

publicirten Flora von Kaiser Wilhelmsland eine Euphorbiacee aus Hatzfeldhafen mit dem Namen *Mallotus Hellwigianus* belegt ist.

Da traf am 28. August 1889 unerwartet die Schreckensbotschaft von seinem am 24. Juni in Finschhafen überaus schnell erfolgten Tode in der Heimath an. Kaum 28 Jahre alt, ereilte ihn das unerbittliche Schicksal; ein heftiger Dysenterieanfall hatte seinen kräftigen Körper zerstört. Alle Hoffnungen, welche sich an sein ferneres Leben knüpften, waren mit einem Schlage vernichtet.

Stirbt ein Mann nach langjährigem, erfolgreichen Wirken und Schaffen, der an seinem Lebensende auf die Erfolge seiner langen Arbeitsthätigkeit mit Stolz zurückblicken kann, so trauert die Mitwelt und klagt mit Recht über den herben Verlust. Nicht geringer aber muss die Trauer sein um den plötzlichen Hingang eines jungen, thatkräftigen und schaffensfreudigen Lebens, das der Mitwelt noch so vieles Erstrebenswerthes verhiess. In HELLWIG's Hinscheiden tritt uns dieser Gedanke in seiner ganzen Schwere entgegen. Hier ist ein wahrhaft unersetzlicher Verlust zu beweinen.

Mittheilungen.

I. Carl Müller: Ueber die Balken in den Holzelementen der Coniferen.

(Mit Tafel XIV.)

Eingegangen am 28. September 1890.

In der vorliegenden Mittheilung gestatte ich mir in Kürze das Ergebniss einer Reihe von Beobachtungen über die in den Holzelementen (vornehmlich in den Tracheiden) der Coniferen vorkommenden Balkenbildungen bekannt zu geben. Die Beobachtungen wurden seit einer Reihe von Jahren, etwa seit 1881, angestellt, anfänglich jedoch nur gelegentlich und von äusseren Zufälligkeiten begünstigt. Erst als die Zahl der von mir beobachteten Fälle der Balkenbildung sich beträchtlich gemehrt hatte, hielt ich es für angemessen, meine Untersuchungen über den Gegenstand mit bestimmter Fragestellung und mit bestimmten

Zielen in Angriff zu nehmen und zu einem vorläufigen Abschlusse zu bringen. Ich beschränke mich jedoch darauf, hier nur das Wesentliche meiner gesammelten Erfahrungen mitzuthellen, die specielleren Ergebnisse einer ausführlicheren Arbeit vorbehaltend, deren Gliederung ich durch die nachfolgende Darstellung skizziren möchte. Ich wende mich zunächst an

I. Das Geschichtliche der Frage.

Die erste Angabe über das Auftreten balkenartiger, das Lumen von Tracheiden durchsetzender Gebilde verdanken wir SANIO. In seiner nach mannichfaltigen Richtungen hin grundlegenden Arbeit: „Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers“ (Bot. Ztg. 1863) giebt er für *Hippophaë rhamnoides* an: „Hier bemerkt man nicht selten in den Tracheiden mehr oder weniger dicke Querwände, welche die Zellenhöhlung durchsetzen und an die inneren Contouren der Längswände ansetzen. Rollt man die Tracheiden, so erfährt man, dass diese Gebilde entweder einseitige, quere, partielle Verdickungen sind oder, was häufiger der Fall ist, stäbchenförmige, cylindrische Körper vorstellen, welche in Form einer Sprosse oder Querbalkens quer durch den Zellenraum von einer Wandung zur andern verlaufen“ (l. c., p. 117. Sp. 1). Auf dieselben Gebilde kommt SANIO etwa 10 Jahre später noch einmal in seiner „Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*)“ (PRINGSHEIM's Jahrb., IX, p. 50 ff.) zurück. Es heisst daselbst (l. c., p. 58): „Ich habe schon früher (Bot. Ztg. 1863, p. 117) für die Tracheiden angegeben, dass darin zuweilen stäbchenförmige Körper nach Art von Leitersprossen von einer Wandung zur andern durch das Lumen ausgespannt sind. Diese Körper, natürlich aus Cellulose als Grundmasse bestehend, finden sich auch gar nicht so selten in den Holzzellen der Kiefer und sind dann einer ganzen radialen Holzreihe in der Weise eigenthümlich, dass sämtliche Holzzellen in derselben Höhe und in derselben Richtung diese Stäbchen zeigen. Bei glücklichen, radialen Schnitten habe ich dieselben durch mehrere Jahrringe desselben Präparates verfolgen können, und ich zweifle nicht, dass sie zuweilen den ganzen Stamm in einer radialen Reihe durchsetzen. Diese stäbchenförmigen Körper nehmen ihre Entstehung im Cambium, wo sie die Mutterzellen, ebenso wie im Holze durchsetzen.“ Hierzu giebt SANIO eine Figur auf Tafel IV des betreffenden Bandes und bemerkt noch, dass sich solche Stäbchenreihen durch das Cambium in den Bast fortsetzen.

Unabhängig von SANIO hatte unterdessen H. V. MOHL in seiner Arbeit über den Blattbau von *Sciadopitys* in der Bot. Ztg. 1871, p. 12 für die Zellen des „Transfusionsgewebes“ der mit nadelförmigen Blättern versehenen Arten von *Juniperus* (*J. communis*, *Oxycedrus*, *oblonga*,

macrocarpa) angegeben, dass hier die Wände „mit starken, weit in's Innere der Zellen vorspringenden Erhabenheiten besetzt sind“, eine Angabe, welche im Verein mit den SANIO'schen Beobachtungen DE BARY veranlasste, in seiner „Vergleichenden Anatomie“ (1877) die Querbalken führenden Tracheen als *Tracheae trabeculatae* von den getüpfelten oder punktirten Tracheen zu unterscheiden¹⁾. Besonders schön entwickelt sind die Balken nach DE BARY in den engen, die Kanten der Gefässbündel einnehmenden Erstlingstracheiden der Stämme stärkerer *Lycopodium*-Arten. Dagegen nennt er die quer von einer Wandfläche zur gegenüberliegenden ausgespannten Balken in den *Pinus*-Tracheiden „eine selten vorkommende anomale Erscheinung.“ Wesentlich dieselbe Darstellung wiederholt sich dann im DE BARY'schen Handbuche auf S. 495. Hier fügt der Verfasser jedoch hinzu, dass er die gleiche Balkenbildung, welche SANIO bei *Pinus* beobachtet hat, bei *Drimys Winteri* aufgefunden habe.

Dieser vorstehend skizzirte Standpunkt war in der Balkenfrage gewonnen, als ich im Jahre 1881 von Herrn Professor KNY aufgefordert wurde, an der von ihm bereits begonnenen Untersuchung des Holzes von *Pinus silvestris* theilzunehmen, deren nächstliegender Zweck die Herstellung der mittlerweile publicirten, auf den Bau jenes Holzes bezüglichen Wandtafeln war. Bei dem Durchmustern der zahlreichen Schnitte auf der Suche nach einem für die Herstellung der Tafeln sich eignenden Objecte stiess ich auf einen Querschnitt, in welchem auf eine weite Strecke hin ein Zug radialer Balken, durch mehrere Jahresringe hindurch verfolgbar, die Tracheiden durchsetzte, und Herr Professor KNY bat mich sofort, das eigenartige und anscheinend seltene Bild durch eine Zeichnung fixiren zu wollen. Dieselbe ist dann später auf S. 200 des Textes der KNY'schen Wandtafellieferungen (1884) veröffentlicht worden.

Seit jener Beobachtung sind nun aber eine Reihe von Mittheilungen von anderer Seite gemacht worden, in welchen gelegentlich das Vorkommen von Balkenbildungen im Innern von im Gewebeverbände stehenden Zellen erwähnt wird. Zunächst verweise ich hier wegen des sachlichen Zusammenhanges auf die von RUSSOW im Botan. Centralblatte 1882, Bd. X, Nr. 15, S. 62 ff. gegebenen „Gegenbemerkungen zu den Bemerkungen SANIO's“. Unter Hinweis auf die oben citirte Angabe von SANIO bezüglich der Balken in den *Pinus*-Tracheiden giebt RUSSOW an: „Dieselbe Erscheinung habe ich je einmal bei *Abies Pichta* und *Pinus silvestris* gesehen, wo die Querstäbe oder Sprossen sich aus der Rinde (hier durch 3 Jahrgänge) durch Jungbast, Cambium, Jungholz und dann noch durch 10 Jahresringe continuirlich verfolgen liessen.“ Chronologisch würde sich hieran der KNY'sche Wandtafeltext

1) l. c., p. 162 und 170.

zu Abtheilung VI (1884) anschliessen, in welchem die Balkenbildung von *Pinus silvestris* mit dem schon oben erwähnten Bilde auf S. 199—200 Erwähnung findet.

In looserem Zusammenhange steht mit unserer Frage die Beobachtung von PAUL SCHULZ. Derselbe fand¹⁾ eigenthümliche, I-förmige, tangential gerichtete Balken in den unmittelbar an Markstrahlen angrenzenden Tracheiden einiger *Pinus*-Arten (*P. nigra*, *P. Pinea*, *P. Pumilio*, *P. Strobis*, nicht aber bei *P. silvestris*, *P. Laricio* und *Anacahuite*).

Dagegen machte mich Herr Dr. A. ZIMMERMANN (im Anschluss an meinen Vortrag) darauf aufmerksam, dass eine die SANIO'schen und RUSSOW'schen Angaben direct erweiternde Notiz über das Vorkommen radialgerichteter Balken bisher fast gänzlich unberücksichtigt gelassen worden sei. C. WINKLER erwähnt nämlich in seiner Mittheilung „Zur Anatomie von *Araucaria brasiliensis*“ (Bot. Ztg. 1872, Nr. 32, S. 580 ff.), dass man auf radialen Schnitten durch das Holz des genannten Baumes häufiger die langen Holzzellen von Querbalken durchsetzt finde, die bald vereinzelt auftreten, bald zu einer Reihe geordnet in gleicher Höhe mehrere Nachbarzellen durchsetzen²⁾.

Balkenbildungen, wie die bisher erwähnten, kommen aber auch ausserhalb des Holzkörpers resp. ausserhalb der Tracheiden anderwärts vor. Ich erwähne hier nur kurz die Angabe von LEITGEB in seinen „Beiträgen zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate“ (Mitth. Bot. Inst. Graz I, 1887), der zu Folge im Perigon von *Galtonia candicans* in den die Schliesszellen der Spaltöffnungen umgebenden Zellen der Oberhaut Balken entwickelt werden, welche von dem Rücken jeder Schliesszelle aus gegen die gegenüberstehende Zellwand gerichtet sind. Ferner giebt BEYERINCK in seiner Arbeit über die Leguminosenknöllchen in der Bot. Ztg. 1888, S. 734 an, er habe an der Oberfläche des Bacteroidengewebes und in der Rinde der Knöllchen von *Robinia*, *Phaseolus* und *Lupinus* eigenthümliche, vierseitig-prismatische Stäbchen unbekannter Natur gefunden, „welche als Balken die Zellen quer von Wand zu Wand durchsetzen.“

Neuerdings hat RADLKOFER sogar analoge Zellstoffbalken in Endospermzellen aufgefunden. In seiner Abhandlung „Ueber die Gliederung der Familie der Sapindaceen“ (Sitzungsber. k. bayer. Akad. Wiss. 1890, Bd. XX, Heft 1, S. 105 ff.) berichtet er (S. 127) über die Samen von

1) Vergl. die Dissertation: Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berlin, 1882.

2) l. c., p. 585. Vgl. auch ZIMMERMANN: Morph. und Physiologie der Pflanzenzelle, in SCHENK's Handb. d. Bot. III, 2. p. 634, sowie auch p. 140 der Sonderausgabe. Wie ich in meinem Vortrage hervorgehoben hatte, habe ich meine speciellen Untersuchungen vornehmlich an *Araucaria brasiliensis* Lamb. und *Ginkgo biloba* durchgeführt.

Bersama abyssinica Fresen., einer Melianthacee, dass sie die Absonderlichkeit zeigen, „dass die Verdickungen der Endospermzellen zu untereinander anastomosirenden, die Zelle durchquerenden (mit Jod und Schwefelsäure sich intensiv blau färbenden) Zellstoffbalken ausgebildet sind.“ Es erinnert dieses Vorkommniss jedoch weniger an die nicht-verzweigten, in radialen Zügen geordneten Balken in dem *Pinus*-Holze, als vielmehr an die Configuration der zuerst von VON MOHL beobachteten und von DE BARY besprochenen Balkenbildungen im Transfusionsgewebe der Blätter von *Juniperus*-Arten und *Biota*. Zieht man aber alle diese das Zelllumen durchsetzenden balkenartigen Gebilde als gleichwerthig zusammen, was vom rein descriptiv morphologischen Standpunkte aus seine volle Berechtigung hat, dann wird man, wie es von ZIMMERMANN (l. c.) und von anderen schon geschehen ist, auch die bekannten und oft schon behandelten Zellstoffbalken und Steifungsnetze von *Caulerpa* in dieselbe Kategorie der Membranausbildung stellen, ja man müsste sogar noch weiter gehen und alle diejenigen Fälle hierher ziehen, in welchen man von ROSANOFF'schen Krystalldrüsen zu sprechen pflegt. Bezüglich der über diese vorhandenen Literatur möchte ich jedoch vor der Hand auf ZIMMERMANN's citirte Bearbeitung der Pflanzenzelle (p. 597), auf die Arbeit von WAKKER „Ueber die Inhaltsstoffe der Pflanzenzelle“ (PRINGSHEIM's Jahrb. XIX. 1888, S. 423 ff.), in welcher den ROSANOFF'schen Krystallen ein besonderer Abschnitt gewidmet ist, sowie auf KOHL's „Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze“ (Marburg, 1889) verweisen, in welcher Arbeit die WAKKER'schen Angaben über die Entstehung der ROSANOFF'schen Krystalle rundweg für unhaltbar erklärt werden¹⁾. Hier mag nur betont werden, dass nach der vorliegenden Litteratur die ROSANOFF'schen Krystalle, sofern man sie nach rein vergleichend-morphologischen Principien beurtheilt, entschieden den Balken in den *Pinus*-Tracheiden an die Seite gestellt werden müssen. Es giebt nämlich DEMETER in einer, wie es scheint, wenig bekannt gewordenen, ungarisch geschriebenen Arbeit²⁾ an, dass ROSANOFF'sche Krystalle im Marke einer Reihe von Urticaceen (*Boehmeria*-Arten, *Debregeasia*, *Leucosyce*, *Memoralis* und *Elatostemma*) vorkommen, es gäbe aber darunter auch Leisten ohne Krystalle, also gleichsam „ROSANOFF'sche Krystalle ohne Krystalle.“ Auf Längsschnitten konnte er solche krystalllose Leisten bisweilen 10—12 Zellen herablaufend (also wohl in verticaler, axiler Richtung) als Balkenreihe verfolgen. Vielleicht verhalten sich ebenso die Balken im Marke von *Hibiscus reginae* und Verwandten, auf welche STOLL (Bot. Ztg. 1874, p. 758) aufmerksam gemacht hat. Dass die Balken der Urticaceen

1) Vergl. KOHL, l. c., p. 38 ff., besonders p. 39.

2) DEMETER, K. ROSANOFF'féle kristalycsoportok az Urticakban. Mag. Növényt. Lapok V, p. 32—37. Klausenburg, 1881. Vergl. die Referate in JUST's Jahresber. 1881, 1. Abth. S. 402 und S. 438.

in verticaler Reihe einander folgen, ist freilich beachtenswerth, doch kommt ein ähnlicher Fall nach LEITGEB auch in den Blütenstielen von *Galtonia candicans* vor¹⁾. LEITGEB bildet auch hier Balken in fortlaufender verticaler, axiler Reihe ab, er hält aber die fraglichen Gebilde für Plasmaproducte, welche in bestimmter Abhängigkeit von der Kerntheilung stehen.

Endlich will ich noch die Analogie zwischen Balkenbildungen und ROSANOFF'schen Krystallen bezüglich der Endospermzellen hervorheben. RADLKOFER giebt mit Recht in seiner oben abgedruckten Note an, dass das Vorkommen der Balken in den Endospermzellen von *Bersama* ganz isolirt dastehe. Erweisen sich dagegen solcherlei Balken als morphologisch gleichwerthig mit den „ROSANOFF'schen Krystallen“, so liegt derselbe Fall vor bei *Manihot Glaziovii*. Bezüglich dieser Pflanze giebt SPENCER LE M. MOORE an²⁾, dass in den Endospermzellen sowohl Einzelkrystalle wie Drusen in Cellulosehaut eingebettet vorkommen und nach Art der ROSANOFF'schen Krystalle durch Balken resp. Stränge im Lumen der Zellen aufgehängt sind.

Ich will jedoch nicht die Bemerkung unterlassen, dass die Frage nach der morphologischen Identität aller bekannt gewordenen, das Lumen von Zellen durchsetzenden Balkenbildungen einer besonderen Erörterung bedarf. Soweit meine bisherigen Erfahrungen reichen, besteht die angedeutete Identität nicht. Ich werde bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte der Balken der Tracheiden der Coniferen auf diesen Punkt zurückkommen. In zweiter Linie erörtere ich

II. Das Vorkommen der Balken bei den Coniferen.

Aus der vorangehenden geschichtlichen Uebersicht geht hervor, dass die von SANIO entdeckten Balken bisher nur von *Pinus silvestris*, *Abies Pichta* und *Araucaria brasiliana*³⁾ bekannt geworden sind, sofern

1) LEITGEB, Ueber Sphärite. Mitth. aus dem Bot. Inst. Graz. 1888, S. 309, Anm. und Taf. IX, Fig. 13 und 17.

2) On ROSANOFF's crystals in the endospermcells of *Manihot Glaziovii* Müll. Arg. — Journ. Linn. Soc. London. XXI, 1886, p. 621—624.

3) Dies der richtige Name für die Pflanze. STEUDEL führt in seinem Nomenclator botanicus nur den Namen *Araucaria brasiliana* Lamb. auf, nicht den bei den Autoren allgemein gebräuchlichen Namen *Araucaria brasiliensis*, dessen Entstehung mir nicht sicher bekannt geworden ist. EICHLER giebt in seiner Bearbeitung der Coniferen in ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien, correct *Araucaria brasiliana* an, nie *A. brasiliensis*. Nach gütiger Mittheilung von Professor ASCHERSON erklärt EICHLER in Flora brasil. IV, I. p. 426, A. RICHARD habe im Dict. Class. Hist. nat. I, 512 (1882) promiscue *Araucaria brasiliana* und *brasiliensis* geschrieben. Da EICHLER der ersten Form durchweg den Vorzug gegeben hat, so dürfte LAMBERT, der die Art 1824 beschrieb, die Bezeichnung *A. brasiliana* gewählt

Nach dieser Aufzählung wird man es vielleicht gewagt finden, wenn ich die Balkenbildung als einen durchgreifenden Charakter für alle Coniferen anspreche. Diesem Bedenken möchte ich aber die Erwägung entgegenstellen, dass die genannten Pflanzen von mir zunächst ohne jeden Vorbedacht untersucht worden sind. Es waren unter den zahlreichen bekannten Coniferen eben gerade diejenigen, deren Holz mir der Zufall in die Hände spielte, beziehentlich diejenigen, deren Holz ich mir bisher verschaffen konnte. Ich könnte also von einer auf 28 Arten sich erstreckenden wiederholten Stichprobe sprechen, die in keinem Falle ein Fehlen der Balkenbildung ergab. Nimmt man noch hinzu, dass mir von vielen Hölzern Proben von sehr verschiedenen Standorten vorlagen, so wächst die Zahl der günstig ausgefallenen Stichproben um ein Beträchtliches. Es wäre ein merkwürdiger Zufall, wenn meine Hand stets bei der Auswahl der Probestückchen vom Zufallsglück betroffen worden wäre. Hierzu kommt nun noch die Thatsache, dass die oben aufgezählten Coniferen Vertreter aus allen Gruppen der Familie repräsentiren. Legen wir die EICHLER'sche Anordnung derselben zu Grunde, wie sie in „ENGLER - PRANTL's Natürlichen Pflanzenfamilien“ gegeben worden ist, so vertheilen sich die Genera mit SANIO'schen Balken wie folgt:

I. Pinoideae.

1. Abietineae.

- a) *Araucariinae*: *Agathis*.
Araucaria.
- b) *Abietinae*: *Pinus*.
Larix.
Picea.
Tsuga.
Abies.
- c) *Taxodiinae*: *Taxodium*.

2. Cupressineae.

- a) *Actinostrobiniae*: *Callitris*.
- b) *Thujopsidinae*: *Thuja*.
- c) *Cupressinae*: *Cupressus*.

II. Taxoideae.

3. Podocarpeae.

Podocarpus.

4. Taxeae.

Ginkgo.
Taxus.

Die Stichproben umfassen also alle Gruppen der Familie, sodass es nicht annehmbar erscheint, dass unter den noch nicht untersuchten Gattungen und Arten gerade diejenigen sein sollten, denen jegliche Balkenbildung fehlt.

2. Die Bildung der SANIO'schen Balken ist keine Anomalie in dem Sinne, dass die Balken etwa aus uns unbekannten Gründen gelegentlich einmal im Holze der oben angeführten Coniferenarten zur Entwicklung kommen.

Äussere Einflüsse sind zweifellos nicht für die Balkenbildung von irgend welchem Belange. Im Besonderen ist der Standort und das Klima nicht massgebend. Die von mir untersuchten Hölzer entstammen theils Bäumen aus unserer Gegend, theils Bäumen aus dem Thüringerwalde, theils waren sie von hier im Freilande oder (wie *Ginkgo*) in Kalthäusern kultivirten Pflanzen entnommen, theils stammten die Holzstücke aus der Heimath der betreffenden Art. *Podocarpus Thunbergii* lag mir vom Himalaya vor, *Araucaria brasiliana* entstammte der brasilianischen Ausstellung, und das von mir untersuchte Dammaraholz gehörte einem armstarken Probestücke an, welches zweifellos importirt worden ist. Die Holzproben sind also unter den verschiedensten Himmelsstrichen erwachsen.

3. Die Seltenheit der Balkenbildungen ist bisher für die Coniferenhölzer weit überschätzt worden. Es darf vielmehr behauptet werden, dass in jedem Holzstücke von etwa einem Cubikcentimeter Grösse mehrfach, in vielen Fällen sogar zahlreiche Balkenreihen anzutreffen sind. Ich habe nämlich niemals an einem zur Untersuchung gewählten Holze in einem an beliebiger Stelle herausgeschnittenen Probestücke vergeblich nach Balkenbildungen gesucht. Nur soviel kann als feststehend betrachtet werden, dass die Häufigkeit der Balkenbildung, je nach den Arten, schwankt. Ausserordentlich gross ist die Zahl der Balken im Holze von *Araucaria brasiliana*. Für das von mir untersuchte Material kann man sogar behaupten, dass man keinen einigermaßen ausgedehnten Radialschnitt herstellen kann, in welchen man nicht Balkenbildungen anträfe. Meist zeigt derselbe Schnitt die Balken an mehreren Stellen. In vielen Fällen sind die Balken an zahlreichen Punkten auf demselben Gesichtsfelde zugleich zu sehen. Fast in gleicher Menge finden sich die Balken im Holze von *Ginkgo*. Hier gelingt es nur nicht so leicht, wie bei *Araucaria*, grössere und zugleich genügend feine Schnitte herzustellen¹⁾. In anderen Fällen muss man freilich mehr Geduld haben. Bei *Pinus silvestris*, *Larix europaea*, *Picea excelsa*, auch bei *Abies*-Arten habe ich oft mehrere Stunden geschnitten, bis ich auf Balken traf. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass ich niemals ein auf's Gerathewohl gewähltes und für die Messerbearbeitung zugestutztes Probestück resultatlos aus der Hand gelegt habe. Häufig hatte ich aber bei

1) Meine Schnitte von *Araucaria brasiliana* waren fast durchweg mehr als einen Quadratcentimeter, zum Theil 2–3 qcm gross. Das Holz schneidet sich mit einem guten Messer vorzüglich.

anderen Hölzern gleich auf der ersten Schnittserie Balkenbildungen constatiren können. Dann schnitt ich an demselben Holzstück resultatlos eine Viertelstunde, eine halbe Stunde, ja auch wohl einmal eine ganze Stunde, ehe ich wieder auf Balken traf. Das klingt freilich so, als seien in diesen Fällen die Balken selten. Man bedenke aber, welche geringe Holzmasse ca. 100 mässig feine, für die mikroskopische Untersuchung geeignete Schnitte ausmachen. Der grössere Theil der Zeit verrinnt ja überdies in dem Absuchen der Schnitte, wobei ich gewöhnlich SEIBERT's System III benutzte. Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass das Aufsuchen der Balkenbildungen mit grösserem Vortheile auf Radialschnitten vorgenommen wird, nicht auf Querschnitten. Es kommt ziemlich selten vor, dass verschiedene Balkenreihen in derselben Querschnittsebene liegen; dagegen hat man auf gut geführten Radialschnitten häufig mehrere Balkenreihen in verschiedenem verticalen Abstände.

4. Die Balken sind in allen Regionen des Holzes der untersuchten Coniferen vorhanden. Die bisher bekannt gewordenen Fälle beziehen sich wohl ausschliesslich auf das Stammholz. Dasselbe gilt auch für alle in der obigen Aufzählung von mir genannten Coniferen. Ich habe aber zugleich mein Augenmerk auch auf das Alter der betreffenden Hölzer gerichtet. Bei *Pinus Strobus* beobachtete ich das Einsetzen der Balkenreihen im ersten Jahresringe. Der Einsatz der Reihe lag in der Markkrone, da wo die Markstrahlen noch jene eigenartige Configuration zeigen, wie sie KNY für *Pinus silvestris* zuerst beschrieben hat¹⁾. In anderen Fällen fand ich Balkenreihen im später gebildeten Theile des ersten Jahresringes, ferner im zweiten, dritten und vierten Jahresringe. Bei anderen Hölzern (auch bei *Pinus Strobus*) fand ich die Balken in den späteren Jahresringen, bei *Pinus silvestris* in den letzten Ringen eines 98-jährigen Stammes.

Wie die Stämme verhalten sich natürlich auch die jüngeren und älteren Zweige. Eine Bevorzugung bestimmter Regionen der letzteren liess sich nicht constatiren. Bekanntlich sind alle Coniferenzweige stark hyponastisch entwickelt²⁾ und zeigen die Eigenthümlichkeit, dass das Holz der Unterseite auf Querschnitten röthlichgelb oder fast orangegelb gefärbt erscheint, auch zeigen die Tracheiden im mittleren Theile des Jahresringes oft beträchtlichere Wandverdickungen als die ersten Frühjahrstracheiden und besonders beträchtlichere als die folgenden Herbstholztracheiden, auf welches Verhalten gleichfalls KNY wiederholt die Aufmerksamkeit gelenkt hat³⁾. Zweige von *Ginkgo*

1) Vergl. den citirten Text zur VI. Lieferung der KNY'schen Wandtafeln, speciell das von mir gezeichnete Bild Fig. 7 auf S. 219.

2) KNY, Dickenwachsthum des Holzkörpers. Berlin, 1882, S. 28.

3) KNY, l. c., pag. 28, und in Sitzber. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. 1890, Nr. 7, S. 141.

biloba, die sich ganz in der angegebenen Weise verhielten, zeigten nun auf Radialschnitten in jeder beliebigen Orientirung zum Horizonte die Balken in gleicher Häufigkeit und in gleicher Ausbildung. Weder die Zweigoberseite noch die Zweigunterseite fand ich bevorzugt.

Endlich konnte ich die Balkenbildung auch für das secundäre Holz einer alten Wurzel von *Larix europaea* constatiren, in welcher ich die Balken gleich in der ersten Schnittserie antraf. Es ist mir deshalb nicht wahrscheinlich, dass die Wurzeln anderer Coniferen sich balkenlos erweisen werden.

Aus allem vorangehend Erörterten scheint mir der weitgehende Schluss berechtigt, dass die SANIO'schen Balken in allen Axenorganen (in Stämmen, Zweigen und Wurzeln), in jeder Höhe und in jeder Region (in den jüngsten und ältesten Jahresringen) bei allen Coniferen vorhanden sind. Die Balkenbildung gehört somit zur Charakteristik der Coniferenholzer.

Ich wende mich nunmehr zur

III. Morphologie der Balken.

Die bisher vorliegenden Angaben über die SANIO'schen Balken sind als gelegentlich gemachte Beobachtungen nicht geeignet, uns ein klares Bild von der Mannichfaltigkeit der Vorkommnisse zu geben. Um in dieser Richtung unserer Kenntniss der Thatsachen eine breitere Basis zu geben, studirte ich zunächst eingehend bei *Araucaria brasiliana* und *Ginkgo biloba* die Configuration der Balkenreihen, und zwar auf Quer-, Radial- und Tangentialschnitten. Auf letzteren sind meines Wissens die SANIO'schen Balken bisher noch gar nicht untersucht worden, obwohl gerade Tangentialschnitte diejenigen Gesichtspunkte erörtern lassen, welche allgemeineres Interesse beanspruchen. Wie sich jedoch die einzelnen Arten in der Configuration der Balken auf den drei Schnittrichtungen verhalten, mag vor der Hand unerörtert bleiben¹⁾, ich will mich hier zunächst an die allgemeineren Verhältnisse wenden.

Dass man auf Quer- und Radialschnitten die Balken durch mehrere Jahresringe hindurch verfolgen kann, ist schon von SANIO und RUSSOW hervorgehoben. Es ist aber bisher nicht entschieden, ob jede Balkenreihe an der Markkrone beginnt und bis in die Rinde hineinreicht. Die Möglichkeit eines solchen Vorkommnisses ist von SANIO sogar vermuthungsweise, wie aus dem eingangs gegebenen Citat hervorgeht, nicht ausgeschlossen worden. Dem gegenüber ergibt sich aber aus meinen Beobachtungen, dass in der grossen Mehrzahl der

1) Ich werde diese Beobachtungen in der ausführlichen Arbeit mittheilen.

Fälle die Balkenreihen mitten im Holzkörper beginnen, dass die Balken eine mehr oder minder weite Strecke sich geradlinig einander peripheriewärts folgen, um dann an irgend einer Stelle zu verschwinden. Ich will, wie ich es für die Markstrahlen in Vorschlag gebracht habe, den Anfang jeder Balkenreihe als Einsatz derselben bezeichnen, weil dieses Wort am besten das unvermittelte Auftreten der sich streckenweise aneinanderschliessenden Gebilde im Gewebekörper zum Ausdruck bringt¹⁾. Da nun, wie ich in Uebereinstimmung mit SANIO und RUSSOW in zahlreichen Fällen beobachten konnte, die Balkenbildung bereits im Cambium stattfindet und jede Reihe von der Cambiumregion aus auch in die Rinde hinein zu verfolgen ist, so muss jedem Einsatze im Holzkörper ein Einsatz im Phloëmkörper „conjugirt“ sein. Beide Einsätze sind gleichwerthig bezüglich ihrer Genesis. Deshalb wäre es nur durch die in die Topographie hineingelegte Anschauung bedingt, wollte man vom Anfang und vom Ende der Balkenreihe sprechen. Solange die Balkenreihe in der Cambiumregion keine Unterbrechung erleidet, hat sie überhaupt kein Ende, sondern nur zwei conjugirte Anfänge. Das Ende wäre in der Cambiumzelle zu suchen. Hier treten nun aber in der That häufig „Enden“ auf. Diese sind natürlich wieder paarig conjugirt. Dem Ende der Balkenreihe im Holze entspricht dann ein Ende im Phloëm. Die ursprünglich ununterbrochene Reihe zeigt also eine Lücke, die mit der fortdauernden Cambiumthätigkeit immer grösser wird. Es empfiehlt sich deshalb, entsprechend dem „Einsatze“ der Reihen, von einem Aussetzen der Balken zu sprechen.

Wann das Aussetzen beginnt, ist nicht zu ermitteln. Im Allgemeinen lässt sich nur behaupten, dass das Aussetzen wohl in jeder Reihe einmal eintritt. Niemals dürfte eine einmal einsetzende Reihe während der ganzen Lebensdauer des Baumes fortwachsen. Die längste Reihe, welche bisher beobachtet wurde, ist vielleicht die von RUSSOW erwähnte, welche sich 10 Jahresringe hindurch verfolgen liess. Wie viel Balken auf dieser Strecke sich der Zahl nach aneinanderschlossen, ist nicht bekannt gegeben. Ich zählte wiederholt bei verschiedenen Coniferen mehr als 100 eine fortlaufende Reihe bildende Balken im Holzkörper, in einigen Fällen einige 130, selbst 150 Balken hintereinander. Viel häufiger aber constatirte ich 50, 60 oder 70 Balken in einer Reihe. Immerhin sind das aber schon lange Balkenreihen. Ausserordentlich häufig schliessen sich nur 20—40 Balken aneinander und endlich kann die Zahl sinken bis auf isolirte Balken. Solche isolirte Balken fand ich vorherrschend bei *Podocarpus Thunbergii*. Ich war schon der Ueberzeugung ziemlich nahe, dass hier

1) Vgl. ERICH SCHMIDT. Ein Beitrag zur Kenntniss der sekundären Markstrahlen. Inaug.-Diss. Freiburg 1890, pag. 6.

überhaupt nur isolirte Balken vorkommen, als ich plötzlich auf eine Reihe von zehn Balken traf.

In manchen Hölzern, besonders bei *Araucaria brasiliana*, findet man häufig zwei Balken in einer Querschnittsebene in zwei benachbarten, einer Radialreihe angehörnden Tracheïden. Vermuthlich hängt dies mit der bekannten Art des Uebertrittes von Zwillingzellen in den Holzkörper zusammen¹⁾.

Es ist aber noch auf einen weiteren Fall aufmerksam zu machen. Es ist keine seltene Erscheinung, dass eine Balkenreihe nach dem ersten Aussetzen wieder von Neuem einsetzt; sie zeigt dann einen secundären Einsatz, dem weiterhin auch ein secundäres Aussetzen folgt. In entsprechender Weise konnte ich auch tertiäre Einsätze und tertiäres Aussetzen beobachten. Weitere Wiederholungen dürften kaum vorkommen. Das primäre Stück der Balkenreihe ist wohl stets dasjenige, welchem die grössere Anzahl der Balken zukommt. Im folgenden Abschnitte ist die Zahl gewöhnlich geringer. Es macht den Eindruck, als erschöpfe sich allmählich die Balkenbildung.

Nach dem Gesagten lassen sich also (einfache und unterbrochene) Balkenreihen, Zwillingsbalken und isolirte Balken unterscheiden.

Eine wesentlich andere Art der Unterbrechung längerer Balkenreihen ergibt sich in den Fällen, wo einzelne Balken durch Ueberdehnung zerrissen werden und dann nur als Stummeln der betreffenden Tangentialwand aufsitzen. Auf diese Erscheinung werde ich an anderer Stelle zurückkommen.

Die vorstehenden Resultate sind aus der Beobachtung von successiven Querschnitten und aus exact geführten Radialschnittserien gewonnen. Weitere Erörterungen morphologischer Art werden sich aber besser so besprechen lassen, dass ich Querschnitte, Radialschnitte und Tangentialschnitte gesondert behandle.

a) Querschnitte durch das balkenführende Holz.

Wählt man zur Auffindung der Balkenreihen auf Querschnitten ein älteres Coniferenholz, so wird man gewöhnlich auf den als typisch erscheinenden Balkenverlauf treffen. Man sieht in den radial geordneten, genetisch als Abkömmlinge einer und derselben Cambiumzelle aufzufassenden Tracheïden die Balken als eine schnurgerade, genau radial gerichtete Reihe sich an einander schliessen. Jeder einzelne Balken durchsetzt das Lumen der Tracheïde etwa in dessen Mitte, sich an die

1) Für *Podocarpus Thunbergii* müsste man demnach theoretisch den Rückschluss machen, dass hier jede Cambiumtochterzelle ungetheilt in das Jungholz resp. in den Jungbast überzutreten pflegt.

Mitte der centrumwärts gelegenen Tangentialwand anheftend und die gegenüberliegende, rindenwärts gelegene Tangentialwand wieder in ihrer Mitte treffend. Genau mit dieser Ansatzstelle correspondirt die Ansatzstelle des nächstfolgenden Balkens in der nächst jüngeren, rindenwärts folgenden Tracheide u. s. f. Dabei lässt sich zunächst keinerlei Beziehung zu den Markstrahlen erkennen. Man findet zwar anscheinend eine Bevorzugung der unmittelbar an einen Markstrahl angrenzenden Tracheiden, so dass die Balkenreihe unmittelbar neben dem Markstrahl verläuft¹⁾. Die Bevorzugung ist aber nur eine Correlationserscheinung; sie beruht darauf, dass relativ viele Markstrahlen dicht neben einander verlaufen und dementsprechend sind relativ viele Balkenreihen den Markstrahlen unmittelbar benachbart. Ein causaler Zusammenhang besteht aber für diese Erscheinung keinesfalls. Man findet die Balkenreihen ebensowohl in der einem Markstrahle zweitbenachbarten Tracheidenreihe, wie auch in jedem anderen zwischen zwei Markstrahlen liegenden radialen Tracheidenzuge.

Abweichungen von dem geschilderten Vorkommen sind nun in verschiedenem Sinne beachtenswerth. So mag hier erwähnt werden, dass in vielen Balkenreihen die geradlinige Anordnung in der Art gestört wird, dass einzelne Balken oder einzelne Balkengruppen eine seitliche Versetzung erfahren. Es rückt die Ansatzstelle eines Balkens der Reihe unvermittelt nach rechts oder links bezüglich der correspondirenden Ansatzstelle des nächst älteren Balkens in der vorangehenden Tracheide. Ist die seitliche Verschiebung nicht beträchtlich, so erklärt sie sich leicht aus einer Lagenänderung der Tracheiden gegen einander. Mir sind aber Fälle bekannt, wo die ganze Balkenreihe einem Zuge der Radialwände hinter einander liegender Tracheiden genähert ist, die Balken durchsetzen also nicht die Mitte der Tracheidenlumina, sondern jeder Balken nähert sich der rechtsseitigen resp. der linksseitigen Radialwand seiner Tracheide. Bei *Araucaria brasiliana* fand ich aber auch den Fall, dass in einer Tracheidenreihe die Balkenreihen streckenweise unmittelbar den linksseitigen Radialwänden genähert verliefen, während sie an anderen Stellen derselben Tracheidenreihe den rechtsseitigen Radialwänden angeschmiegt waren. Dieser Fall dürfte nicht mit der seitlichen Verschiebung der Balken einer Reihe identisch sein, sondern dahin zu erklären sein, dass dieselbe Tracheidenreihe zwei Balkenreihen in nahezu gleicher Höhe führte, deren eine rechts, deren andere links dem Radius folgte. Bei scharfer Einstellung der einen der beiden Reihen trat die andere merklich aus der Weite der deutlichsten Sichtbarkeit heraus.

Viel wichtiger aber sind für das Verständniss der Balkenbildungen

1) Wie es die citirte, im KNY'schen Wandtafeltexte gezeichnete Figur veranschaulicht.

die zahlreich beobachteten Fälle, in welchen die Balkenreihen radial-schiefen Verlauf zeigten. In solchen Fällen sieht man da, wo die Reihe einsetzt, die Balken unmittelbar der einen (der rechten oder der linken) Radialwand der Tracheiden angeschmiegt, so eng, dass zwischen Balken und Radialwand gar keine sichtbare Lücke bleibt, der Balken also mit der Radialwand geradezu verwachsen erscheint: Verfolgt man eine solche Reihe peripheriewärts, so sieht man bald die Balken sich von der Radialwand emancipiren. Man sieht zwischen Balken und Radialwand einen engen Spalt, der im weiteren Verfolg der Reihe immer breiter wird. Der Balken rückt also gleichsam mit seinen Ansatzpunkten mehr auf die Mitte der Tangentialwände der Tracheide über, bis die Reihe endlich „typisch“ verläuft, um dann schliesslich einmal plötzlich auszusetzen. Kehrt man nun, des Vergleiches wegen, an ihren Einsatz zurück, so findet man hier kein plötzliches Auftreten, es macht vielmehr den Eindruck, als ob die ersten Balken markwärts mehr und mehr in die betreffende Radialwand einsinken und sich bis zum völligen Verschwinden abflachen.

Einsatz und Aussetzen der Balkenreihe auf dem Querschnitte vollzieht sich aber nicht immer in der besprochenen Form. Aus unserer oben gegebenen Darstellung ist ja a priori klar, dass man in den Fällen, wo man eine secundär einsetzende Balkenreihe auf dem Querschnitte trifft, den Einsatz mitten auf einer Tangentialwand antreffen wird, besonders dann, wenn das primäre, vielleicht mehrere Jahresringe centrumwärts zu suchende Stück der Balkenreihe mit einem Balken mitten auf der Tangentialwand der betreffenden Tracheide endete.

Einsatz und Aussetzen der Balkenreihen sind aber zweifellos oft von anderen Zellconfigurationen abhängig. Ich fand häufig, namentlich bei *Ginkgo* und *Araucaria brasiliana*, die Balkenreihe gerade da einsetzend, wo zwei Tracheidenreihen peripheriewärts in eine Reihe sich fortsetzen resp. umgekehrt gerade da aussetzend, wo eine Tracheidenreihe sich peripheriewärts in zwei Reihen fortsetzt. Diese Fälle sind für die Genesis der Balkenreihen von besonderer Bedeutung. Doch soll hier auf diese Seite der Balkenfrage noch nicht eingegangen werden. Es soll hier nur auf Fig. 11 unserer Tafel verwiesen werden, wo ein Fall der beschriebenen Art vorzuliegen scheint, der aber noch andere Deutung verlangt. Sein Verständniss erheischt jedoch die Kenntniss der von Radialschnitten gelieferten Bilder. Ehe ich zu diesen übergehe, möchte ich noch auf Fig. 2 verweisen, welche die Balkenbildung in Zwillingstracheiden von *Araucaria brasiliana* darstellt, jedoch mit der Besonderheit, dass die centrumwärts belegene balkenführende Tracheide zwei Balken neben einander führt, von denen aber der rechte einer ein wenig tieferen Einstellungsebene angehörte.

b) Radialschnitte durch das balkenführende Holz.

Das von Radialschnitten durch das balkenführende Holz der Coniferen gelieferte Bild der Balken entspricht in der Mehrzahl der Fälle ganz dem von Querschnitten gelieferten Bilde. Die Balken schneiden die Tracheidenlängswände genau rechtwinklig, traciren also in dem vertical gedachten Stamme oder Zweige eine genau horizontale Reihe. Die Reihe verläuft demgemäss auch genau parallel den Markstrahlen. Gewöhnlich erscheinen dabei die Balken nicht dicker wie auf den Querschnittsbildern.

Bezüglich der Lagenbeziehung zu den Markstrahlen giebt sich aber aus den Radialschnitten noch deutlicher wie aus den Querschnitten zu erkennen, dass Balkenreihen und Markstrahlen in keiner Wechselbeziehung zu einander stehen. Man sieht ja natürlich hin und wieder eine Balkenreihe gerade auf einem (im Schnitte darunter oder darüber liegenden) Markstrahle verlaufen. Viel häufiger aber liegt die Balkenreihe völlig frei vor dem Beschauer und in jedem beliebigen verticalen Abstände von den nächst benachbarten beiden mit ihr parallelen Markstrahlen.

Eine ganz eigenartige Erscheinung, welche wohlgelungene und genügend dünne Radialschnitte erkennen lassen, ist die häufig zu beobachtende Bildung mehrerer Balkenreihen innerhalb derselben Tracheidenschicht. Es erscheint dann jede einzelne Tracheide wie eine Leiter mit ziemlich weit von einander entfernten Sprossen, meist so, dass der Sprossenabstand mehr als eine Sprossenbreite beträgt. In exquisiten Fällen macht der Radialschnitt den Eindruck, als hätte man von Strecke zu Strecke quer zur Längsrichtung der Tracheiden dicke Linien mit Doppelcontour gezogen, um Etagen in den Tracheiden abzugrenzen. Bei *Araucaria brasiliana* fand ich einmal sieben Balkenreihen übereinander in dem Raume zwischen zwei auf einander folgenden Markstrahlen von ziemlich beträchtlichem verticalen Abstände. Eine achte Reihe lag jenseits des einen der Markstrahlen. Ich wage deshalb nicht zu behaupten, dass auch diese Balkenreihe derselben Tracheidenschicht angehörte, obwohl es mir fast gewiss ist. Der Abstand der Reihen von einander ist übrigens nicht der gleiche, obwohl auch Fälle annähernd gleicher Abstände der Balkenreihe vorkommen.

Kommen etagenförmig einander folgende Balkenreihen in derselben Tracheidenschicht auf dem Radialschnitte vor, dann stimmen die Reihen häufig im Einsatze und im Aussetzen überein. Die Reihen bestehen dann aus der gleichen Balkenzahl. Ausnahmen von dieser Regel sind aber keineswegs selten. Es setzen dann irgend welche Reihen, zwischen den längsten, oder oberhalb resp. unterhalb dieser liegend, später ein als die übrigen, enden aber nichts desto weniger doch in derselben peripheriewärts gelegenen Tracheide, in welcher das Aussetzen der

längeren Reihen stattfindet. Dabei ist wiederum nicht der Fall ausgeschlossen, dass eine oder die andere Reihe gleichsam über das Ziel der übrigen Reihen hinauschießt und weiter peripheriewärts erst aussetzt. Am häufigsten fand ich übrigens diese Etagenordnung bei *Araucaria brasiliana*, seltener bei *Ginkgo* und *Pinus Strobus*. Bei *Larix europaea* fand ich zwei derselben Tracheïdensicht angehörige parallele Balkenreihen in dem Holze einer alten Wurzel.

Abweichungen von der geradlinigen Anordnung der Balken kommen auf den Radialschnitten wie auf den Querschnitten vor. Es tritt nicht selten der Fall auf, dass einer oder der andere Balken eine verticale Versetzung erlitten hat. Er liegt also oberhalb oder unterhalb der durch die vorangehenden Balken tracirten Radiallinie. Die Beträchtlichkeit der verticalen Versetzung schwankt natürlich wieder innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Sie kann bei Wiederholung zu treppenartiger Anordnung der Balkenreihe führen, wobei aber hin und wieder eine Stufe der Treppe aufwärts führt.

Eine Beziehung zwischen den oberen und unteren, zugeschärften Tracheïdenenden und den Balkenreihen existirt nicht. Balken können in jeder Region der Tracheïden vorhanden sein, in der mittleren wie an den Enden, ja sie finden sich selbst in der oft unregelmässig gestalteten, von der Längsrichtung der Holzfasern beträchtlich abweichenden Tracheïdenspitze, auch hier genau in der Markstrahlrichtung verlaufend, also der vorderen und hinteren Tangentialwand der Tracheïdenspitze schiefwinkelig sich einfügend.

Sehr eigenthümlich gestalten sich die Radialschnittsbilder in den Fällen, wo zahlreiche isolirte oder Zwillingbalken regellos über das Gesichtsfeld zerstreut auftreten. Solche Fälle zeigt besonders häufig *Araucaria brasiliana*. Die Darstellung derselben mag jedoch an anderer Stelle bildlich gegeben werden.

Von ganz besonderer Bedeutung für die Frage nach der Entstehungsgeschichte der Balken ist die Untersuchung der primären Einsatzstellen der Balkenreihen, wie eine solche in Fig. 1 auf unserer Tafel für *Ginkgo* dargestellt ist. Man sieht da die ersten Balken als breite Platten entwickelt, die peripheriewärts an Höhe abnehmen, um allmählich in die „Normalform“ der Balken (Fig. 1, links) überzuleiten. Die Zahl der plattenförmigen Balken ist dabei sehr wechselnd, ebenso wie ihre Höhe. Die höchsten Platten sah ich bei *Araucaria brasiliana*, wo sie die Tracheïdenbreite etwa drei- bis vier-, ja bis sechsfach überschreiten können. Der „Balken“ schiebt sich hier also wie eine verticale Coulisse in das Lumen der Zellen ein. Uebrigens unterliegt auch die Balkendicke im späteren Verlaufe der Balkenreihe geringerer Schwankung. Namentlich nimmt die Balkendicke in den engen Herbsttracheïden der Hölzer gewöhnlich zu. Es macht den Eindruck, als komme hier die geringere radiale Entwicklung der Dicke zu Gute.

Schliesslich sei bezüglich der Radialschnitte noch auf ein Verhalten aufmerksam gemacht, dass mir anfänglich ganz räthselhaft erschien, bis mir Tangentialschnitte Aufschluss brachten. Man begegnet nämlich häufig beim Einsatz der Balkenreihen mit Platten der eigenartigen Erscheinung, dass die ersten Platten, vielleicht nur eine, dann auch zwei oder drei und mehr, nur eine untere oder obere Grenzlinie erkennen lassen. Es macht den Eindruck, als sei die Platte so hoch, dass ihre zweite Grenzlinie auf dem Präparate nicht mehr vorhanden ist. Dem widerspricht aber oft die tadellose Führung des Schnittes, auch wohl gleichzeitig die Grösse desselben, nicht minder aber die Klarheit, mit welcher die peripheriewärts folgenden, an Höhe abnehmenden Platten ihre obere und untere Grenzlinie erkennen lassen. Zum Verständniss dieses Vorkommnisses denke man sich in Fig. 1 etwa in den zwei oder drei plattenförmigen Balken rechts die obere (oder die untere) Grenzlinie weggenommen. Wir werden weiterhin sehen, worin solche Bilder ihre Erklärung finden. Dieselbe kann nur aus Tangentialschnitten entnommen werden, zu deren Betrachtung ich nunmehr schreite.

c) Tangentialschnitte durch das balkenführende Holz.

Die Untersuchung der Balken auf Tangentialschnitten ist meines Wissens bisher noch nie versucht worden und dennoch ergibt sich aus dieser allein das Verständniss der ganzen Erscheinung. Aus der Combination der Querschnitts- und der Radialschnittsbilder des Holzes lässt sich freilich der Schluss ziehen, dass die Balken annähernd eine kreisförmige Querschnittsform aufweisen müssen, da sie auf beiden Schnittrichtungen dasselbe Aussehen und dieselbe Dicke zu zeigen pflegen. Diese Deduction erweist sich nun durch die Tangentialschnitte in der That im Allgemeinen als richtig. In Fig. 3 habe ich eine Tracheide von *Araucaria brasiliensis* dargestellt, welche bei *a* den Querschnitt eines Balkens zeigt, welcher der mit der Papierebene parallelen Tangentialwand senkrecht aufgesetzt ist; *a* ist also das Bild des Balkens in sogenannter „erster“ Projection. In derselben geben sich die Balken durch ihre eigenartige Lichtbrechung und den kräftigen Schattenhof, den die Gestalt ihrer Anheftungsstelle bedingt, zu erkennen. Schieferschnitte lassen natürlich die Balkenstumpfe wie cylindrische Zapfen erscheinen. Fig. 3 liefert aber zugleich den unumstösslichen Beweis für die wiederholte Balkenbildung innerhalb derselben Tracheide. Es wurde zwar schon bei der Besprechung der Radialschnitte die Etagenordnung von Balkenreihen erwähnt. Ein skeptischer Beurtheiler wird aber zweifellos einwenden können, man sei dabei doch argen Täuschungen ausgesetzt. Eine absolute Sicherheit, dass mehrere Balkenreihen in verschiedenen verticalen Abständen derselben Tracheidenschicht angehören, sei nicht gewährleistet. Es ist wohl möglich, dass dasselbe Bild dadurch entsteht, dass der Radialschnitt mehrere Tracheiden-

schichten zwischen den beiden Schnittflächen einschliesst. Für den von mir beobachteten Fall von 7 resp. 8 Balkenreihen auf einem wohlgeordneten und zarten Radialschnitte würde ich freilich dieses Argument zurückweisen. Es ist nicht recht wohl denkbar, dass der zarte Schnitt 7 resp. 8 Tracheïdenschichten dick ist. Die Tangentialschnitte liefern freilich den directen und deshalb allein unanfechtbaren Beweis¹⁾. In Fig. 3 sind übrigens nur vier kreisrunde Balkenquerschnitte sichtbar. Das betreffende Präparat zeigte aber noch zwei weitere, welche auf der Zeichnung resp. auf der Tafel nicht mehr Platz fanden.

Dass die kreisrunde Querschnittsform aber nicht für alle Balken typisch sein kann, lässt sich schon aus unserer früheren Darstellung ableiten. Die bisher noch von keinem Forscher erwähnten „Platten“ könnten bei ihrer beträchtlichen Höhe doch höchstens die Tracheïdenlumina ausfüllen. Sie wären dann als mehr oder minder mächtige Stopfmassen anzusprechen, wie sie wiederholt von Pollenschläuchen beschrieben worden sind. Wieder aber zeigen die Tangentialschnitte, dass dieses Verhalten nicht vorliegt. Das Bild *b* in Fig. 3 zeigt uns nämlich den Querschnitt eines plattenförmigen Balkens von mittlerer Höhe. Seine Dicke überschreitet nicht die Dicke der auf derselben Figur durch den Schnitt getroffenen Radialwände der Tracheïden (genauer: der beiden aneinanderliegenden, in der Mittellamelle sich vereinigenden Radialwände der beiden benachbarten Tracheïden). Eine viel mächtigere, obwohl nicht dickere Platte stellt Fig. 6 aus einem Tangentialschnitte durch das Holz von *Araucaria brasiliana* dar. Fig. 4 ist dagegen das Querschnittsbild eines aussergewöhnlich kräftigen Balkens, der seiner Höhe nach etwa dem plattenförmigen Balken bei Fig. 3 entspricht. Dass aber nicht immer eine so gleichmässig geebnete oder gerundete Querschnittsfläche den Balken eigen ist, zeigt uns Fig. 5. Dieselbe entspricht einem Balken, welcher auf dem Radialschnitte als breite Platte erscheinen musste, deren Oberfläche aber völlig und gesetzlos uneben sein muss.

Tangentialschnitte erklären uns nun auch den vorerwähnten Fall, dass manche Platten auf dem Radialschnitte keine obere, resp. keine untere Grenze erkennen lassen. Vergleichen wir die Fig. 3 *b* mit Fig. 6 und diese wieder mit *b* in Fig. 7, so wird es nicht zweifelhaft sein, dass *b* in Fig. 7 das Querschnittsbild einer radial gestellten, coulissenartigen Platte von besonderer Höhe darstellt. Diese Platte ist aber bei *c* mit der linksseitigen Radialwand der betreffenden Tracheïde verwachsen. Würde man diese Platte von der rechten Seite her auf dem

1) Wie ich später aus der WINKLER'schen Mittheilung (l. c., pag. 585) ersehen habe, giebt auch dieser Autor für *Araucaria brasiliana* wiederholte Balkenbildung in derselben Tracheïdenschicht nach Radialschnittsbildern an; doch erörtert er nicht die möglichen Bedenken gegen seine Angabe. Tangentialschnitte hat WINKLER nicht zu Rathe gezogen.

Radialschnitte vor sich sehen, so hätte sie nur eine untere Grenze, die obere Grenze vermag sich nicht zu markiren.

Nach diesen Beobachtungsergebnissen liesse sich schon die Frage nach der Entstehung der Balken discutiren, doch empfiehlt es sich, noch vorher auf die wesentlichsten Punkte des feineren Baues der Balken hinzuweisen.

IV. Feinerer Bau der Balken.

Nachdem im Vorangehenden die Vertheilung und die Configuration der Balken im Coniferenholze besprochen worden ist, erübrigt es noch, auf die Morphologie des einzelnen Balkens einzugehen.

Bemerkenswerth ist hier in erster Linie, dass die Balken jeglicher Form (also auch ihre Modification als Platten) auf Querschnitten und Radialschnitten stets mit schwach erweiterten Enden den Tangentialwänden der Zelle angeheftet sind. Die Anheftungsfläche erinnert an eine Art Haftscheibe, von welcher aus sich der Balken gegen seine Mitte hin wie der Schallbecher einer Trompete verjüngt. Gewöhnlich ist die mittlere Balkenpartie von geradlinigen Parallellcontouren begrenzt, entspricht also einem cylindrischen Körper.

Abweichende Balkenformen sind keine Seltenheit. Häufig sind einzelne Balken in der Mitte stark verdünnt, sie entsprechen also zwei kegelförmigen Zapfen, welche sich in der Mitte, auch wohl näher der einen Tangentialwand der Zelle mit ihren Spitzen begegnen. In extremen Fällen ist der Balken wirklich in der Mitte unterbrochen, er besteht also aus zwei getrennten Kegeln mit gemeinsamer Axenlinie. Sind die Kegel sehr kurz, dann bleibt zwischen ihnen ein breiter, freier Raum. Oft ist aber die Bruchstelle des Balkens nahe der einen Tangentialwand zu suchen. Von den beiden Kegeln ist dann der eine gewöhnlich sehr lang, der andere bis zum Verschwinden verkürzt.

Eine zweite Form der Abweichung von der Normalform des Balkens ist dadurch charakterisirt, dass das Mittelstück des Balkens gekrümmt ist. Die Krümmung ist entweder eine solche, deren Radius sich allmählich und continuirlich ändert, beispielsweise so, dass der Balken eine leicht geschwungene S-Form annimmt, oder sie ist eine discontinuirlich wechselnde, der Balken zeigt gesetzlose Hin- und Herbiegungen. Solche Fälle setzen aber eine gewisse Dünne und Länge des Balkens voraus.

Zu den abrupten Formänderungen gehören diejenigen Fälle, in welchen der Balken etwa in seiner Mitte eine geringe Verschiebung seiner Hälften gegeneinander zeigt. Es macht den Eindruck, als habe an der betreffenden Querschnittsebene eine scheuernde Kraft gewirkt. In anderen Fällen möchte man das Vergleichsbild wählen, es habe der Balken an der betreffenden Stelle eine Krampfung erlitten, so dass er einen ringförmigen Krampfwulst aufweist.

Erwähnenswerth ist ferner, dass die Balken zwar im Allgemeinen eine glatte Aussenfläche führen, dass aber doch auch Unebenheiten angetroffen werden. In einigen von mir beobachteten Fällen waren die Balken sogar merklich uneben, sie machten bisweilen selbst den Eindruck, als hätten sie unregelmässige, sehr niedrige, pocken- oder warzenartige, oberflächliche Auswüchse, die einem undeutlichen Krystallsande im Aussehen glichen.

Der innere Bau der Balken ist durchgängig derselbe, obwohl nicht überall in gleicher Deutlichkeit sichtbar. Cylindrische Balken lassen, sofern sie intact geblieben sind, auf den Quer- und Radialschnitten durch das Holz eine äusserst feine, centrale Linie erkennen, welche der mathematischen Axe des Balkens entspricht. Auf Fig. 1 unserer Tafel zeigen die Balken links diese Linie ziemlich deutlich. Eine Schichtung der Balkensubstanz lässt der optische Längsschnitt des Balkens nicht erkennen. Nur hin und wieder markiren sich einzelne Stellen im Balken so, als hätte eine Art Corrosion im Innern stattgefunden.

In diesen Fragen erwies sich von besonderer Bedeutung die Untersuchung der Tangentialschnitte. Cylindrische Balken erscheinen auf solchen (wie in Fig. 3 bei *a*) quer durchschnitten. Man sieht nun die vorher erwähnte dunkle Linie als einen deutlichen, oft tiefschwarzen Punkt. Die dunkle, axile Linie durchzieht also den Balken nach Art eines äusserst feinen, capillaren Kanales. Tangentialschnitte lehren aber zugleich, dass dem Punkte der quergeschnittenen cylindrischen Balken eine mittlere, dunkle Linie in plattenförmigen Balken entspricht, wie sie Fig. 3 bei *b* und Fig. 5 zur Anschauung bringt. Die schmalen Balkenplatten sind also von einem mittleren Spalte durchsetzt, dessen obere und untere Grenzlinie auf dem Flächenbilde solcher Platten, wie sie die Radialschnitte durch das Holz (Fig. 1) bietet, nicht sichtbar sind, weil beide Linien in dem abschattirten Plattenrande liegen.

Gewöhnlich hebt sich auf dem Querschnitte durch die Balken (also auf dem Tangentialschnitte durch das Holz) die äusserste Schicht ihrer Substanz als ein feines Grenzhäutchen ab. Sie dürfte der Innenlamelle der Tracheidenwand entsprechen.

Die eben erörterten Thatsachen lassen sich jedoch unter gewissen Umständen auch auf Radialschnitten, ja selbst auf Querschnitten durch das Holz feststellen, nämlich in den Fällen, wo der Schnitt gerade durch die Balken selbst geführt worden ist¹⁾. Solche Fälle zeigen Fig 11 und 12 unserer Tafel. Es ist hierbei nicht zu verkennen, dass die vom Balken durchsetzte Zelle nahezu dasselbe Bild darbietet, welches zwei durch eine Längs- resp. Querwand geschiedene Zellen liefern.

1) In der grossen Mehrzahl der Fälle liegen ja die Balken unverletzt zwischen den beiden Schnittebenen, durch welche der beobachtete „Schnitt“ gewonnen wurde.

Die den Balken durchsetzende dunkle Mittellinie geht unmittelbar in die seitlich sich anschliessenden, von der Mittellamelle (besser gesagt von der Grenzlamelle zwischen benachbarten Tracheiden) gebildeten Umrisslinie der Tracheide über. Figur 11 stellt dabei den seltenen Fall dar, dass die dunkle Linie geradezu als klaffender, den Balken durchsetzender Spalt auftritt, der sich nach der Peripherie des Stammes beträchtlich erweiterte. Solche Spalten treten natürlich auch bei Längsansichten unverletzter Balken (auf Quer- und Radialschnitten durch das Holz) mit grosser Deutlichkeit hin und wieder hervor. Undeutlich bleiben sie aber wieder dann, wenn sie mit Intercellularsubstanz erfüllt sind, was sogar der häufigere Fall ist. Ich komme auf diesen Punkt noch später zurück.

Für die Charakteristik der Balken soll hier jedoch noch erwähnt werden, dass sie mit Chlorzinkjod, Phloroglucin-Salzsäure, schwefelsaurem Anilin etc. dieselben Farbenreactionen geben, wie die Wände der Zelle, welcher sie angehören. Im Holze sind sie also verholzt.

Die optische Reaction der Balken im Polarisationsmikroskop entspricht ebenfalls der Reaction der Zellwände. Das Elasticitätsellipsoid ist so orientirt, dass die grösste Axe desselben in die Axenrichtung des Balkens fällt, die kleinste Axe in die Richtung des Radius des Balkenquerschnittes. Der Balken verhält sich also so, als ob er in seiner Längsrichtung gezogen worden wäre. Diese Orientirung des Elasticitätsellipsoids giebt übrigens zu einem scharfen Abheben der Balken Veranlassung, wenn man die Schnitte bei gekreuzten Nicols und bei eingeschaltetem Gypsplättchen Roth II (resp. Roth I) beobachtet. Ist der Radialschnitt nicht sehr fein, so wirken nicht nur die die Balken rechtwinkelig schneidenden Theile der Tangentialwände der Tracheiden, sondern auch die in Flächenansicht zur Wirkung kommenden Radialwände derselben. In beiden pflegt die grosse Axe der wirklichen Elasticitätsellipse mit der Längsrichtung der Tracheide identisch zu sein, sie steht also senkrecht zur Richtung der wirklichen Elasticitätsellipse der Balkenmasse. Bei Diagonalstellung des Schnittes sind mithin die Tracheidenwände intensiv gelb, und das gelbe Gesichtsfeld wird von den Balken in Form einer tief dunkelblauen Linie durchsetzt, oder umgekehrt, die Tracheiden lassen das Gesichtsfeld tief blau erscheinen, und mitten hindurch ziehen sich die Balken als intensiv gelbe Linie.

Nach diesen Erörterungen lässt sich die Frage nach der Entstehung der Balken in Angriff nehmen. Ich widme dieser das folgende Kapitel.

V. Entstehung und morphologischer Werth der Balken.

Für die Lösung der Frage nach der Entstehung der Balken drängte sich mir die Erörterung dreier Möglichkeiten auf.

1. Es war zu untersuchen, ob die Balken nicht etwa Ausscheidungs-

producte von Plasmappropfen sind, welche sich aus irgend einem Anlasse in der Cambiumzelle gebildet haben.

2. Es war zu erwägen, ob die Balken nicht etwa ihre Entstehung einer theilweisen Resorption von Tracheidenquerwänden verdanken, mithin den Sprossen bei leiterförmigen Durchbrechungen der Gefäßsquerwände gleichwerthig sind.

3. Es war zu entscheiden, ob die Balkenbildung nicht auf eine Zellwandfaltung zurückzuführen sein möchte.

Jede dieser Möglichkeiten hatte von vornherein ihr „Für“ und „Wider“. Deshalb musste jede neue Beobachtungsthatsache für die Erwägung der drei aufgeführten Fälle verwerthet werden.

Für die Annahme, dass die Balkenbildung ihren Ursprung aus der Anhäufung von Plasmamassen nehmen kann, liesse sich geltend machen, dass Zellwandbildung ja in vielen Fällen mit einer Art Plasmametamorphose verglichen werden kann, Es ist wohl denkbar, dass zunächst ein Plasmappropf die Cambiumzelle an einer Stelle erfüllt, welcher allmählich Cellulosemassen in sich speichert resp. bildet. Physiologisch wäre dabei kein anderer Process zu denken, wie der Process der Wandbildung, den wir allerwärts beobachten, namentlich bei der Zelltheilung. Auch hier bildet sich nach der Kerntheilung eine plasmatische Platte, welche an allen Punkten Cellulose producirt. Ich erinnere ferner an die Wandbildung bei durchschnittenen *Vaucheria*-Schläuchen. Hier markirt sich bei der Regeneration der Kuppe des Schlauches zuerst eine Hyaloplasmaschicht, die fester und fester wird und allmählich Cellulosenatur erkennen lässt. Endlich denkt man sich ja auch die Zellstoffbalken der *Caulerpa* in ähnlicher Weise aus Plasmasträngen hervorgegangen. In allen diesen Fällen liegen freilich andere Configurationen der Celluloseabscheidungen vor. Die schon oben einmal flüchtig erwähnten Cellulosepfropfen, die wiederholt bei Pollenschläuchen beobachtet worden sind ¹⁾, zuletzt von A. TOMASCHEK ²⁾, erinnern aber selbst in ihrer Gestalt lebhaft an die Bilder, welche vielfach die Balken bei *Araucaria brasiliiana* darbieten (vgl. Fig. 12 auf unserer Tafel). Die Cellulosenatur der Pollenschlauchpfropfen ist zwar von DEGAGNY ³⁾, verneint worden, obwohl die Pfpfen mit Chlorzinkjod Blaufärbung geben; doch scheint mir für die Morphologie daraus kein erheblicher Einwand zu erwachsen. Nichts desto weniger habe ich die Meta-

1) STRASBURGER, Bot. Practicum, 1. Aufl., p. 511, ausführlicher in „Befrucht. und Zelltheilung“, p. 22.

2) TOMASCHEK, Ueber die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von *Colchicum autumnale*. Bot. Centralbl. 1889, Nr. 27/28. (Bd. XXXIX, Nr. 1/2), p. 1—5.

3) DEGAGNY, Sur le tube pollinique, son rôle physiologique, réaction nouvelle des dépôts improprement appelés bouchons de cellulose. — Comptes rendus. Paris. 1886, T. CII, p. 230—231.

morphosentheorie, d. h. die Idee, dass die Balken der Coniferen ursprünglich Hyaloplasmastränge darstellen, welche allmählich Cellulose-natur annehmen und schliesslich auch verholzen, ganz fallen lassen. Gründe hierzu sind:

1. Es ist nicht wahrscheinlich, dass Plasmapfropfen sich anders gestalten würden, wie ein stark adhärierender Flüssigkeitstropfen in einer Capillaren. Bei den Coniferentracheiden müsste der Plasmapfropf also oben und unten mit einem concaven Meniscus abschliessen. Dem würde das Bild unserer Balken auf den Radialschnitten durch das Holz wohl entsprechen, nicht aber liesse sich das Querschnittsbild damit einwandlos in Einklang bringen. Man sieht nicht ein, warum der Plasmapfropf nicht das ganze Lumen erfüllen sollte, auf Querschnitten also eine Querscheibe darstellen würde, während die Balken doch ringsum in ihrem mittleren Theile frei sind.

2. Will man die eben angeführten Gründe nicht gegen die Pfpfropfen-natur der Balken anerkennen, so liesse sich doch die Regelmässigkeit der Balkenreihen dadurch gar nicht erklären. Warum sollten die Balken, von wenigen Ausnahmen abgesehen, stets radial gerichtet sein, und dabei in allen Abkömmlingen einer Cambiumzelle in gleicher Höhe liegen. Das Plasma der Cambiumzellen der Coniferen zeigt ja in der Vegetationsperiode lebhafteste Strömung; sollte dabei der Pfpfropf schon in der Cambiumzelle unverrückbar sein?

3. Es ist absolut undenkbar, dass die Balken die von mir so häufig beobachtete Form vertical-radial gestellter Platten annehmen, wenn sie im Cambium als Plasmapfropf angelegt werden.

3. Niemals habe ich in den Cambiumzellen die Pfpfropfenform direct beobachten können. Auch in den Cambiumzellen sind die Balken ringsum frei. Diese Thatsache begegnet dem Einwande, dass die Balkenform etwa erst einer secundären Gestaltänderung des Pfpfropfens aus zäh flüssiger Masse ihren Ursprung verdankt und etwa während der Periode der radialen Streckung der aus dem Cambium gebildeten Elemente zum Vorschein kommt¹⁾.

Für die Annahme, dass die Balken der Coniferentracheiden etwa leiterartigen Querwanddurchbrechungen entsprechen, die nur die Besonderheit an sich tragen, dass jede dieser Leitern nur eine Sprosse zu haben pflegt, konnte die Thatsache angeführt werden, dass man in allen Coniferenhölzern einzelne Tracheiden bezw. Tracheidenreihen findet, welche nicht prosenchymatisch sich zwischen die übrigen einschieben, sondern deren Enden nach Art von Parenchymzellen abgestutzt sind und mit der oben resp. unten sich anschliessenden, ebenfalls abgestutzten Tracheide gewöhnlich durch behöfte Tüpfel in Ver-

1) Ich gehe hier nicht darauf ein, wie man sich diese Gestaltänderung als physikalisch nothwendig denken könnte.

bindung stehen. Einen solchen Fall zeigt Fig. 7 unserer Tafel bei *a*. Tritt in solcher Querwand eine leiterförmige Perforation auf, dann bleibt für die Bildung vieler Sprossen kein Raum. Erfahrungsmässig sind ja bei leiterförmig durchbrochenen Gefässen um so mehr Sprossen an jeder Leiter vorhanden, je schiefer die Gefässglieder ihre ursprüngliche Querwand gestellt hatten, d. h. je mehr die Gefässglieder Prosenchymelementen entsprechen.

Ein zweiter Grund waren mir für die Ansicht, die Balken seien leiterförmigen Querwanddurchbrechungen gleichwerthig, wiederholte (namentlich bei *Ginkgo*) beobachtete Fälle, in welchen eine Balkenreihe mit ihrem Einsatze sich an die oberen resp. unteren Enden vorangehender Tracheiden desselben radialen Zuges anschliesst. Auf diesen Punkt speciell gerichtete Untersuchungen legten aber unzweideutig klar, dass in solchen Vorkommnissen reine Zufälligkeiten zu erblicken sind.

Gegen die „Perforationstheorie“ sprechen aber wieder die Balkenbilder im Cambium und die Plattenform einzelner Balken. Die Platten stehen ja oft absolut radial, nicht tangential schief. Ein Bild, wie Fig. 3 unserer Tafel, würde viel eher mit einer theilweisen Resorption einer Tracheidenradialwand harmoniren, wenn überhaupt derartige Vorkommnisse bekannt wären. Schliesslich ist es aber überhaupt nicht recht wahrscheinlich, dass Perforationen der Tracheiden bei den Coniferen vorkommen, weil ja damit der Tracheidencharacter ganz verloren gehen würde, es lägen dann tracheidenähnliche Gefässe vor. Normale Gefässbildungen sind aber den Coniferen (wenigstens im secundären Holze) etwas durchaus Fremdes.

Es blieb nun nur noch die letzte Möglichkeit zu erörtern übrig, ob etwa Faltenbildungen der Cambiumzellen im Spiele sind. Es wären solche Erscheinungen vor Allem für Coniferen nichts Fremdartiges. In den Nadeln der Abietineen sind bekanntlich sehr charakteristische Membranfaltungen in den chlorophyllreichen Zellen des Assimilationsgewebes allgemein verbreitet, und auch die stark gekrümmten Tracheiden des Transfusionsgewebes neigen zur Faltenbildung. Faltenbildung beobachtet man aber auch sehr häufig an den Tracheidenenden in allen Coniferenhölzern, sobald die Tracheiden so eingekeilt verlaufen, dass ihre durch Spitzenwachsthum ausgezeichneten Enden auf unüberwindliche Widerstände stossen. Dieser Fall tritt sehr gewöhnlich dann ein, wenn eine Tracheide von unten resp. von oben her mit ihrem Ende direct auf die Kantenzellen der Markstrahlen stösst. In den meisten Fällen wird freilich die Faltenbildung der Tracheiden dadurch vermieden, dass die Wände geschlängelt verlaufen. Es vertheilt sich also die Falte gleichsam auf eine längere Strecke dadurch, dass an ihrer Stelle mehrere oder viele Wellenberge und Wellenthäler erscheinen,

welche um so flacher sind, je grösser ihre Zahl ist und je weniger energisch die faltenbildende Kraft wirkte.

Denken wir uns nun auf der Radialwand einer Cambiumzelle eine in das Lumen vordringende Falte, welche bei der wiederholten Tangentialtheilung immer kräftiger hervortritt, so wird sie ein Hemmniss für den an der Radialwand auf- oder absteigenden Plasmastrom bilden. Dieses Hemmniss fällt aber, wenn der Faltenansatz allmählich resorbirt wird. Es muss dann zwischen der Faltenkante und ihrer Basis eine Durchbrechung eintreten, der Faltenrest wird zu einem die Cambiumzelle durchsetzenden Balken bezw. zu einer Platte. Es wird aber damit zugleich verständlich, dass dann die Falten bezw. die Querbalken in derselben Höhe, auf demselben Radius hinter einander liegen müssen: sie bilden eine fortlaufende radial gerichtete Reihe. Kommen in dieser Versetzungen in seitlicher oder verticaler Richtung vor, so ist das die Folge secundärer Wachstumserscheinungen, welche man mit KRABBE als Gleiterscheinungen der Jungholz- bezw. Jungbastelemente erklären wird.

Der Uebergang einer Falte zum Balken ist bereits ein Resorptionsvorgang, durch welchen die Falte theilweise beseitigt wird. Gelingt es später der Cambiumzelle den Faltenrest, also den Balken auch noch aus dem Wege zu räumen, was einer fortschreitenden Resorption gleichkommt, dann wird das Aussetzen der Balkenreihe die nothwendige Folge sein, die Jungholz- bezw. Jungbastelemente können sich also fortan wieder in normaler Weise ohne Balken ausbilden.

Ich würde jedoch die vorgetragene Ansicht nicht geäussert haben, wenn ich mich nicht auf Thatsachen hätte stützen können, deren Kenntniss übrigens die Ansicht erst erwachsen liess. Ich verweise in erster Linie auf Fig. 7 meiner Tafel. In dieser zeigt die Tracheide links eine ausnahmsweise grosse Falte *b*, welche bei *c* mit der Radialwand der Tracheide verbunden ist. Träte hier eine Resorption ein, so würde ein Bild wie Fig. 5 entstehen, aus welchem durch einfaches Verkürzen der Falte die Balkenformen in Fig. 3 (*b*, resp. *a*) abzuleiten sind. (Die Falte *b* in Fig. 7 erklärt, wie auf S. 35 bereits bemerkt wurde, den früher erwähnten Fall, dass auf Radialschnitten plattenförmige Balken (wie in Fig. 1 rechts) sichtbar sind, denen aber die obere bezw. die untere Grenze fehlt.)

Die Faltennatur der Balken steht aber auch mit der Tangentialansicht und dem feineren Aufbau der Balken in Einklang. Die Falte *b* in Fig. 7 führt natürlich einen als Contactfläche erscheinenden, ihre Mitte durchziehenden Spalt. Derselbe erscheint in Fig. 5 als mittlere, dunkle Linie, ebenso in Fig. 3 bei *b*, und in den cylindrischen Balken (Fig. 3, *a*) verkürzt er sich auf einen Punkt, welcher die Projection einer radial verlaufenden Linie ist, auf welche schon an früherer Stelle von mir hingewiesen worden ist.

Klafft nun einmal die Spalte wirklich wie ein Interellularraum auseinander, dann entstehen jene oben erwähnten Balken mit innerem Hohlraume. Fig. 11 stellt ein solches Vorkommniß auf einem Querschnitte dar.

Besonders eingehend habe ich die Faltenbildung und die darauf zurückzuführende Balkenbildung bei *Araucaria brasiliana* verfolgt. Hier kommen Falten von riesigen Dimensionen vor, an denen auch noch andere Erscheinungen bemerkenswerth sind. Sehr einfache Fälle veranschaulicht Fig. 8. Hier vertheilt sich die Faltenbildung auf eine lange Strecke und löst sich deshalb in die Wellenform auf. Die kleinste Wellenfalte ist *a*, danach folgen mit wachsender Grösse die Falten *b*, *c* und *d*. Die Radialwand der Tracheide erscheint also auf dem vorliegenden Tangentialschnitte wie der Profildurchschnitt einer Gebirgskette. Die Falte *d* ist aber an ihrem Ende schon zurückgekrümmt, gleichsam unterminirt. Fig. 9 stellt eine ganz ähnliche faltenartige Auftreibung einer Radialwand einer Tracheide in unmittelbarem Anschluss an die Kantenzelle eines Markstrahles dar.

Eine sehr merkwürdig gestaltete Falte zeigt Fig. 10. Ihre Bildung wird man im Vergleiche mit der Falte *d* in Fig. 8 wohl verstehen. Mit der Radialwand der Tracheide steht sie durch eine breite Brücke in Verbindung. Wäre diese durch Resorption vernichtet, dann würde eine Balkenform resultiren, die in Fig. 6 ihr Analogon findet und durch weitere Reduction in Formen wie Fig. 4 übergeht. In den ausserordentlich langen Tracheiden von *Araucaria brasiliana* habe ich alle Uebergangsformen von Fig. 8 zu Fig. 10, Fig. 6 und 4 beobachtet. Fig. 8, 9, 10, 6 und 4 sind einer Tracheide entnommen, von welcher noch andere Falten von mir gezeichnet worden sind, die auf der Tafel nicht wiedergegeben sind.

Es ist hier noch auf einen Unterschied hinzuweisen. Die Riesenfalten in Fig. 8, 9 und 10 sind dadurch von der Falte *b* in Fig. 7 verschieden, dass in ihnen grosse Mengen der Intercellularsubstanz gespeichert sind, die in *b* in Fig. 7 ganz fehlt. Dieser Unterschied kommt natürlich auch in den quergeschnittenen Balken zur Geltung. Man vergleiche nach dieser Richtung die Balken in Fig. 3 und 5 mit den Balken in Fig. 4 und 6. Dass solche Unterschiede vorkommen, kann nicht befremden, weil sie auch im Holze gar nicht selten zu beobachten sind. Für gewöhnlich zeigt das Coniferenholz besonders reichliche Entwicklung der Intercellularsubstanz in den Zwickeln, wo die Tracheiden mit ihren Kanten zusammenstossen. Nicht selten aber findet man diese Zwickel als luftführende Intercellularen entwickelt. Besonders auffällig war mir diese Erscheinung bei *Ginkgo biloba* und *Podocarpus Thunbergii*. Für *Araucaria brasiliana* stellt Fig. 11 diese Erscheinung dar. Der Interellularraum ist an der rechtsunteren Ecke der vom Balken durchsetzten Zelle sehr deutlich entwickelt.

Auf Grund dieser Beobachtungen glaube ich die Behauptungen aufstellen zu können:

1. Die SANIO'schen Balken nehmen ihren Ursprung in Faltenbildungen der Radialwände der Cambiumzellen.

2. Die Ueberführung der Falten in die Platten- und Balkenform beruht auf theilweiser Resorption.

3. Das Aussetzen der Balken ist die Folge totaler Resorption der Balkenanlage in den Cambiumzellen.

Von besonderem Interesse ist nun noch die Erörterung

VI. Ueber die mechanische Bedeutung der Sanio'schen Balken.

In der vorangehenden Darstellung ist der Nachweis zu erbringen versucht worden, welche Ursachen die Balkenbildung in den Cambiumzellen bedingen. Ich suchte den Anlass in dem Widerstande, den die Cambiumzellen in dem Bestreben erfahren, sich in der Längsrichtung auszudehnen, eine Erscheinung, welche sich in erhöhtem Maasse bei den Jungholz- und Jungbastelementen ausprägt. Der mechanische Widerstand ist aber wieder nur die Folge des geförderten Membranwachsthumes, das natürlich wieder auf die uns verschlossenen Probleme der Protoplasmathätigkeit führt. Untersuchungen nach dieser Richtung sind also nutzlos. Dagegen ist es uns möglich, die Bedeutung der einmal vorhandenen Balken nach mechanischen Gesichtspunkten zu erörtern. Ich will mich jedoch in dieser Mittheilung kurz fassen. Ich bin der Ansicht:

1. So lange die balkenführenden Elemente in ihrer Entwicklung begriffen sind, sind die Balken einem radialen Zuge ausgesetzt¹⁾. Jeder Balken wird also in seiner Längsrichtung gedehnt. Die Dehnung ist die nothwendige Folge der radialen Streckung der vom Cambium abgeschiedenen Elemente. Uebrigens ist dabei nicht ausgeschlossen, dass auch ältere, in Dauerzustand übergegangene Elemente durch Deformationen ganzer Gewebecomplexe eine mit radialer Streckung verbundene Formänderung erleiden. Auch in diesem Falle werden die Balken auf Dehnung in Anspruch genommen.

Die Inanspruchnahme der Balken auf Zugwirkung spricht sich aus in ihrer Gestalt, besonders in ihren trompetenartig verbreiterten Ansatzstücken an die Tangentialwände des betreffenden Elementes; ferner in dem oft zu beobachtenden Zerreißen der Balken, das entweder in der Mitte oder nahe den Ansatzstellen eintritt²⁾. Besonders kräftige Balken bewirken während der Periode der Radialstreckung der Elemente häufig eine Verengung des Zelllumens, also eine Concavität der Aussen-

1) „Radial“ bezüglich des Organes.

2) Natürlich an dem Punkte, wo die Zugfestigkeit am geringsten ist oder wird.

seite der beiden Tangentialwände der betreffenden Zelle, wie es Fig. 12 veranschaulicht. Diese Erscheinung kann bei längeren Balkenreihen nur an der Einsatzstelle, auch wohl an dem Punkte des Aussetzens auftreten, da innerhalb der Reihe selbst jeder vorhergehende Balken die Wirkung des folgenden compensirt. Die Wand zwischen beiden bleibt gerade. Versetzung einzelner Balken der Reihe in horizontaler oder verticaler Richtung kann natürlich in der Wirkung auf die Richtung der balkentragenden Wand einem Einsatze gleichkommen.

2. Nach erfolgter Radialstreckung der balkenführenden Elemente können die Balken auf Druckwirkungen in Anspruch genommen werden. Der Druck ist entweder als die Folge von Gewebedeformationen anzusehen, bei welchen die radial gestreckten Elemente in radialer Richtung verkürzt werden, oder er ist die unmittelbare Folge der Rindenspannung. Für die Druckwirkung sind die Balken irrationell gebaut, weil sie in der Mitte am schwächsten sind¹⁾. Man beobachtet daher bei vielen Balken die früher erwähnten Krümmungen und Druckerscheinungen.

Ich füge hinzu noch einige

Schlussbemerkungen.

Aus unseren obigen Darstellungen geht bereits hervor, dass die Balkenbildung nicht ein ausschliesslicher Character der Tracheiden sein kann, weil sich die Balken durch die neutralen Cambiumzellen bis in das Phloëm fortsetzen. Balken sind also insbesondere auch den Siebröhren der Coniferen eigen. Da aber aus den Cambiumzellen jede Form der Dauerzellen im Xylem und Phloëm hervorgehen kann, so ist es nicht überraschend, dass man Balkenreihen auch durch das Holz- und Phloëmparenchym hindurchgehen sieht. Holzparenchym ist freilich nicht in allen Coniferen in erheblicher Menge entwickelt. Wo es aber vorhanden ist, zeigt es in der That die Balken. Ich konnte diesen Befund feststellen für das Holzparenchym von *Podocarpus Thunbergii* und *Araucaria brasiliana*.

Wie sich die Elemente der Dicotylen bezüglich der Balkenbildung verhalten, bedarf noch näheren Studiums. Ich habe dasselbe für *Hippophaë* bereits begonnen²⁾.

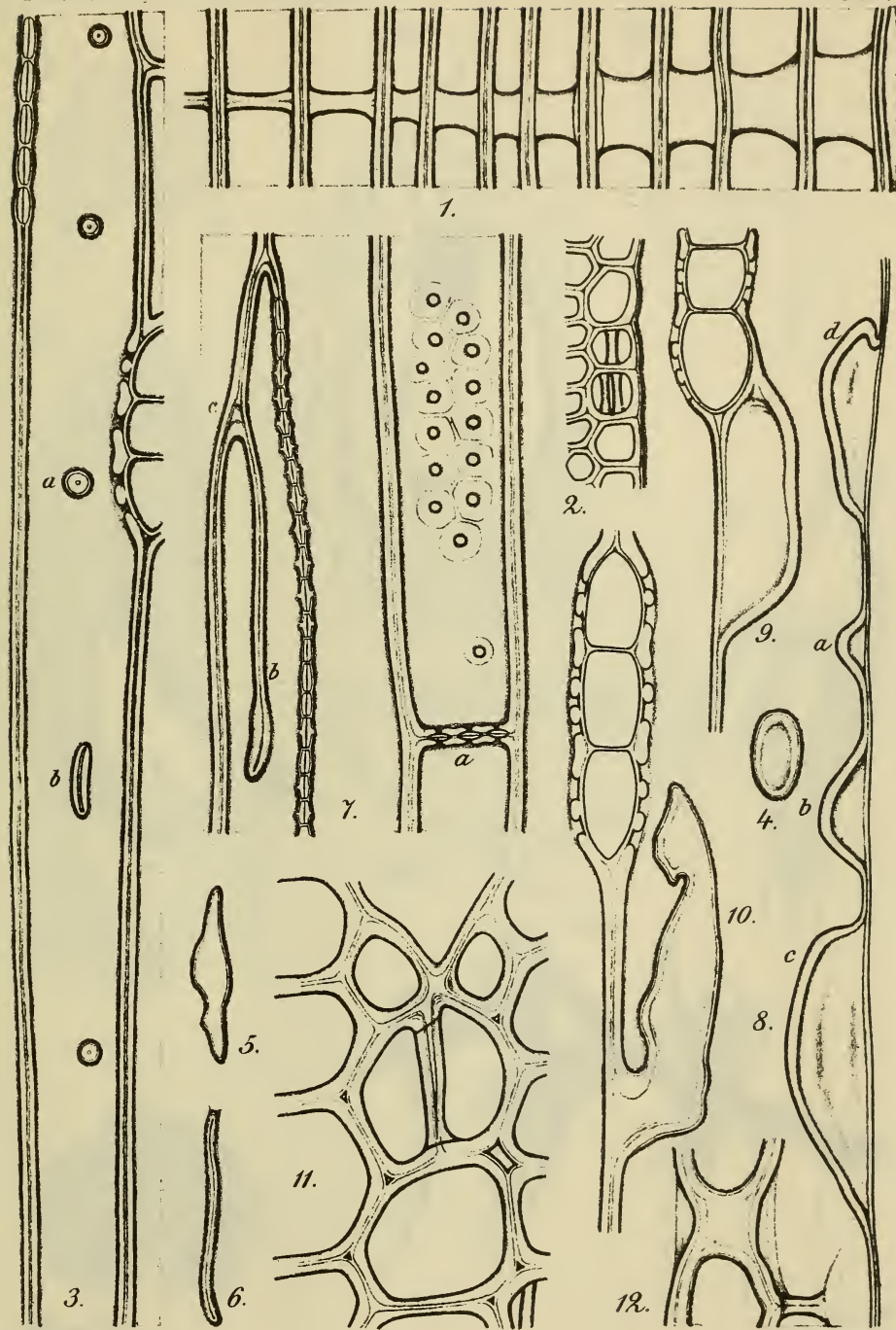
Berlin, Pflanzenphysiolog. Institut der Universität und
bot. Institut der Kgl. landwirthsch. Hochschule.

1) Bekanntlich sind die Trägersäulen in der Mitte am stärksten und verjüngen sich nach den Enden zu.

2) Während der Drucklegung dieser Arbeit zeigte mir Herr Prof. KNY ein neuerdings von ihm hergestelltes Präparat von *Tilia*, in welchem auf einem Radialschnitte SANIO'sche Balken durch mehrere Libriformzellen und ein ziemlich weites Gefäss hindurchgehen.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Balkenreihe auf einem Radialschnitte durch das Holz von *Ginkgo biloba* L. Die Reihe setzt rechts mit ziemlich breiten Platten ein, welche peripheriewärts in die normale Balkenform übergehen. Vergr. 310:1.
- „ 2. Balkengruppe auf einem Querschnitte durch das Holz von *Araucaria brasiliana* Lamb. Die beiden in der unteren, markwärts gelegenen Tracheide entwickelten Balken stehen nahezu in einer Ebene. Nach der Rindenseite hin schliesst sich in der benachbarten Tracheide ein einzelner Balken an. Vergr. 140:1.
- „ 3. Wiederholte Balkenbildung in derselben Tracheide von *Araucaria brasiliana*, auf dem Tangentialschnitte beobachtet. Die Balken sind zumeist cylindrisch (a), einer derselben (b) ist plattenförmig entwickelt. Vergr. 310:1.
- „ 4. Balkenquerschnitt auf einem Tangentialschnitte durch das Holz von *Araucaria brasiliana*. Der Balken ist ungewöhnlich kräftig. Vergr. 310:1.
- „ 5. Balkenquerschnitt wie Fig. 4, durch einen plattenförmigen Balken. Vergr. 310:1.
- „ 6. Balkenquerschnitt wie in Fig. 3 resp. 4 und 5. Der Balken ist als vertical gestellte Platte entwickelt, die mehr als die doppelte Höhe der höchsten Platte in Fig. 1 hat. Vergr. 310:1.
- „ 7. Tangentialschnitt durch das Holz von *Araucaria brasiliana*. Die Tracheiden rechts zeigen Tüpfelgruppen auf den Tangentialwänden und stossen bei a mit gerader, mit drei behöften Tüpfeln versehener Querwand auf einander. Die Tracheide links zeigt einen plattenförmigen Balken, dessen oberes Ende bei c jedoch mit der Radialwand der Tracheide in Zusammenhang steht. Auf dem Radialschnitte würde die Platte als ein Balken ohne obere Grenze erscheinen. Vergr. 310:1.
- „ 8. Tangentialschnitt durch die Wand zweier benachbarten Tracheiden von *Araucaria brasiliana*. Die Wand rechts ist faltenlos geblieben, die ihr anliegende Wand links hat wiederholt und verschieden grosse Falten (a—d) gebildet. Die dadurch gebildeten Aussackungen sind mit Intercellularsubstanz erfüllt. Vergr. 310:1.
- „ 9. Faltenbildung und Aussackung einer Tracheide wie in Fig 8, in unmittelbarem Contact mit einem Markstrahle. Vergr. 310:1.
- „ 10. Faltenbildung und Aussackung einer Tracheide unterhalb eines Markstrahles im Holze von *Araucaria brasiliana*. Die Falte ist sehr eigenthümlich contourirt; mit der Tracheidenwand erscheint sie durch eine Brücke verbunden. Vergr. 310:1.
- „ 11. Ein isolirter, in der Mitte gespaltenen Balken in einer quer durchschnittenen Tracheide von *Araucaria brasiliana*. Vergr. 310;1.
- „ 12. Zwei Balken in benachbarten Tracheiden von *Araucaria brasiliana*. Der Balken links ist plattenförmig und wurde im Radialschnitte halbirt. Der Balken zeigt die Normalform, steht aber radial schief, so dass seine Anheftung an der Wand rechts perspectivisch sichtbar ist. Die Balken veranlassen eine concave Ausbuchtung in den Nachbartracheiden. Vergr. 310:1.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Carl

Artikel/Article: [Ueber die Balken in den Holzelementen der Coniferen.
1017-1046](#)