalb der primären Bastgruppen, also tief im Innern. An einem Präparat war gut zu sehen, wie gerade die Mutterschicht des Korkes die erste Theilung vollzogen hatte (s. Fig. 7). Die obere grössere Zelle war noch unverkorkt, während in nächster Nachbarschaft im selben Schnitt schon verkorkte Elemente vorhanden waren.

Noaea spinosissima Moq.

Der Entstehungsort des Korkgewebes ist derselbe, wie bei allen bisher betrachteten Pflanzen. Querschnitte durch ältere Stengel zeigen mehrere Lagen von vorzüglich gereihtem secundären Rindengewebe zwischen Kork und Xylem. Auf dem Längsschnitt sieht man, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Zellen desselben sich bereits durch beliebig orientirte Wände in Parenchym verwandelt haben. Die ursprünglichen Horizontalwände hingegen gehen wieder vom Kork durch bis in das Xylem hinein.

Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass an vielen Stellen die äussersten Zellen des Korkes offenbar nicht desselben Ursprungs sind, wie die inneren, ihnen anliegenden, was daraus hervorgeht, dass die Horizontalwände nicht immer übereinstimmen. Es zeigt sich vielmehr, dass dieselben in der äussersten Schicht oft ganz anders orientirt sind, wie in den inneren. Wie diese Unregelmässigkeit entsteht, ob die äusserste Korkschicht vielleicht aus einem mit dem Cambium genetisch nicht zusammenhängenden Pericambium hervorgeht, konnte mangels geeigneten Materiales nicht entschieden werden.

Alle bisher besprochenen Pflanzen stimmten darin überein, dass der Kork aus der ersten Zelllage entsteht, welche vom Cambium nach aussen abgeschieden wird, und welche ihrerseits zum Phellogen wird, wobei je nach der Species entweder die Mutterzelle des Korkes sich vorher noch durch Horizontalwände in Parenchym verwandelt oder die Länge der Cambiumzellen beibehält.

Anders geht die Korkbildung bei den nun zu besprechenden Pflanzen vor sich.

Salicornia herbacea L.

Wie die oben erwähnte *Anabasis aphylla* ist *S. herbacea* eine xerophytisch gebaute Pflanze. Dies macht sich zunächst im Fehlen der Blätter bemerkbar. Damit ist verbunden, dass der Stengel die Assimilationsthätigkeit übernimmt und zu diesem Zweck ein reichliches, zweischichtiges Pallisadengewebe unterhalb der einschichtigen Epidermis entwickelt. Auf dieses folgt ein dickes, Wasser speicherndes Gewebe. Der centrale Leitbündelstrang ist in Folge dessen im Verhältniss zu dem Durchmesser des ganzen Stengels nur dünn, er erreicht höchstens etwa $^1/_3$ der Gesammtdicke, ja, mehr nach der Spitze zu verschmälert er sich so, dass er nur etwa $^1/_5$—$^1/_6$ des Gesammtdurchmessers einnimmt.

Der Kork entwickelt sich auch hier sehr früh. Ist die Pflanze ausgewachsen — sie wird selten grösser als 20 *cm* —, so bildet er in den untersten Internodien etwa 3—4 Lagen. Er befindet sich wieder unterhalb des primären Bastes, der hier nur in Gestalt von einzelnen, sehr zerstreuten Zellen auftritt. Hier sind nun aber schon auf dem Querschnitt die Reihen des Korkes so wenig übereinstimmend mit denen des Cambiums, dass von vornherein an eine Zusammengehörigkeit mit diesem kaum gedacht werden kann. Wie Fig. 8 zeigt, ist dies leicht zu constatiren, da das Korkgewebe vom Cambium nur durch sehr wenig secundäre Rindenparenchymzellen getrennt ist. An

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vielen Stellen tritt sehr auffällig hervor, dass die Reihung der Korkzellen aussen recht wenig ausgeprägt ist. Es liegen namentlich oft in der äussersten Schicht sehr grosslumige, verkorkte Zellen und unter je einer solchen 3—4 radiale Reihen des jüngeren Korkes, so dass es den Anschein hat, als ob die Elemente des Korkes nicht alle aus einem und demselben Meristem hervorgegangen seien. An ähnliche Fälle denkt wohl Volkens, wenn er in seiner oben (Seite 244) citirten Arbeit bemerkt, dass „Anfangs der Kork nicht immer zu radialen Reihen geordnet“ sei. Auf Längsschnitten zeigt sich aber stets, dass die Horizontalwände aller Korkzellen gleich hoch stehen, so dass also die Unregelmässigkeit der Reihung offenbar dadurch entsteht, dass sich gleich nach Abscheidung der ersten grosslumigen Korkzelle nach aussen oft die darunter liegende Phellogenzelle sofort durch Radialwände in mehrere neben einander liegende Tochterzellen theilt.

Auf den Längsschnitten ist nun ferner im Gegensatz zu den im ersten Abschnitt besprochenen Chenopodiaceen zu constatiren, dass die Horizontalwände des Cambiums sich nicht über das Rindenparenchym hinaus in den Kork verfolgen lassen. Es geht also auch aus dieser Thatsache mit Sicherheit hervor, dass das Korkgewebe nicht vom Cambium aus entstanden sein kann.

Da Alkoholmaterial von dieser Species zur Verfügung stand, so konnten auch ganz junge Stadien untersucht werden. 3 *cm* unterhalb der Spitze des Stengels ist bereits eine Schicht rings im Umfang des Centralcylinders verkorkt; erst etwa $1^1/_2$ *cm* vom Vegetationspunkt ist noch keine Anlage von Korkgewebe zu finden. Dort hat auch das Cambium noch nicht seine Thätigkeit begonnen. Ausserhalb des Leptoms der primären Bündel lassen sich nun hier mit ziemlicher Sicherheit stets zwei Schichten zartwandiger Zellen erkennen (s. Fig. 9), und auf diese folgt nach aussen die viel grosslumigere, scharf abgesetzte primäre Rinde, deren innere Grenze oft schon in diesem Alter durch vereinzelte Bastzellen markirt ist. Ich glaube nun berechtigt zu sein, für die beiden erwähnten Zelllagen den Ausdruck Pericambium, der sonst nur für das analoge Gewebe in den Wurzeln angewandt wird, einzuführen, denn der Ausdruck Pericykel ist kein physiologisch einheitlicher und topographisch scharf abzugrenzender Begriff. Bei *Salicornia herbacea* giebt die innere der beiden Pericambiumschichten (Per. II) dem extrafascicularen Cambium seine Entstehung, während die äussere Schicht (Per. I), deren Zellen naturgemäss meist mit denen der inneren alterniren, Mutterschicht des Korkes wird. Das zwischen den Gefässbündeln entstehende, interfasciculare Cambium bildet sich ebenfalls erst in der zweiten Schicht unterhalb der primären Rinde, so dass auch hier eine eigene Schicht für die Korkbildung reservirt bleibt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auf Längsschnitten durch so junge Internodien sieht man, dass die beiden Pericambiumschichten sehr lang gestreckte Zellen besitzen mit verschieden hoch orientirten Wänden. Oft kommt es nun vor, dass die äussere Schicht, welche Kork bildet, sich bei der Streckung des Internodiums weniger oft durch Horizontalwände theilt, als die innere, welche das Cambium liefert. So kommt das auffallende Verhältniss zu Stande, dass in ausgebildeten, ausgewachsenen Internodien oft die Korkzellen die mehrfache Länge der Cambiumzellen erreichen, ohne dabei dieselben an Durchmesser des Lumens besonders zu übertreffen. Die Korkzellen sind dann etwa 30—40 mal so lang, wie breit. Dazu kommt, dass sogar in einigen Fällen vollkommen prosenchymatische Zuspitzung der Enden der Zellen, wenigstens auf einer Seite zu constatiren war, so dass man hier mit gewissem Recht von prosenchymatischem Kork sprechen kann. Die Elemente wurden übrigens hier, wie auch sonst stets in irgendwie zweifelhaften Fällen, auf ihre Verkorkung durch Behandeln mit concentrirter Schwefelsäure geprüft.

Bei Erwägung der beschriebenen Verhältnisse des Aufbaues von *Salicornia* drängt sich nun die Frage auf, wie die Assimilate, welche in der fleischigen Rinde hergestellt werden, durch den schon in ganz jungen Internodien vollständig geschlossenen, durch keinerlei Durchlasszellen unterbrochenen Korkmantel hindurch in den Centralcylinder gelangen, und wie es überhaupt möglich ist, dass die primäre Rinde nicht sofort nach Anlage des Korkringes in Folge des Abschlusses von den Leitungsbahnen vertrocknet, sondern noch in den ältesten Internodien frisch und lebensfähig bleibt. Es zeigt sich nun, dass in dem Wassergewebe nach allen Richtungen kleine Gefässbündel verlaufen, welche die Assimilate ab- und Wasser zuleiten. Diese durchbrechen, soweit beobachtet werden konnte, niemals innerhalb des Internodiums in schräger Richtung den Korkmantel, sondern schliessen im Knoten an die Hauptgefässstränge an. Wie dieser Anschluss erfolgt, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Atriplex hastatum L.

Während nun die Korkbildung bei *Salicornia* zwar insofern von dem ersten Typus abweicht, als der Kork aus einer besonderen Schicht eines Pericambiums seinen Ursprung nimmt, aber dennoch immer noch innerhalb des primären Bastes zu finden war, liegt er bei *Atriplex hastatum* etwas weiter nach aussen, nämlich direct oberhalb der ziemlich zerstreuten, kleinen primären Bastgruppen, also in der untersten Schicht der primären Rinde (s. Fig. 10). VOLKENS ist also in diesem Sinne zu berichtigen, da er angiebt, dass der Kork stets, wenn er tief im Innern entstehe, unterhalb etwaiger primärer Bast-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gruppen auftrete. Die Länge der Korkzellen ist hier wieder ganz normal, sie beträgt etwa das Dreifache der Breite (s. Fig. 12).

Ausser der erwähnten Korkbildung in der primären Rinde, die übrigens bei Weitem nicht so früh einsetzt, wie bei allen bisher beschriebenen Fällen, kommt es nun auffallender Weise bei unserer Species auch vor, dass der Kork unterhalb der erwähnten Bastgruppen seinen Ursprung nimmt (s. Fig. 11). An den Stellen, wo dies der Fall ist, bildet der innere Kork mehrere Schichten, während ausserhalb der betreffenden Bastzellen entweder überhaupt kein Kork vorhanden oder, wie an der einen Stelle in der Zeichnung, nur durch eine Tangentialwand angedeutet ist. Es ist also hier nicht etwa anzunehmen, dass ein neues Phellogen weiter im Innern auftritt, nachdem ein äusseres seine Thätigkeit eingestellt hat, denn ein solches ist, wie erwähnt, nicht vorhanden, was man leicht constatiren kann, da die ganze primäre Rinde bis zur Epidermis in diesen Stadien meist noch vorhanden ist. Es zeigt dieser Befund vielmehr, dass *Atriplex hastatum* in Betreff des Ortes der Korkbildung schwankt, dass dieselbe zwar in der Regel in der untersten Schicht der primären Rinde ihren Ursprung nimmt, dass sie aber auch in die oberste Schicht der secundären Rinde hinabsteigen kann. Beide Fälle sind oft in demselben Schnitt neben einander realisirt.

Ein ähnliches Verhalten ist von KUHLA[1]) für *Tilia parvifolia* nachgewiesen, wo der Kork bald in der Epidermis, bald unterhalb derselben entsteht. Auch HOLTERMANN[2]) giebt in seiner Dissertation für *Terminalia tomentosa* an, dass dort „die Korkbildung bald in der Epidermis selbst vor sich gehe, bald in der unterliegenden Zellenlage, zuweilen auch tiefer.“

Die Untersuchungen zu dieser Arbeit wurden im Winter 1898/99 im Botanischen Institut des Herrn Geh. Regierungsrath Professor Dr. S. SCHWENDENER angestellt, dem ich für die freundliche Anleitung und werthvolle Unterstützung, die er mir angedeihen liess, meinen besten Dank ausspreche.

Zusammenfassung.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung sind kurz folgende:

Der Kork entsteht bei den Chenopodiaceen entweder unter der Epidermis oder in der untersten Schicht der primären Rinde oder in der obersten Schicht der secundären Rinde unterhalb der primären Bastzellen.

---

1) Untersuchungen über Entstehung und Verbreitung des Phelloderms. Bot. Centralbl. 1897. Bd. 71, S. 199.

2) Beiträge zur Anatomie der Combretaceen. Bonn, 1893, S. 6.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im letzten Falle nimmt er seinen Ursprung entweder aus der ersten Zelle, die vom Cambium nach aussen abgeschieden wird, oder er geht aus einer besonderen Schicht des Pericambiums hervor, die schon vor dem Auftreten des extrafascicularen Cambiums vorhanden war.

Die Korkzellen zeigen in ihrer Gestalt Uebergänge von gewöhnlichem, kurzzelligem Parenchym zu prosenchymatischen, die Cambiumzellen an Länge übertreffenden Fasern.

Bei *Atriplex hastatum* L. wechselt der Ort der Korkbildung.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figg. bedeutet: *p. R.* primäre Rinde, *s. R.* secundäre Rinde, *p. B.* primärer Bast, *K* Kork, *Ph* Phellogen, *C* Cambium, *c* cambiales Gewebe, *X* Xylem, *i. L.* interxyläres Leptom.

Fig. 1. *Eurotia ceratoides* C. A. Mey. Querschnitt.
„ 2 und 3. *Atriplex Halimus* L. Querschnitt.
„ 4. *Atriplex tatarica* L. Querschnitt.
„ 5. *Atriplex laciniata* L. Querschnitt.
„ 6. *Atriplex laciniata* L. Radialer Längsschnitt.
„ 7. *Anabasis aphylla* L. Querschnitt.
„ 8. *Salicornia herbacea* L. Querschnitt.
„ 9. *Salicornia herbacea* L. Querschnitt. Per. I. u Per. II die beiden Schichten des Pericambiums.
„ 10 und 11. *Atriplex hastatum* L. Querschnitt.
„ 12. *Atriplex hastatum* L. Radialer Längsschnitt.

---

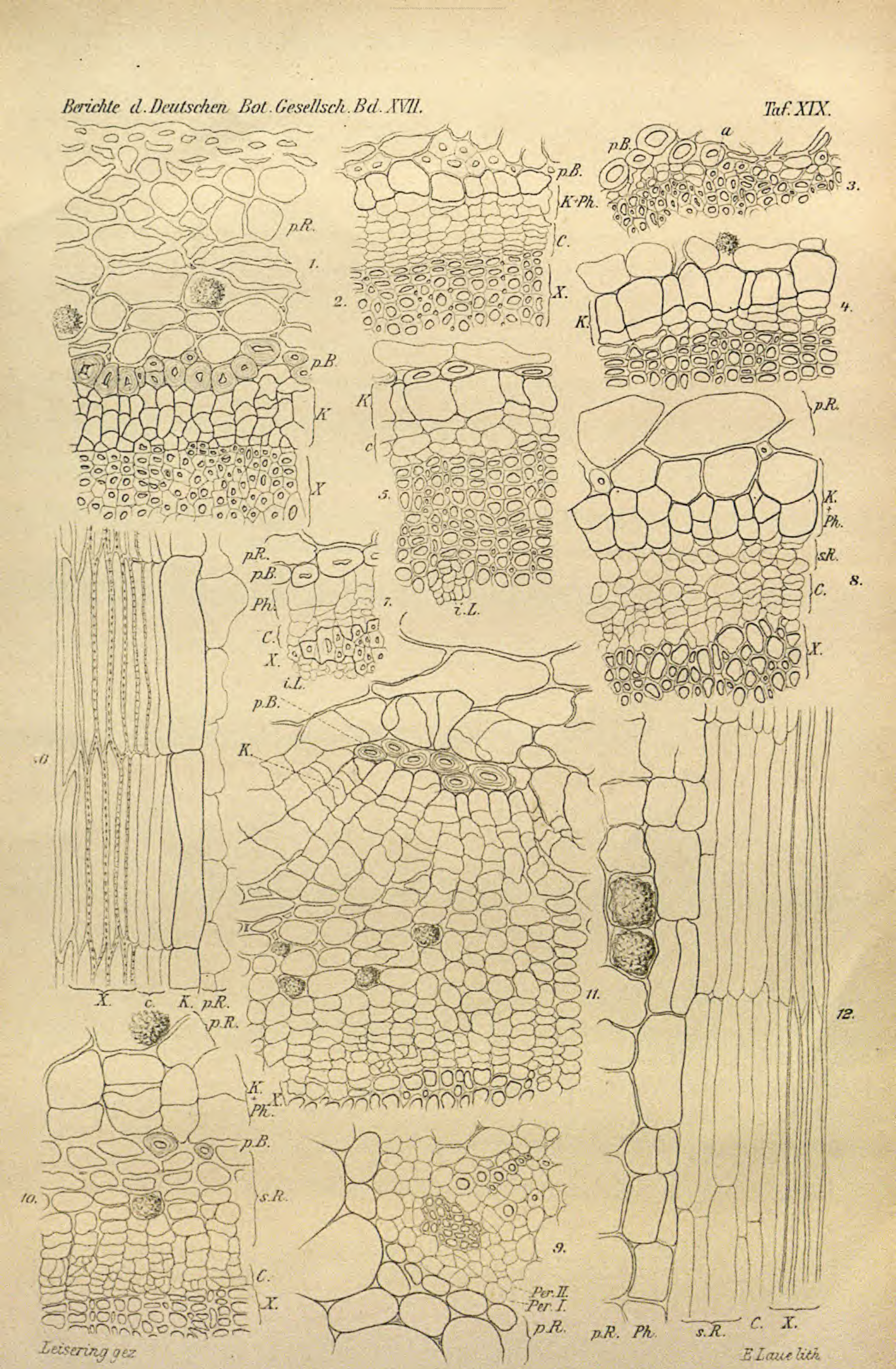
34. Georg Bitter: Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia.

Mit Tafel XX.

Eingegangen am 11. Juli 1899.

Den Ausgangspunkt für die vorliegende Studie[1]) bildete die Frage, wie dorsiventral gebaute Meeresalgen auf Umkehrungs-

1) Dankbar möchte ich hier der vielfachen Förderung gedenken, die ich während eines halbjährigen Aufenthaltes (von October 1898 bis März 1899) an der zoologischen Station zu Neapel erfahren. Die Benutzung eines Arbeitsplatzes in diesem Institute, dessen vortreffliche Organisation seinem deutschen Begründer und Leiter zum Ruhme gereicht, wurde mir durch die Munificenz Ihrer Excellenzen, des



Leisering gez

E Laue lith

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 17

Autor(en)/Author(s): Leisering Bruno

Artikel/Article: Ueber die Korkbildung bei den Chenopodiaceen. 243-255