

tet. Diss. Berlin 1891. - 64. RIKLI, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen, in Pringsh. Jahrb. XXVII, 1897. - 65. RUDOLPH, Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter, in Sitzungsber. Akad. Wien Abt. I, CXX, 1911. - 66. RUHLAND, Eriocaulaceae in ENGLERS Pflanzenreich 13, 1903. - 67. RYWOSCH, Über die Palissadenzellen, in Ber. D. bot. Ges. XXV, 1907. - 68. RYWOSCH, Beiträge zur Anatomie des Chlorophyllgewebes, Zeitschr. f. Bot. 1912. - 69. SAUVAGEAU, Sur les feuilles de quelques Monocotylédonées aquatiques, Ann. Sc. Nat. 7. ser. XIII, 1891. - 70. SCHARF, Beiträge zur Anatomie der Hypoxideen u. einiger verwandter Pflanzen, Bot. Zentralbl. LII, 1892. - 71. SCHENCK, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886. - 72. SCHLICKUM, Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kofyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotyledonen. Diss. Marburg 1895. - 73. SCHMID, G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen, Flora XIV, 1912. - 74. SCHMIDT, Über den Blattbau einiger xerophiler Liliifloren, Bot. Zentralbl. LXVII, 1891. - 75. SCHRÖDINGER, Das Laubblatt der Ranunculaceen, Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien VIII, 1914. - 76. SCHULZE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen etc. in Englers Jahrb. XVII, 1893. - 77. SCHUMANN, Musaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 1, 1900. - 78. SCHUSTER, Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylehblattes, in Ber. D. bot. Ges. XXVIII, 1910. - 79. SOLEREDER, Syst.-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen, in Beih. Bot. Zentralbl. XXX, 1, 1913. - 80. SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. - 81. STAHL, Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. 1883. - 82. STAHL, Der Sinn der Mykorrhizenbildung, in Pringsh. Jahrb. XXXIV, 1900. - 83. SUESSENGUTH, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen, in Beih. bot. Zentralbl. XXXVIII, 2, 1920. - 84. TOMINSKI, Die Anatomie des Orchideenblattes in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Diss. Berlin 1905. - 85. TRUMPKE, Beiträge zur Anatomie der sukkulenten Euphorbiaceen. Diss. Breslau 1914. - 86. WARBURG, Pandanaceae, in ENGLERS Pflanzenreich 3, 1900. - 87. WIESNER und BAER, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Agave-Blattes, in Sitzungsber. Akad. Wien 1. Abt. CXXLII 1914. - 88. WOLLENWEBER, Vergleichende Anatomie der Schwimmblätter. Diss. Bonn 1897. - 89. ZWEIFELT, Vergleichende Anatomie der Asparagoideae etc. in Denkschr. Akad. Wien LXXXVIII, 1912.

Zur Frage der Harzbildung

bei den Umbelliferen-, Compositen- und Araliaceenwurzeln.

Von ADALBERT MOENIKES (Münster).

I. EINLEITUNG.

Die Theorie TSCHIRCHs von der "resinogenen Schicht", dem "Laboratorium" der Sekretbildung in den Harzkanälen und andern Sekretbehältern, die seit 1893 von ihm und seinen Schülern ausgearbeitet und immer mehr erweitert worden war (Literatur vergl. HANNIG 1922), hatte im allgemeinen in der botanischen Literatur wenig Anerkennung gefunden. Trotzdem waren die mikroskopischen Beobachtungen, die jener Theorie zugrunde lagen, bis zum vergangenem Jahre nur *e i n m a l* einer kurzen Nachprüfung unterzogen worden. SCHWABACH (1899) hatte die Coniferen-Nadeln, eines der auch von TSCHIRCH behandelten Objekte, untersucht, hatte aber keine resinogene Schicht finden können und im Gegensatz zu TSCHIRCH angegeben, Harztröpfchen *i n n e r h a l b* der Epithelzellen gefunden zu haben. Nachdem TSCHIRCH (1901) die Angaben aufs schärfste bestritten hatte, zeigten in eingehenden Untersuchungen HANNIG (1922) und FRANCK (1923) ebenfalls, dass in den Harzgängen der Nadeln sowie der Rinde und des Holzes der Coniferen einerseits keinerlei Schleimbelag vorkomme, der als resinogene Schicht angesprochen werden könnte,

und dass andererseits auf dem Protoplasten der Epithelzellen sich grössere Harztropfen ansammeln, dass also das Sekret schon *i n n e r h a l b* der Epithelzellen, nicht erst im Sekretbehälter ausgeschieden wird. Niemand, der die Präparate mit den auffallenden Harzmassen bei den Coniferen gesehen hat, würde zweifeln, dass die Epithelzellen selber die Bildungsstätten des Sekrets sind.

Wie früher TSCHIRCH (1901) schon gegen SCHWABACH den Einwurf erhoben hatte, dass, wenn überhaupt Tröpfchen in den Epithelzellen vorkämen, diese kein Harz, sondern fettes Öl seien, so wendet er sich in einem Vortrag auf der Naturforscherversammlung in Leipzig 1922 "über die Wachs-, Harz- und Farbstoffbildung bei den Cocciden. Aufbau und Abbau des Staklack" auch gegen die Untersuchungen von HANNIG: "Nachdem ich in Verbindung mit zahlreichen Mitarbeitern gezeigt hatte, dass die definitive Harzsekretbildung bei den Pflanzen mit schizogenen Sekretbehältern u. Drüsenhaaren nicht in den sezernierenden Zellen, sondern erst im Sekretraum erfolgt, habe ich mich also erneut der Harzbildung bei den Tieren zugewendet. Denn die Einwände, die HANNIG kürzlich gegen meine Harzbildungstheorie bei den Pflanzen erhoben hat, sind unberechtigt. Das, was HANNIG aus den sezernierenden Zellen austreten und die Membran durchdringen sah, waren nicht die Sekrete, sondern die sekretogenen Substanzen, die ja dem schliesslich entstehenden Sekret nahestehen werden, aber nicht mit diesem identisch sind. Die sekretogene Schicht ist bei den Coniferen sehr zart. Viel besser eignen sich zur Lösung der Frage die Umbelliferen-Kanäle".

TSCHIRCH gibt hier zu, dass in den Epithelzellen *s e k r e t a r t i g e* Substanzen auftreten, hält also die Theorie, dass die sekretogene Schicht das "Laboratorium" der Harzbildung sei, selbst nicht mehr ganz aufrecht. Es könnte jetzt die resinogene Schicht höchstens noch die Aufgabe haben, die "harzartigen" Substanzen in das eigentliche Harz umzuwandeln. Die wesentliche chemische Leistung, die Bildung der dem Sekret nahe stehenden Substanzen, fielen also dem Cytoplasma zu, und die Schleimschicht würde dann erst ein zweites Laboratorium sein, in dem jene Substanzen noch etwas umgewandelt würden. Darauf, dass HANNIG nachgewiesen hat, dass überhaupt keine solche Schleimschicht vorhanden sei, geht TSCHIRCH nicht ein, sondern wiederholt nur, dass diese bei den Coniferen sehr zart sei und nur bei den Umbelliferen so ausgebildet werde, dass die Harzbildung sich in ihr verfolgen lasse.

Die nachstehenden Untersuchungen, die Oktober 1921, also vor dem Erscheinen von TSCHIRCHs Mitteilung begonnen waren, hatten absichtlich die Umbelliferen und Compositen zum Gegenstand der Beobachtung gemacht, da TSCHIRCH schon früher (1906) betont hat, dass hier der Entwicklungsvorgang am besten zu verfolgen sei. Es wird sich nun im folgenden zeigen, dass auch die Umbelliferen, Compositen u. Araliaceen keinen Anhalt für die Theorie TSCHIRCHs bieten, sondern dass auch hier das Sekret *i n n e r h a l b* der Epithelzellen gebildet wird. Um dem Haupteinwand TSCHIRCHs, dass etwa in den Epithelzellen auftretende Harztropfen nicht mit dem Inhalt des Harzkanals identisch seien, von vorn herein die Spitze abzubreaken, wandte ich bei meinen Untersuchungen alle verfügbaren Mittel an, um diese beiden Sekretstoffe möglichst scharf miteinander vergleichen zu können. Ein eigentliches Harz-Reagens besteht ja bekanntlich nicht; es blieb also nichts anderes übrig, als die auch von HANNIG und FRANCK angewandte Methode des mikrochemischen Vergleichs der Sekrettröpfchen in den Epithelzellen mit den Sekretmassen in den eigentlichen Sekretbehältern. Die mikrochemischen Untersuchungen wurden mit der grössten Sorgfalt ausgeführt und die Beobachtungen stets auf längere Zeit ausgedehnt, sodass, wie es scheint, ein Einwand gegen die festgestellten Ergebnisse nicht mehr möglich ist.

Die Arbeit wurde im Botanischen Institut Münster i.W. unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. HANNIG ausgeführt, und ihm sowie Herrn Prof. Dr. BENECKE spreche ich für ihr Interesse und ihre Unterstützung auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

II. MATERIAL UND UNTERSUCHUNGSMETHODE.

Aus den von mir untersuchten Pflanzenfamilien wählte ich solche Pflanzen aus, die entweder von TSCHIRCH und seinen Schülern selbst untersucht worden waren, oder durch die Grösse und Übersichtlichkeit ihrer Harzkanäle besonders geeignet erschienen. So benützte ich für meine Untersuchungen von den Umbelliferen ebenso wie TSCHIRCH *Angelica officinalis*, *Levisticum officinale* und *Pimpinella Saxifraga*. Ausser bei diesen Arten fand ich die Verhältnisse bei *Anthriscus silvestris* sehr günstig. - Bei den Compositen untersuchte ich die Harzbildung in den Wurzeln von *Artemisia vulgaris* und *Inula Helentum* und in dem Rhizom von *Arnica montana* (alle drei von TSCHIRCH untersucht); bei den Araliaceen in der Wurzel von *Hedera Helix*.

Da in den frischen Wurzeln das Harz leicht durch die Präparation verschmiert wird, so war es geboten, mit fixiertem Material zu beginnen. TSCHIRCH hatte zur Härtung des Harzbalsams deshalb die Pflanzenteile getrocknet, indem er sie unter langsamer Temperatursteigerung bis 100° so lange im Thermostaten erhitze, bis das Harz in den Gängen fest geworden war (1906, p. 1119).

Ich benützte auch zuerst diese Methode, fand jedoch, dass bei noch so langsamer Temperatursteigerung z.B. innerhalb 24 Stunden, doch stets eine Schrumpfung des Gewebes eintrat, sodass das Material eine klare Beobachtung der Harzbildung nicht gestattete. Auch die Fixierung mit Kupferazetat von FRANCHIMONT, die HANNIG und FRANCK angewandt hatten, leistete mir keine Dienste, da dies Reagens das Harz zu langsam härtet und färbt. Zwar bewirkte die von HANNIG abgeänderte Methode, Fixierung des Harzes mit einer Mischung von gleichen Teilen 1% Chromsäure u. gesättigter Kupferazetatlösung, eine schnellere Härtung des Harzes, aber doch konnte ich nach drei Monaten an den Umbelliferenwurzeln, die ich auf diese Weise zu fixieren und zu färben versuchte, noch keine grüne Färbung feststellen. Es färbten sich nämlich, wie TSCHIRCH hervorgehoben hat, nicht alle Harze, sondern nur besondere Gruppen von Harzen, mit Kupferazetat grün (TSCHIRCH 1901, p. 30, MO-
LISCH 1921, p. 150).

Dagegen bewährte sich sehr gut die von TUNMANN (1900, p. 24) benützte und angegebene Fixierung der Pflanzen mittels Kaliumbichromatlösung. Ich wandte eine zweiprozentige Kaliumbichromatlösung an. Nach 3 Tagen konnte ich in den Wurzeln schon eine völlig ausreichende Härtung des Harzes beobachten. Auch wurde bei dieser Fixierung der Protoplast der Epithelselle sehr gut erhalten und ich bekam stets Bilder, die einen guten Einblick in die Verhältnisse der Harzbildung in den Epithelzellen ermöglichten.

Den Nachweis, ob das Kaliumbichromat das Harz genügend härte, verschaffte ich mir dadurch, dass ich geeignete Schnitte, in denen grössere Harzmassen vorkamen, unter dem Präpariermikroskop prüfte. Ich versuchte mit Präpariernadeln festzustellen, ob das Harz noch dehnbar sei oder schon eine feste Masse bilde, was bei der Kleinheit der Harzkanäle zwar nur sehr schwer gelang; doch konnte ich an geeigneten Schnitten, in denen sich längere Harzfäden fanden, an diesen feststellen, dass sie sich nicht auseinanderziehen liessen, sondern beim Zerschneiden wie sprödes Glas zerbrachen. So beobachtete ich denn auch an sämtlichen von mir untersuchten Schnitten niemals ein Zerreißen des Harzes und ein Verschmieren von Harztröpfchen infolge der Präparation durch das Rasiermesser.

Es galt nun, für das gehärtete Harz ein gutes Färbungsreagens zu finden: BECHERAZ (1893, p. 10) und TSCHIRCH (1906, p. 1119) geben eine Tinktur aus einem Teil Alkannawurzel und 4 Teilen 96% Alkohol, von welcher 2 Teile mit 5 Teilen destill. Wasser zu mischen sind, an. Dieses Reagens bewirkte sofort eine tief rote Färbung des Harzes, doch wurde bei längerer Einwirkung des Farbstoffes, bis zu 24 Stunden, die Färbung eine bessere und haltzamere. Diese Tinktur ist aber nur im frischen Zustand zu verwenden, auch muss zur Mischung destilliertes Wasser verwendet werden, da sonst der Farbstoff leicht ausfällt. Ausserdem war eine Lösung von 0,1 g Sudan III in 100 ccm 70% Alkohol, welche keine so tief rote Färbung bewirkte, sondern nur ein helleres Rot ergab, sehr gut zu gebrauchen, da sich die Farblösung länger hielt als die Alkannatinktur. Die schwach rote Tinktion des übrigen Gewebes liess sich mit Wasser sehr gut auswaschen, wobei das Harz seine Färbung unverändert weiter behielt. Sehr zweckmässig war es, aus den Wurzeln vor Gebrauch

und vor Einwirkung des Farbstoffes kurze Zeit durch fliessendes Wasser das Kaliumbichromat aus dem Gewebe zu entfernen. Ich benützte sowohl die Alkannatinktur als auch die Lösung von Sudan III. zur Färbung des Harzes in den von mir untersuchten Schnitten, in denen das Harz sich ohne Unterschied der Pflanzenfamilien stets durch beide Farbstoffe sehr gut färbte..

TSCHIRCH machte seine Beobachtungen hauptsächlich an Querschnitten, die er ausschliesslich relativ dick anfertigte, um möglichst wenig durch das Messer die Lage des Harzes zu verändern (TSCHIRCH 1906, p. 1119, BECHERAZ 1893, p. 10). In dem getrockneten Material lassen sich aber durch dicke Schnitte erst recht keine klaren Bilder gewinnen, und ich möchte manche Beobachtung TSCHIRCHs auf diese Fixierungsmethode und die Untersuchung von lediglich dicken Schnitten zurückführen. Auch kann man durch eine vorzugsweise Beobachtung von Querschnitten kein vollständiges Bild gewinnen, da die Art und Weise der Sekretbildung auf Querschnitten allein nicht verfolgt werden kann, sondern im allgemeinen verschaffen uns erst Längsschnitte, die einen längeren Abschnitt des Harzkanals übersehen lassen, einen klaren Einblick.

BECHERAZ untersuchte die Sekretbildung hauptsächlich an ausgewachsenen Harzkanälen und legt kein besonderes Gewicht auf den Vergleich der jüngsten Entwicklungsstadien, die ja auch in dem getrockneten Material nicht allzu klar zu erkennen waren.

Im folgenden bespreche ich im ersten Teil meine Untersuchungen über die Harzbildung an fixierten Wurzeln, welche ich zuerst machte, da an dem fixierten Material infolge der Fixierung keine Täuschung möglich war, und zwar ausführlich die Beobachtungen an *Anthriscus silvestris*, dann kürzer die an den andern Umbelliferen; sodann die Untersuchungen über Harzbildung an frischen Wurzeln und zuletzt die Beobachtungen über den Schleim.

III. DIE HARZBILDUNG.

I. UNTERSUCHUNGEN AN FIXIERTEN WURZELN.

A. Umbelliferen.

a. Lage und Bau der Harzgänge.

Die schizogenen Harzgänge, die in der Haupt- und den Nebenwurzeln von *Anthriscus silvestris* am frühesten vorkommen, werden vor der Bildung einer cambialen Zone in der primären Rinde angelegt und treten zuerst auf bei einer Wurzeldicke von 7,5 - 9 mm. Sie werden gebildet durch das Auseinanderweichen von drei, mitunter auch vier Zellen, die vorher durch Teilung gewöhnlicher Parenchymzellen entstanden sind, in derselben Art und Weise, wie die schizogenen Interzellularräume entstehen. Der Durchmesser der jüngsten noch von 3 oder 4 Zellen begrenzten Harzgänge beträgt 5 - 15 μ . Später wird durch radiale Teilungen der Epithelzellen deren Zahl vermehrt; doch bilden sich fast nie mehr als 12 Epithelzellen, sondern häufig ist auch im ausgewachsenen Zustande ihre Zahl sehr klein, z.B. 6 - 7. - Die Harzgänge erreichen einen Durchmesser bis 150 μ .

Wenn die Harzgänge der primären Rinde schon ausgewachsen sind, werden in dem peripheren Teil der Rinde, nahe am Kork, zahlreiche sekundäre Harzgänge angelegt, die aber nie die Grösse der andern Harzkanäle erreichen und auch fast stets nur die halbe Zahl der Epithelzellen ausbilden.

Diese sind bei allen Harzgängen sehr leicht von dem sie umgebenden Gewebe zu unterscheiden, da sie, bedeutend kleiner, sich durch Plasma-Reichtum von den Nachbarzellen abheben, keine Stärke führen und eine sehr dünne Membran besitzen.

Die Harzgänge durchlaufen ohne Unterbrechung die ganze Wurzel in ihrer Längsrichtung und stehen mit den Harzgängen der Stengel in direkter Verbindung. Doch ist ihr Verlauf nicht immer geradlinig, sondern häufig geschlängelt (TUNMANN, 1907, p. 457).

Die Anordnung der Harzgänge in den Wurzeln von *Pimpinella Saxifraga*, *Angelica*

officinalis und *Levisticum officinale* ist der gleiche wie in den Wurzeln von *Anthriscus silvestris*. Die jüngsten Entwicklungsstadien finden sich bei derselben Wurzelstärke (6 - 10 mm). Der Durchmesser des Kanal-Lumens der jüngsten Stadien beträgt bei *Pimpinella Saxifraga* 10 - 20 μ , bei *Angelica officinalis* 7 - 15 μ , bei *Levisticum officinale* 8 - 20 μ .

b. Der Ort der Harzausscheidung.

Bei *Anthriscus silvestris* fand sich in dem von mir untersuchten fixierten Material schon in den jüngsten Stadien des Harzkanals im Kanal-Lumen Harz, wie auch TSCHIRCH (1906, p. 1119) angibt.

Ich richtete meine Untersuchungen zuerst hauptsächlich darauf, ob innerhalb der Epithelzellen Harz vorkäme, wie HANNIG und FRANCK für die Coniferen nachgewiesen haben. Der Protoplast wird, wie schon erwähnt, durch das Kaliumbichromat gut fixiert, und man kann alle Einzelheiten sehr gut erkennen; auch ist die Schrumpfung keine starke. Um nun auch der Gefahr vorzubeugen, etwaige Harzsplitterchen, die durch das Rasiermesser von dem harten Harz abgeschabt werden konnten, mit den Harztröpfchen zu verwechseln, untersuchte ich bei sämtlichen von mir beschriebenen Pflanzen besonders solche Epithelzellen auf Längsschnitten, die unverletzt waren, sodass ich die sichere Gewähr für ein unverändertes Bild des Zellinnern hatte.

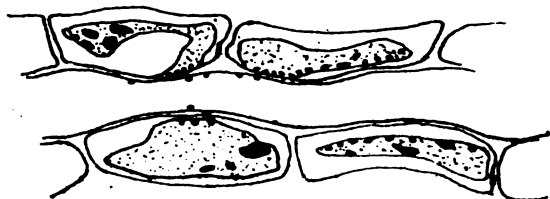


Fig. 1.

Ich fand nun in den jüngsten Stadien des Kanals in den Epithelzellen, wenn das Protoplasma die Zelle noch vollständig erfüllt und sich noch keine Vakuole gebildet hat, im Gegensatz zu TSCHIRCH stets kleine, runde Sekrettröpfchen im Plasma eingelagert, die

sich mit Alkanna und Sudan rot färbten und genau denselben Farbton zu zeigen schienen wie das Harz im Kanal (Fig. 1). Diese Tröpfchen waren zum Teil regellos im Protoplasten zerstreut; doch fanden sich häufig Zellen, in denen einige wenige Tröpfchen mitten im Plasma zu sehen waren, die meisten jedoch sich an der Seite des Protoplasten angehäuften, die der Membran zum Harzkanal hin angelagert war. Die Grösse dieser Harztröpfchen betrug $1/4$ - höchstens 1 μ , doch waren sie, wenn sie einmal festgestellt waren, auch bei schwacher Vergrösserung, z.B. LEITZ Obj. 3, zu sehen. Wegen ihrer Kleinheit sind diese Harztröpfchen wahrscheinlich bis jetzt übersehen worden, denn es erfordert grosse Sorgfalt, sie zu finden. Es zeigt sich hier im Gegensatz zu den Coniferen-Nadeln und vielen Harzgängen in Holz und Rinde der Coniferen, bei welchen die Harztröpfchen bedeutend grösser sind und welche das Harz auf dem Sekretfeld, dem dem Kanale zugewandten Oberflächenteile des Protoplasten, anhäufen (HANNIG 1922, p. 399, FRANCK 1923). Manchmal fanden sich auch im Harzkanal, wenn in diesem keine grössere Harzmasse zu finden war, was in den im Frühjahr fixierten Wurzeln häufiger eintrat, an der Membran diese kleineren Harztröpfchen und zwar häufig so, dass sich ein Harztröpfchen in der Epithelzelle und ein Harztröpfchen im Harzkanal gegenüberlagen.

Bei älteren Entwicklungsstadien, wo sich schon eine grosse Zentralvakuole gebildet hatte und nur noch ein dünner Plasmaschlauch vorhanden war, waren die Harztröpfchen in den Epithelzellen auf dieselbe Weise gelagert. Ich habe in diesem fixierten Material weder in jungen noch in alten Entwicklungsstadien ein Harztröpfchen ausserhalb des Protoplasten sehen können.

In den Wurzeln von *Pimpinella Saxifraga*, *Angelica officinalis* (Fig. 2) und *Levisticum officinale* liess sich überall nachweisen, dass sich ebensolche mit Sudan oder Alkanna sich rot färbenden Sekrettröpfchen von derselben Grösse im Protoplasten der Epithelzellen eingelagert fanden. Bei *Pimpinella Saxifraga* und *Levisticum officinale* waren sie entweder regellos im Protoplasten zerstreut oder lagen, was häufiger der Fall war, der Membran zwischen Epithelzelle und Harzkanal an; bei *Angelica officinalis* waren sie stets im Protoplasten an der Oberfläche, d.h. nicht

auf dem Sekretfeld angehäuft. Eine Verschiedenheit in dem Auftreten von Harztröpfchen in jungen und alten Entwicklungsstadien war nicht festzustellen, im Gegensatz zu den Coniferennadeln, wo in jungen Entwicklungsstadien auffallend grosse Harztröpfchen auftreten, die in älteren Stadien kleiner werden und schliesslich nicht mehr nachweisbar sind.

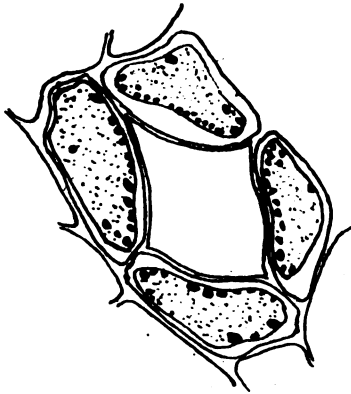


Fig. 2.

c. Mikrochemische Untersuchungen.

Es galt nun den sichern Nachweis zu führen, dass es sich bei den Tröpfchen in den Epithelzellen auch um Harz handle. Da es ein spezifisches Reagens für Harz nicht gibt, verglich ich die Tröpfchen in den Epithelzellen mikrochemisch mit dem Harz im Kanal, und zwar verglich ich die Löslichkeitsverhältnisse und das Verhalten bei Behandlung mit verschiedenen Reagentien und führte den Vergleich bei allen vier Umbelliferen sorgfältig durch.

Die Löslichkeitsreaktionen sind Hilfsmittel für die Unterscheidung, da sich die Harze und Fette verschieden in den einzelnen Reagentien lösen. So sind

z.B. Fette meist nahezu unlöslich in Alkohol, während sich Harze in frischem Zustand sehr schnell lösen. Wenn also die Harzmassen in dem Kanal und die Harztröpfchen in den Epithelzellen bei der Behandlung mit denselben Reagentien stets dieselbe Reaktion ergeben, so ist wohl die Gewähr für eine gleiche chemische Beschaffenheit geliefert. Die Methode des Vergleichs der Tröpfchen in den Epithelzellen mit dem Harz im Kanal ist aber deshalb umso wichtiger, weil das Harz gehärtet und in seinen Eigenschaften geändert ist. Man muss sich hüten, die Ergebnisse der Prüfung des fixierten Materials auf das frische anzuwenden, da, wie sich auch durch meine Untersuchungen ergab, das Verhalten des gefärbten ganz anders ist als das des frischen und ungefärbten Harzbalsams. - In allen untersuchten Fällen konnte ich feststellen, dass die Lösungsverhältnisse und die Färbung der Tröpfchen stets genau die gleichen waren wie die des Harzes im Harzgang.

Ich untersuchte also die Löslichkeit des Harzes in verschiedenen Lösungsmitteln, wie Alkohol, einem Gemisch von gleichen Teilen Alkohol und Äther, Äther, Chloroform, Eisessig und wässriger Chloralhydratlösung. Bei diesen Reaktionen kommt es sehr auf die Lösungsdauer an, da durch sie ein Mittel gegeben ist, um die Übereinstimmung des Harzes und der Tröpfchen prüfen zu können. Deshalb habe ich genau auf die Lösungsdauer geachtet.

Ich kontrollierte die Präparate alle 4 - 6 Stunden. Die verhältnismässig langen Lösungszeiten beruhen nur auf der Härtung des Harzes, da dieses viel schwerer löslich ist als das ungehärtete Harz. Alle diese Lösungsmittel entfärbten das Harz und die Tröpfchen sofort; deshalb prüfte ich jedesmal mit Alkana oder Sudan nach, ob die Lösung schon vollständig sei.

Ein Mittel für den Harznachweis ist auch die Färbung und Lösung mit anorganischen Säuren. Ich wandte Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure an, die ich sukzessive von stark verdünnter bis konzentrierter Lösung einwirken liess. Durch Vergleichsversuche stellte ich aber fest, dass es sich als vollkommen gleichgültig erwies, ob sofort mit konzentrierter Schwefelsäure oder Salzsäure behandelt wurde oder ob die Säuren in verschiedenen starken Konzentrationen zugesetzt wurden. Bei Behandlung mit konzentrierter Salzsäure konnte ich nie eine Bildung von goldgelben Tropfen und deren Verschwinden beobachten, eine Reaktion, wie sie für ätherische Öle typisch sein soll (MOLISCH 1917, p. 149, TUNMANN 1913, p. 226): "Salzsäuredämpfe werden ... zur Differentialdiagnose von ätherischem Öl und Fett benützt. Beide zeigen Tropfenbildung, die ätherischen Öle sofort, Fette erst nach 24 Stunden und längerer Zeit. Die goldgelben Tropfen des ätherischen Öls verschwinden wieder, Fetttropfen bleiben erhalten". - Ausserdem sind Fette und ätherische Öle in konzentrierter Schwefelsäure vollständig unlöslich (TUNMANN 1913, p. 167). Nach A. MEYER (1920, p. 280) handelt es sich um Fette: ... "wenn sie in Schwefelsäure und rauchender Salpetersäure klar bleiben". Es ist wichtig festzustellen,

dass sich bei der Säure-Behandlung trotz der Kleinheit der Tröpfchen stets dieselbe Färbung der Tröpfchen in den Epithelzellen ergab wie bei dem Harz in dem Kanal.

Als sicherster Beweis zur Unterscheidung von Harz und Fett wird von den Autoren die Verseifungsmethode angegeben, die bei Vorhandensein von Fett Verseifungskristalle erzeugen soll. Bei der Färbung des Harzes und der Tröpfchen, die zur Verseifungsmethode dienen sollen, ist zur Färbung besser Sudan statt Alkanna zu benützen, da Kalilauge den roten Alkannafarbstoff in eine violettblaue Farbe überführt. Ich verwandte zuerst eine Kalilauge-Ammoniak-Mischung, wie sie MOLISCH (1921, p. 108) zum Nachweis von Fett angibt. Doch fand ich, dass der Harzbalsam und die Tröpfchen durch die zu grosse Konzentration der Alkalien zu leicht angegriffen wurden und sich mitunter lösten ohne Verseifungskristalle zu bilden. Diese Beobachtung hatte schon TUNMANN (1900, p. 12) gemacht und er änderte deshalb die Verseifungsmethode zur Unterscheidung von Harz und Fetten in der Weise ab, dass er statt Kalilauge-Ammoniak nur eine 15 - 25% Kalilauge gebrauchte und empfahl. Ich untersuchte deshalb die Tröpfchen mit 20% Kalilauge, indem ich sie mehrere Tage lang, bis zu 7 Tagen, beobachtete und zwar benützte ich zur Kontrolle stets das Polarisationsmikroskop. Jedoch konnte ich bei keiner Umbellifere jemals Verseifungsbilder und Fettkristalle feststellen, auch von Myelinformen war nie etwas zu sehen, sondern die Tröpfchen behielten stets genau wie das Harz im Kanal ihr Aussehen unverändert bei. Zum Vergleich untersuchte ich in derselben 20% Kalilauge die Öltropfen im Samen von *Ricinus* und fand schon nach 2 - 3 Tagen die schönsten Kristallbildungen.

Nach dem Ausfall all' dieser Reaktionen kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Tröpfchen in den Epithelzellen Harztröpfchen sind. Ausschlaggebend hierfür ist 1. dass das Harz im Kanal und die Tröpfchen in den Epithelzellen stets in allen Reaktionen übereinstimmen; 2. dass die Tröpfchen keine Fett- oder Öl-Reaktion ergaben, denn bei Fett hätte Kristallbildung oder Bildung von Myelinformen eintreten müssen, und ätherisches Öl soll sich in verdünnter und konzentrierter Kalilauge lösen (TUNMANN 1913, p. 225: .."Die ätherischen Öle lösen sich unter Deckglas ziemlich rasch in verdünnter und konzentrierter Kalilauge")

B. Compositen.

a. Lage und Bau der Harzgänge.

Da die untersuchten Compositen sich etwas mehr voneinander unterscheiden als die untersuchten Umbelliferen, so bespreche ich die einzelnen Pflanzen getrennt hintereinander.

Die schizogenen Harzgänge in der Wurzel von *Artemisia vulgaris* werden in den innersten Teile der primären Rinde gebildet. Sie treten noch vor Beginn der Cambiumtätigkeit auf und liegen in der nächsten Nähe der Epidermis, von der sie nur durch eine verkorkte Zellreihe getrennt sind. Da diese sich bei Behandlung mit Sudan oder Alkanna rot färbte, diese Färbung jedoch nicht eindeutig war, so prüfte ich die Verkorkung mittels frischer alkoholischer Chlorophyll-Lösung nach, welche die Membranen dieser Zellreihe grün färbte. Durch Auseinanderweichen von 4 Zellen, von denen 2 der verkorkten Zellreihe und 2 dem Rindenparenchym angehören, die sich in nichts von den übrigen Parenchymzellen unterscheiden, entsteht ein schizogener Interzellularraum, der sofort mit Harz angefüllt erscheint und zwar häufig schon in den allerjüngsten Stadien, wo sich nur an dem Auftreten des Harzes feststellen liess, dass schon ein Harzkanal vorhanden war.

Die Harzgänge bilden auch in späteren Entwicklungsstadien nicht mehr Epithelzellen, sondern sind auch dann noch von nur 4 Zellen begrenzt. Häufig jedoch fliessen mehrere benachbarte Harzkanäle zusammen, indem sich die trennenden Membranen der dazwischen liegenden Zellen spalten und so ein grosser Harzkanal von unregelmässigem Aussehen entsteht. Die Harzgänge bleiben auch später stets an der Stelle, wo sie zuerst auftreten, liegen und es finden sich nie zerstreut liegende Kanäle im Rindenparenchym wie bei den Umbelliferen. Die Epithelzellen sind auch in späteren Stadien in Umriss und Grösse durch nichts von den übrigen Rindenzel-

len verschieden. Die jüngsten Stadien der Harzkanäle sind stets sehr klein und haben einen Durchmesser von 3 - 5 μ , und auch die älteren Kanäle werden in ihrem grössten Durchmesser nicht grösser als 20 - 25 μ , wie denn auch die Harzgänge d. Compositen bedeutend kleiner bleiben als die der Umbelliferen.

Die Anordnung und der Bau der Harzgänge in der Wurzel von *Inula Helentium* ist derselbe wie bei *Artemisia vulgaris*. Sie liegen ebenfalls im innersten Teil des Rindenparenchyms nahe an der Endodermis, haben in ihren jüngsten Stadien einen Durchmesser von 3 - 6 μ und entstehen noch vor Bildung des Cambiums durch Auseinanderweichen von 4 Epithelzellen. Eine verkorkte Zellreihe wie bei *Artemisia vulgaris* war hier nicht vorhanden. In den älteren Stadien nimmt der Harzgang nicht an Grösse zu, sondern ist auch dann nur von 4 Epithelzellen begrenzt. Ein Zusammenfliessen mehrerer Harzgänge wie bei *Artemisia vulgaris* konnte ich nicht beobachten.

Ausser diesen Rindenparenchym-Kanälen kommt bei *Inula Helentium* noch eine andere Art von Harzkanälen vor, nämlich sehr grosse Kanäle, die im zentralen Mark nach Eintritt des Dickenwachstums gebildet werden. Da sich die Harzkanäle in der Rinde und im Mark im Prinzip nicht unterscheiden, beschränkte ich mich für die nähere Untersuchung auf die jüngsten Stadien der Rinden-Harzgänge an der Endodermis.

In dem Rhizom von *Arnica montana* kommen die allerjüngsten Entwicklungsstadien der Harzkanäle in der Mittelrinde vor. Sie sind in ausgewachsenem Zustand zerstreut und nicht reihenförmig im ganzen Rindenparenchym zu beobachten und dringen bis zum äussersten Teile der Rinde in nächster Nähe des Korkes vor mit einem Durchmesser der jüngsten Stadien von 5 - 15 μ .

b. Der Ort der Harzausscheidung.

Auch in den Harzgängen der Wurzel von *Artemisia vulgaris* fanden sich im Protoplasten der Epithelzellen ebenso wie bei den Umbelliferen stets Harztröpfchen entgegen der Ansicht TSCHIRCHs und seiner Schüler (Fig. 3). Nur waren sie viel kleiner als die Harztröpfchen der Umbelliferen (1/10 - 1/2 μ) und meist nur mit Öl-Immersion zu finden. Hatte man sie zwar einmal gefunden, so waren sie auch bei etwas schwächerer Vergrösserung, wie LEITZ Obj. 7, erkennbar. Die Harztröpfchen lagen nicht wie bei den Coniferen-Nadeln auf der Oberfläche des Protoplasten, dem Sekretfeld, wohl aber waren sie an der Seite des Sekretfeldes innerhalb des Protoplasten angehäuft. Sehr auffällig war das Auftreten von ebensolchen kleinen Harztröpfchen auf der Harzkanalseite der Epithelwände. Sie waren in viel stärkerer Masse vorhanden als bei den Umbelliferen so dass es den Eindruck machte, als ob die Tröpfchen aus der Membran ausgetreten seien. In den älteren Stadien des Harzganges fanden sich dieselben Verhältnisse vor, wie in den jüngeren Stadien, und ich konnte einen Unterschied in

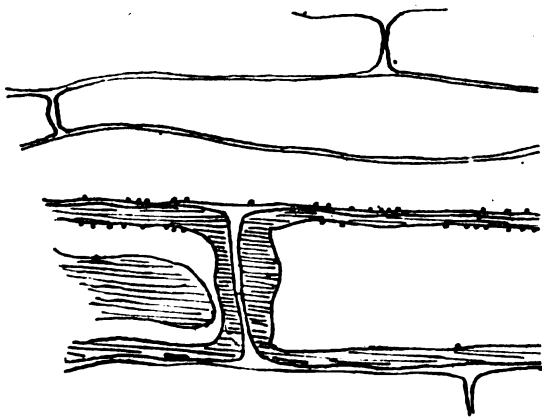


Fig. 3.

der Harztröpfchenbildung nicht beobachten.

Dieselben Harztröpfchen zeigten sich auch in den Epithelzellen der allerjüngsten Entwicklungsstadien der Harzgänge in der Wurzel von *Inula Helentium* und im Rhizom von *Arnica montana*. Sie waren im Protoplasten eingelagert und zwar fast immer an der Seite des Protoplasten zum Sekretfeld hin. In den Epithelzellen der älteren Stadien waren dieselben Bilder zu sehen.

c. Mikrochemische Untersuchungen.

Zur Prüfung der Harztröpfchen wandte ich dieselbe Methode an wie bei den Umbelliferen. Es ergab sich bei diesen Lösungs- und Färbungsversuchen stets die

gleiche Reaktion bei dem Harz im Kanal und den Tröpfchen in den Epithelzellen u. es zeigte sich nie während der Lösung oder nachher eine Verschiedenheit. Die Lösungszeiten gelten wie bei den Umbelliferen nur für das fixierte und gehärtete Harz. Sie waren bei *Inula Helenium* gegenüber den andern Pflanzen vergrössert. In konzentrierter Salzsäure war von einer Tropfenbildung, wie sie ätherisches Öl erzeugt, und von deren Verschwinden nichts zu sehen. Sehr auffällig war wiederum das Übereinstimmen zwischen dem Harz im Kanal und den Tröpfchen in den Epithelzellen bei Färbung mit Schwefelsäure und Salpetersäure.

Bei der Prüfung auf Fett mittels der Verseifungsmethode fand ich nie Fettkristalle und ebenso wenig traten Myelinformen auf.

Es können die Tröpfchen in den Epithelzellen also nur Harztröpfchen sein, da die Tröpfchen keine Fett- und Ölreaktionen ergaben und sich das Harz im Kanal u. die Tröpfchen in den Epithelzellen bei allen Reaktionen gleich verhielten.

C. Araliaceen.

a. Lage und Bau der Harzgänge.

Die Harzgänge in der Wurzel von *Hedera Helix* gleichen im wesentlichen denen der Umbelliferen und auch ihre Entwicklung ist dieselbe. Sie entstehen vor Beginn der Cambiumtätigkeit im Rindenparenchym durch das Auseinanderweichen von 3 oder 4 Zellen, die sich vorher durch Teilung eigens gebildet haben und sich von den andern Parenchymzellen unterscheiden, in einer Grösse von 4 - 8 μ Durchmesser. Sie nehmen später beträchtlich an Grösse zu und ihre Epithelzellen teilen sich durch radiale Teilungen vielfach und zwar etwas mehr als bei den Umbelliferen. Es zeigt sich auch hier eine zerstreute Anordnung der Harzgänge.

In älteren Entwicklungsstadien der Wurzel werden auch im äussersten Rindenparenchym in Nähe des Korkgewebes Harzkanäle gebildet, die die Grösse der andern aber nicht erreichen. Der Längsverlauf unterscheidet sich von dem der Umbelliferen ebenfalls nicht.

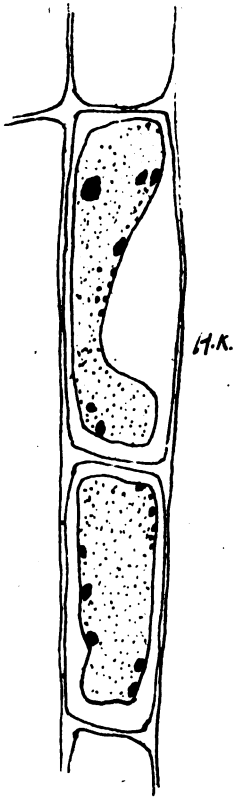


Fig. 4.

b. Der Ort der Harzausscheidung.

In den jüngsten und auch in den älteren Stadien der Harzgänge fand ich auch hier wie bei den Umbelliferen und Compositen in den Epithelzellen kleine Harztröpfchen im Protoplasten, die sich mit Sudan oder Alkanna rot färbten (Fig. 4). Sie waren regellos zerstreut und mitunter hatten sie eine beträchtlichere Grösse als bei den Umbelliferen und Compositen. Ausserhalb des Protoplasten auf der Oberfläche des Sekretfeldes habe ich in dem fixierten Material Harztröpfchen nicht gefunden. Die Araliaceen stimmen also mit den Umbelliferen und Compositen überein.

c. Mikrochemische Untersuchungen.

Auch bei den Araliaceen prüfte ich die Harznatur der Tröpfchen wieder auf dieselbe Weise wie bei den Umbelliferen. Ich beobachtete stets die gleiche Lösungsart und Lösungsdauer der Tropfen in der Epithelzelle und des Harzes im Kanal (siehe Tabelle am Ende der Arbeit).

Als weiteren Beweis wandte ich wiederum die Verseifungsmethode an, bei der nie Bildung von Fettkristallen eintrat und auch nie Myelinformen gebildet wurden.

Es ist also auch für *Hedera Helix* festgestellt, dass die Tröpfchen in den Epithelzellen Harztröpfchen sind.

II. UNTERSUCHUNGEN AN FRISCHEM MATERIAL.

Mit fixiertem Material musste, wie schon erwähnt, wegen der Gefahr der Verschmierung der Harztröpfchen begonnen werden. Das fixierte Material hat die Sicherheit gegeben, dass Harztröpfchen von gleicher chemischer Beschaffenheit wie das Harz im Kanal überall innerhalb der Epithelzellen auftreten. Da es möglich war, dass durch die Fixierung sowohl die Lage der Tröpfchen als auch ihre chemischen Eigenschaften verändert wurden, galt es, diese an frischem Material nachzuprüfen.

An frischem Material war es leicht, sich zu orientieren, weil die Kenntnis v. der Vergleich mit dem fixierten Material es gestattete, die durch das Rasiermesser herausgerissenen und verschmierten Harzteile, die auch stets eine typisch kugelförmige Form hatten, von den Harztröpfchen in den Epithelzellen zu unterscheiden. Ausserdem gebrachte ich die Vorsicht, nur solche Zellen zu beobachten, die unverletzt in den Längsschnitten vorkamen, in welchen also der Protoplast noch lebend war. Ich untersuchte deshalb im wesentlichen an Längsschnitten, da in Querschnitten die Zellen stets angeschnitten wurden. In diesen Zellen war das Plasma vollständig der Membran angepresst, schrumpfte jedoch bei Färbung mit Sudan oder Alkanna zusammen.

Das frische Material verwandte ich nun dazu, 1. um mikrochemisch auch die nicht fixierten Tröpfchen zu prüfen (Mikrochemie); 2. um die Einwirkung der Fixierungs- und Färbungsreagentien festzustellen (Fixierungsvorgang), 3. um an plasmolysierten Epithelzellen die Lage der Tröpfchen zu untersuchen (Plasmolyse). Die Untersuchungen machte ich im wesentlichen an *Anthriscus silvestris* und verglich nur zuweilen die andern Pflanzen.

a. Mikrochemie.

Ich fand, dass sich das Harz in ungefärbtem Zustand viel schneller löst als im gefärbten und zwar waren die Lösungszeiten des Harzes im Kanal und der Tröpfchen in der Epithelzelle stets die gleichen und sehr kurz, wie sie es zum Unterschied von Fett auch sein mussten (siehe Tabelle). Die Verseifungsmethode mit 20% Kalilauge brachte dieselben Resultate wie beim fixierten Material; ich sah nie Fettkristalle oder Myelinformen und nie eine Veränderung des Harzes.

b. Fixierungsvorgang.

An dem frischen Material prüfte ich sodann nach, ob die Harztröpfchen schon vor der Fixierung und Färbung vorhanden seien oder erst dann entstanden, und ob sich die Lage der Harztröpfchen bei der Fixierung und Färbung verändere. Da ich durch meine Untersuchungen an dem fixierten Material über das Aussehen der Harztröpfchen genau im Klaren war, so war es mir möglich, sie auch in ungefärbtem Zustand zu erkennen. Ich beobachtete die Epithelzelle vor der Behandlung mit Sudan und mit Kaliumbichromat und dauernd während der Einwirkung der Reagentien und konnte mit Sicherheit feststellen, dass die Harztröpfchen schon vorher vorhanden waren und sich weder in Form noch in Lagerung bei der Färbung und Fixierung veränderten.

Um genau über die Lage der Tröpfchen im Protoplasten ins Klare zu kommen, löste ich nach vorheriger Färbung unter dauernder Beobachtung mit Alkohol oder Äther die Tröpfchen aus dem Protoplasma heraus (Fig. 5). Ich fand nun an den Stellen, wo die Harztröpfchen mitten im Protoplasten gelegen hatten, kleine Vakuolen mit scharfer Kontur. Diese Vakuolen entsprechen den oben beschriebenen, tiefer im Protoplasten eingebetteten Harztröpfchen. Wie oben beschrieben, lagen die Harztröpfchen aber im allgemeinen im Protoplasten an der Oberfläche des Sekretfeldes. Nach der Lösung dieser Tröpfchen fand ich meist ebenfalls geschlossene Vakuolen, mitunter aber waren es nach dem Sekretfeld zu geöffnete Taschen, die in das Plasma hineinragten und in denen die Tröpfchen vor der Lösung ihren Sitz gehabt hatten.

Es ergibt sich also, dass sich die Lage der Harztröpfchen weder durch die Fi-

zierung mit Kaliumbichromat noch durch Färbung mit Sudan oder Alkanna verändert; und auch, dass die Harztröpfchen nicht erst bei der Fixierung entstehen. Nur liess sich an dem fixierten Material die Taschenbildung nicht erkennen.

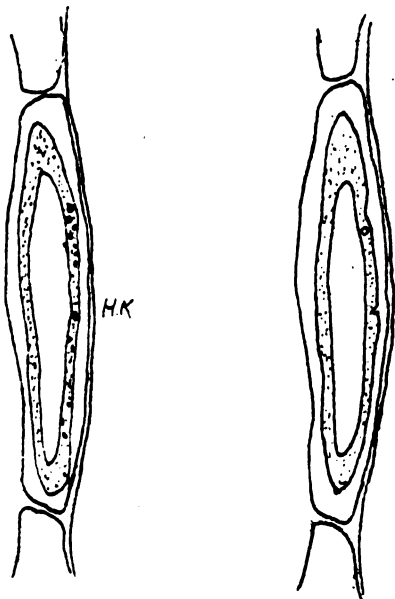


Fig. 5.

c. Plasmolyse.

Um die Verhältnisse in den lebenden Zellen zu untersuchen, plasmolysierte ich mit einer 10% Kalisalpete-lösung, bei der eine sehr starke Plasmolysierung eintrat, ohne dass die Zelle abstarb. Ich beobachtete die Zellen während der Plasmolyse und fand, dass die Tröpfchen ihren Sitz nicht veränderten, ebenso fand ich bei dem fixierten Material niemals Harztröpfchen im Innern der Zentralvakuole. Da es für die Harzgänge der Coniferen-Nadeln, der Coniferen-Rinde und des Coniferen-Holzes typisch ist, dass das Harz auf der Oberfläche des Protoplasten in Tröpfchenform oder in Form grösserer Decken ausgeschieden wird, habe ich besonders darauf geachtet, ob dieselben Bilder wie bei den Coniferen zu er-

halten waren. Doch obwohl ich 50 - 60 Präparate mit je 4 - 5 klar zu übersehendem Zellen untersuchte, fand ich niemals solche Tröpfchen frei auf der Oberfläche d. Protoplasten, auf dem Sekretfelde. Dagegen waren an einem Teil (etwa 12 - 15

Präparaten) nach der Plasmolyse an der Membran zwischen Epithelzelle und Harzgang innerhalb der Zelle kleine Harztröpfchen hängen geblieben (Fig. 6). Diese Harztröpfchen hafteten fest an der Membran an, sie wurden z.B. durch Druck auf das Deckglas und bei Färbung mit Sudan oder Alkanna nicht von der Membran gelöst. Sie hatten vermutlich ihren Sitz in den Taschen gehabt, die an den gefärbten Zellen nach Lösung der Harztröpfchen zu sehen waren.

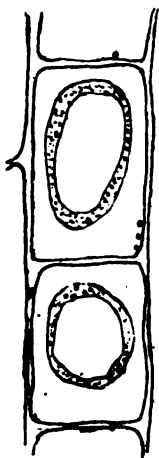


Fig. 6.

IV. DIE SCHLEIMBILDUNG.

1. Vorkommen des Schleimes.

In allen Sekretgängen (Coniferen, Umbelliferen u.s.w.) will TSCHIRCH die jüngsten Entwicklungsstadien nach Weglösung des Harzes mit Schleim ausgefüllt gesehen haben, der in den älteren Stadien nur noch als dünner Wandbelag vorhanden sein und schliesslich resorbiert werden soll. Ich untersuchte deshalb alle Umbelliferen, Compositen und Araliaceen darauf hin, ob in den Harzgängen Schleim zu sehen sei.

Niemals weder in jungen noch in alten Harzgängen konnte ich bei *Anthriscus silvestris*, *Pimpinella Saxifraga*, *Pimpinella magna*, *Artemisia vulgaris*, *Inula Helentium*, *Arnica montana* und *Hedera Helix* den Schleim oder einen schleimigen Wandbelag finden. Ich untersuchte zu diesem Zweck Material, das mit Kaliumbichromat fixiert war, aus welchem ich das Harz mittels Alkohol-Äther herauslöste, ferner frisches Material, in dem ich das Harz durch Alkohol von steigender Konzentration und zwar von 30% bis 96% entfernte, und Material, das mit 96% Alkohol fixiert war. Getrocknetes Material war auch für die Schleimuntersuchung nicht zu gebrauchen.

Ich fand nur in den Harzgängen von *Angelica officinalis* und *Levisticum officinale* Schleim-Inhalt.

2. Schleim und TSCHIRCHs Resinogene Schicht.

Schon die Untersuchungen von TUNMANN (1913, p. 231) zeigten im Gegensatz zu TSCHIRCH, dass das Auftreten des Schleimes sehr unregelmässig ist. Ich kann diese Angaben nur bestätigen; ich habe gefunden, dass häufig in jungen Stadien des Kanals kein oder nur wenig Schleim vorkommt - also in solchen Stadien, wo nach TSCHIRCH zur Harzbildung sehr viel Schleim vorhanden sein soll -, während in älteren Entwicklungsstadien der Schleim mitunter viel mächtiger auftritt.

Dagegen sah ich an sämtlichen jungen und alten Entwicklungsstadien der Harzgänge eine Verquellung der Membran des Harzkanals (von TSCHIRCH und TUNMANN nicht angegeben), die die anderen Membranen der Epithel- und übrigen Parenchymzellen nicht zeigten, mit einem auffallenden Dickenunterschied gegenüber anderen Zell- und Interzellularmembranen. Auf die Bedeutung dieser verquollenen Membranen komme ich weiter unten zurück.

3. Harz und Schleim.

Das Vorkommen von Harztröpfchen in dem Schleim, wie sie nach TSCHIRCH in den jüngsten Stadien vorhanden sein sollen, habe ich nicht gesehen, trotzdem ich sehr viel Mühe darauf verwandte, Einschlüsse in dem Schleim aufzufinden. Ich fand vielmehr meist grössere Harzmassen in der Mitte oder an einer Seite des Kanals, ausserdem zuweilen an der Membran, wie ich oben ausführte, kleine Harztröpfchen anhaften. In dem mit Kaliumbichromat fixierten Material schrumpfte der Schleim sehr stark und quoll auch im Wasser nicht mehr, auch war mit den unten angegebenen Schleim-Farbstoffen nur sehr schwer Färbung zu erzielen, die sich dann aber nicht von der Färbung des anderen Gewebes unterscheiden lässt. Es liess sich aber mit Sicherheit nachweisen, dass keine Harztröpfchen in dem mit Kaliumbichromat gehärteten Schleim zu sehen waren. Das frische Material war für die Untersuchung nicht zu verwenden, da das Harz durch das Messer aus dem Kanal herausgerissen und verschmiert wurde.

4. Entstehung des Schleimes.

Um die Entwicklung des Schleimes, die noch fast ganz im Unklaren lag, festzustellen, untersuchte ich den bei *Angelica officinalis* und *Levisticum officinale* gefundenen Schleim genauer. Ich fand bei beiden Pflanzen im wesentlichen dasselbe und beschränkte mich deshalb darauf, die Verhältnisse bei *Angelica officinalis* genauer zu beschreiben. Als Material benützte ich Wurzeln, die in 96% Alkohol fixiert waren, eine Methode, die auch TSCHIRCH (1906, p. 1127) für die Untersuchung des fertigen Schleimes benützt hat, und frische Wurzeln.

Ich versuchte zuerst an Mikrotomschnitten die Entwicklung des Schleims zu beobachten, doch wird der Schleim durch die verschiedenen Reagentien anscheinend zu stark verändert, denn in den Mikrotomschnitten war der Schleim nicht mehr gut genug erhalten, um die Entwicklung erkennen zu lassen. Deshalb benützte ich des weiteren zu meinen Untersuchungen keine Mikrotomschnitte und beschränkte mich auf Freihandschnitte.

Die Schleim-Entwicklung suchte ich zuerst an den jüngsten Stadien der Harzgänge zu verfolgen. Doch war es unmöglich, an diesen die Entwicklungsgeschichte zu verfolgen, denn in den jüngsten Harzgängen ist auch bei Ölimmersion keine andere Färbung des Schleims wie die der übrigen Gewebeteile zu sehen, ausserdem findet sich ja auch in den jüngsten Entwicklungsstadien nicht so häufig Schleim als in den älteren, in denen der Schleim auch viel ausgeprägter sichtbar ist und sich in der Färbung sehr gut von den andern Geweben unterscheiden lässt (TUNMANN 1907, p. 458). Deshalb blieb nichts andres übrig, als Schnitte von älteren Stadien zu untersuchen, denn es liegt auf der Hand, dass auch in älteren Stadien fortwährend noch Schleim gebildet wird, da sich der Schleimgehalt des Harzganges in späteren Stadien häufig vermehrt.

Zuerst brachte ich Schnitte aus Material, das im Juni in 96% Alkohol fixiert

war, nach 2 Monaten Fixierungsdauer in Wasser auf den Objektträger; es zeigten sich dann in dem Harzkanal kleine vakuolenartige Schleimbläschen. Diese lagen entweder der Membran an oder es waren perlchnurartige Ketten, die auf einem Bläschen an der Membran aufsaßen und in den Harzgang hineinragten. Bei der Behandlung mit Kalilauge quollen sie sehr schnell und stark auf; bei Zusetzung von Alkohol kontrahierten sie sich jedoch sehr langsam. Wo die Schleimbläschen herkommen, liess sich aber bei den auf diese Weise hergestellten Schnitten nicht feststellen.

Ich untersuchte deshalb unter Ausschluss von Wasserschnitten in Alkohol, und hier zeigten sich in den Harzgängen keine Bläschen, sondern an der verquollenen Membran kleinere homogene Schleimtröpfchen, die den in Wasser untersuchten Bläschen entsprachen und die bei Zusatz der geringsten Menge Wasser sofort stark aufquollen und grössere, infolge der geringen Lichtbrechung kaum sichtbare Bläschen bildeten, wie sie auch in den nach vorheriger Fixierung mit Alkohol direkt in Wasser untersuchten Schnitten zu sehen waren (Fig. 7). Die Tröpfchen an der Membran waren nicht deutlich von dieser geschieden, doch liessen sich bei genauerer Untersuchung mit Sicherheit tropfenartige Anschwellungen der Membran erkennen, welche so stark waren, dass sie genau so aussahen wie die übrigen Schleimtropfen im Harzgang mit dem einzigen Unterschied, dass sie noch mit der Membran in kontinuierlichem Zusammenhang standen. Diese Membran war stets stark verquollen und zwar sowohl in den Stadien des Harzganges, in welchen Schleim vorhanden, als auch dort, wo er nicht vorhanden war.

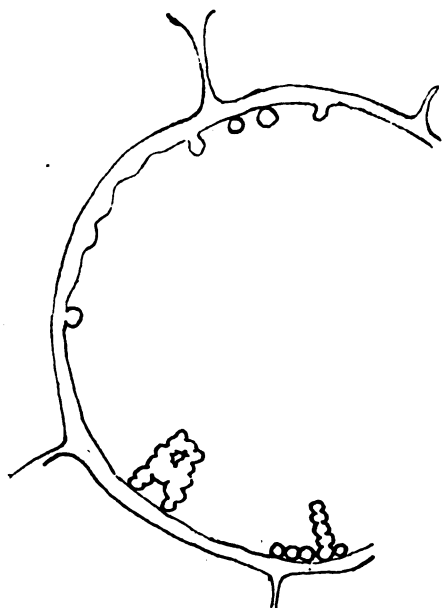


Fig. 7.

Es macht nun den Eindruck, als ob mehrere solcher Schleimtropfen hinter einander abgeschieden würden und dadurch die Bläschenreihe zustande

käme. Mehrere Tropfen scheinen dann, wenn sie zusammenkamen, zu einer grösseren homogenen Masse zu verschmelzen.

Ausser diesen Schleimtropfen fanden sich aber im Harzgang grössere unregelmässige Schleimmassen, in denen von Tröpfchen nichts zu sehen war, sondern die bald ein körniges, bald ein gefaltetes, bald ein netzartiges Aussehen hatten. Bei Zusatz von Wasser quoll dieser Schleim fast gar nicht, auch behielt er seine Struktur bei; um Quellung zu erzielen, musste man Kalilauge benützen.

Diese Beobachtungen über Bildung und Aussehen des Schleimes waren, wie auch die früheren Untersuchungen anderer Forscher, fast nur an fixierten Wurzeln gemacht; man erhält nun aber bei dem fixierten Material sehr leicht Kunstprodukte, die ein ganz anderes Bild ergeben als der Schleim im natürlichen Zustand.

Deshalb untersuchte ich zum Vergleich frische Wurzeln, die im Oktober gesammelt waren. Die Schnitte wurden in Olivenöl untersucht, um eine Veränderung des Schleimes durch Wasseraufnahme zu verhindern. In den Harzgängen dieser Präparate fand ich stets den Schleim als vollständig homogene Masse ohne jede Struktur, u. auch von den im Alkohol-Material vorkommenden Schleimtropfen war nichts zu sehen. Wurden die Schnitte dann in Wasser gebracht, so quoll der Schleim nur wenig auf und veränderte sich nicht, sondern blieb homogen. Bei Zusatz von Alkohol wurde er aber gefaltet und körnig von gleichem Aussehen wie in dem oben geschilderten Alkohol-Material. Wenn die aus dem Oktober stammenden frischen Wurzeln mehrere Tage in 96% Alkohol fixiert wurden, ergaben die fertigen Schleimmassen dieselben Bilder wie bei dem Alkohol-Material vom Juni; aber auch jetzt waren, genau wie in den Schnitten aus frischen Wurzeln, die perlchnurartigen Schleimtropfen, die ich in dem Juni-Material beobachtet hatte, nicht zu sehen.

Diese Untersuchungen zeigen einmal, dass die perlchnurartigen Schleimtropfen keine Kunstprodukte waren; denn sonst hätte man nicht alle Übergänge von der Mem-

bran bis zu den perlischmurartigen Tröpfchen finden dürfen, sie hätten nämlich stets von der Membran getrennt sein müssen und es wären doch wahrscheinlich auch in dem Oktober-Material nach mehrtägiger Behandlung mit Alkohol solche Schleimtropfen aufgetreten. Es müssen deshalb die Tropfen Entwicklungsstadien sein, die im Oktober fehlen, weil in dieser Jahreszeit die Schleimbildung schon aufgehört hat und nur noch fertiger Schleim vorhanden ist. Man muss sich die Entwicklung so denken, dass immer mehrere solcher Tropfen perlischmurartig zusammenfließen, schliesslich ganz verquellen und auf diese Weise die homogene Schleimmasse gebildet wird.

TSCHIRCH hat aber als auffällig angegeben, dass der Schleim nach innen durch ein besonderes Häutchen, das er als Grenzhäutchen oder inneres Häutchen bezeichnet, konturiert sei. Ich habe zwar morphologisch differenzierte Häutchen oder vielmehr Verdickungen des Schleimes gefunden, doch waren diese durchaus nicht regelmässig und traten nur bei der Behandlung des Schleims mit Alkohol durch die dabei eintretende Schrumpfung auf. Bei der mikrochemischen Untersuchung fand ich auch stets das gleiche Verhalten wie das des übrigen Schleimes und die von TSCHIRCH für das Grenzhäutchen angegebenen Reaktionen traten nicht ein.

5. Mikrochemie des Schleimes.

Um festzustellen, welcher chemischer Natur der Schleim sei, machte ich verschiedene mikrochemische Untersuchungen, die ich sowohl an den perlischmurartigen Schleimtropfen als auch an der homogenen Schleimmasse ausführte, die beide dieselben Resultate ergaben. In Kalilauge quoll der Schleim sehr stark, er wurde jedoch nicht gelöst, sondern verquoll mit unscharf werdender Abgrenzung, sodass nach Zusetzung von Wasser und Alkohol das ursprüngliche Aussehen sich nicht wieder ergab, sondern eine schwach sichtbare, etwas körnige Masse entstand. In Chloralhydrat blieb der Schleim ebenfalls ungelöst und verquoll nur; durch konzentrierte Salzsäure, Schwefelsäure und Salpetersäure wurde er nicht angegriffen.

Ich prüfte den Schleim auf Zellulose, Kallose, Pentose, Eiweiss und Pektin. Um eine etwaige Zellulosenatur des Schleimes festzustellen, wandte ich verschiedene Methoden an. Jod-Schwefelsäure ergab Gelbfärbung, Chlorzink-Jod Gelbfärbung, SCHULTZsches Reagens blieb ohne Einwirkung, Kongorot färbte nicht. Bei der Prüfung auf Kallose fand keine Färbung mit Korallin-Soda statt. Phloroglucin-Salzsäure, zur Prüfung auf Pentose angewandt, färbte den Schleim nicht; bei der Eiweiss-Prüfung verlief die Xanthoprotein-Reaktion negativ. Dagegen hat TUNMANN (1913, p. 571) Färbungen mit Pektinfarbstoffen erzielt. Ich benützte deshalb neutrale Farbstoffe und Farbstoffe in Rohrzuckerlösungen in sehr starker Verdünnung, um das übrige Gewebe nicht mit zu färben, und erzielte schwache, nicht haltbare Färbungen mit den Pektinfarbstoffen Methylenblau, Methylengrün, Bismarckbraun, Hämatoxylin und Saffranin. Rhuteniumrot war nicht zu beschaffen. Diese Farbstoffe wirken aber nur in sehr schwacher Verdünnung und bei längerer Einwirkung, da sonst das übrige Gewebe zu stark mitgefärbt wird und der Schleim nicht mehr unterschieden werden kann.

TUNMANN und TSCHIRCH sind der Ansicht, dass der Schleim zu den Pektinschleimen gehöre und zu der aus Pektinstoffen aufgebauten Mittellamelle in Beziehung stehe (TUNMANN 1907, p. 462, 1913, p. 571; TSCHIRCH 1907, p. 238). Ich schliesse mich der Ansicht von TSCHIRCH und TUNMANN nach meinen mikroskopischen Untersuchungen an, dass Pektinstoffe an dem Schleim-Aufbau beteiligt sind.

V. ALLGEMEINE SCHLUSSBETRACHTUNG.

Das Hauptziel meiner Untersuchungen war die Aufklärung der Sekretbildung bei den Umbelliferen, Compositen, Araliaceen unter Nachprüfung der TSCHIRCH'schen Theorie.

1. Die TSCHIRCH'sche Theorie. - Die Grundlagen dieser Theorie sind einerseits die Behauptung, dass in jungen Sekretgängen eine resinogene Schicht auftrete, andererseits, dass das Sekret nicht in den Epithelzellen, sondern im Harzkanal gebildet werde.

Die r e s i n o g e n e S c h i c h t ist nach TSCHIRCH (1906, p. 1122) "stark bei jungen Kanälen, schwächer bei alten". Sie soll eine besondere wabige oder schaumige Struktur haben, häufig mit Körnchen, Stäbchen oder Fäden und nach innen durch eine zarte Haut, als Grenzhäutchen, abgeschlossen sein.

TSCHIRCH sagt nun selbst (1900, vergl. 1922), dass bei den Coniferen die sekretogene Schicht nicht typisch und sehr zart sei; "viel besser eignen sich zur Lösung der Frage die Umbelliferenkanäle" (1922, p. 350). Meine angeführten Beobachtungen führen mich aber, im Gegensatz zu TSCHIRCHs Ansicht, zwingend zu dem Schluss, dass auch bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen ebenso wie bei den Coniferen eine resinogene Schicht nicht vorhanden ist. Nach TSCHIRCH sollte in den jungen Harzkanälen der Schleim stark ausgebildet sein. Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass bei der Mehrzahl der Umbelliferen und bei den Compositen und Araliaceen überhaupt kein Schleim in den Sekretgängen ausgebildet wird und, was besonders betont werden muss, dass er selbst in den jüngsten Stadien der schleimführenden Arten auf den Längsschnitten vielfach fehlt.

Die Angabe, dass die j u g e n d l i c h e n Harzkanäle, noch ehe Harz in ihnen erscheine, mit Schleim angefüllt seien, war einer der Gründe, die TSCHIRCH zu seiner Theorie bestimmten. Das wichtigste Stadium war aber für TSCHIRCH der etwas ältere Sekretgang, wie er solche 1906, p. 1121, Abb. 3. 4 und auf seiner Wandtafel dargestellt hat und die für ihn den Typus der resinogenen Schicht bilden. Hier soll ein annähernd gleichmässiger Wandbelag die Wände der Sekretgänge auskleiden. In diesem Wandbelag sollen zahlreiche Sekrettröpfchen dicht eingelagert sein, und der Hohlraum, der durch die Schleimtapete gebildet wird, soll die Hauptmasse des Sekrets enthalten. Auch hier gilt, wie soeben für die jüngsten Stadien ausgeführt, dass an vielen Stellen der Sekretgänge (auf Längsschnitten) jede Spur einer Schleimschicht fehlt, ein Punkt, auf den TSCHIRCH in seinen späteren Arbeiten nie eingegangen ist, obgleich TUNMANN schon dieselben Mitteilungen gemacht hatte (1913, p. 231). Wäre der Schleim wirklich ein besonderes Organ der Harzbildung, dann müsste man doch annehmen, dass er die Sekretgänge an allen Stellen in gleicher Weise auskleide. Schon bei den ersten Mitteilungen von TSCHIRCH war es auffällig, dass das Fehlen einer t y p i s c h e n Schleimschicht für die Coniferen und andere Fälle zugegeben, trotzdem aber die Theorie von der resinogenen Schicht allgemein aufrecht erhalten wurde. Ich muss aber betonen, dass, auch wenn kein Schleim vorhanden, die Membran stets verquollen war, aber nur bei den Arten, wo Schleim gebildet wurde. Ich schliesse aus alledem, dass hier die Membran zur Schleimbildung überall befähigt ist, dass die Bildung des Schleimes aber regellos erfolgt, und dass dies ein Vorgang ist, der von der Harzbildung vollständig unabhängig verläuft. Eine Bildung von Schleim und Harz nebeneinander kommt bei zahlreichen andern Sekretionsorganen vor. HANNIG (1922, p. 410) hat schon darauf hingewiesen, dass er die von HANSTEIN beschriebene Bildung von Gummischleim neben Harz in vielen Drüsenzotten für eine von der Harzbildung unabhängige Sekretionstätigkeit hält. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den Umbelliferen, doch handelt es sich hier um Verschleimung von Membranschichten, nicht um eine Sekretionsbildung im engeren Sinne.

Der O r t d e r H a r z b i l d u n g. - Auch der zweite Punkt, der TSCHIRCH zu seiner Theorie geführt hatte, die Behauptung, dass die Sekrettröpfchen nur im Harzkanal, aber nicht in den Epithelzellen ausgeschieden würden, lässt sich für die Umbelliferen, Compositen und Araliaceen ebenso wenig wie für die Coniferen aufrecht erhalten. Wie schon hervorgehoben, ist das Auftreten der Harztröpfchen in den Epithelzellen der Umbelliferen, Compositen und Araliaceen bei weitem nicht so auffällig wie bei den Coniferen, sie sind bei ersteren ausserordentlich klein, aber zahlreich und finden sich im Gegensatz zu den Coniferen in a l l e n Epithelzellen, worauf ich unten noch zu sprechen komme.

Ich habe, wie schon mehrfach betont, ganz besonders auf die Identifizierung der Sekrettröpfchen mein Augenmerk gerichtet. TSCHIRCH hatte gegen SCHWABACH behauptet, dass voraussichtlich ölartige Gebilde vorlägen, während er bei HANNIG schon zugab, dass es sich um harzartige, "sekretogene" Substanzen handle. Aber schon aus dem, was HANNIG und FRANCK an Reaktionen für die Coniferen angegeben haben, geht hervor, dass dort die Harztropfen in den Epithelzellen mit dem Harz

im Kanal übereinstimmten. Für die Umbelliferen, Compositen und Araliaceen ist nun aus dem Vergleich der am Schluss der Arbeit gegebenen Tabelle angeführten Reaktionen ebenfalls klar zu erkennen, dass die Harztröpfchen in den Epithelzellen und das Harz im Kanal sich allen Reaktionen gegenüber genau gleich verhalten, dass also die Sekrettröpfchen in den Epithelzellen und die Harzmassen im Kanal gleicher chemischer Natur sind.

Wenn nun aber mit Sicherheit nachgewiesen ist, dass das gleiche Sekret, das im Kanal gespeichert wird, schon innerhalb der Epithelzellen in Tröpfchenform zur Ausscheidung kommt, dann muss man daraus den Schluss ziehen, dass die Epithelzellen die Bildungsstätten des fertigen Sekretes sind und dass dieses sekundär in die Sekretbehälter transportiert wird.

2. Zum Mechanismus der Sekretbildung. - Um die Bedeutung meiner Beobachtungen für den Mechanismus der Harzbildung der Umbelliferen, Compositen und Araliaceen richtig erkennen zu können, will ich zuerst die Verhältnisse bei diesen Familien mit denen der Coniferen vergleichen.

Es sind hier zwei Unterschiede festzustellen:

a. Bei den Coniferen findet sich das Harz auf dem Sekretfeld vor, während es bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen an unregelmässig im Protoplasma zerstreuten Orten gebildet wird.

b. Bei den Coniferen wird es in auffallend grossen Tropfen ausgeschieden, während bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen die Sekrettröpfchen wegen ihrer Kleinheit nur mit starken Trockensystemen (siehe oben) zu erkennen sind.

S e k r e t - A n t e n . - Für beide Fälle steht fest, dass das Harz in mikroskopisch erkennbaren Tropfen (Sekret-Anten) schon innerhalb der Epithelzelle ausgeschieden wird. MEYER (1920, p. 310) hatte es, auch auf Grund eigener Untersuchungen an *Rhus toxicodendron*, "deren Sekret sich durch Eisenchlorid intensiv schwarz und durch Molybdänsäure tief blau färbt", für wahrscheinlich gehalten, dass die meisten Drüsenzellen der Pflanzen keine "Sekret-Anten" im Cytoplasma bilden, sondern dass das Sekret in feinsten, nicht sichtbaren Tröpfchen im Cytoplasten gebildet wird, von wo aus es durch die Membran des Sekretbehälters in den Kanal fliesst. Als einziges Beispiel, bei dem das Sekret im Plasma in Form kleiner Tröpfchen erscheint, führt MEYER nach BEHRENS' Untersuchungen (1886) *Ononis spinosa* auf, ist aber sehr geneigt anzunehmen, dass BEHRENS sich über das Auftreten von Sekret-Anten getäuscht habe. Ausser den Arten von Drüsenzellen, in denen Sekret-Anten zur Ausbildung kommen (Coniferen, Umbelliferen, Compositen, Araliaceen, *Ononis spinosa*?) wird es wohl solche geben, in denen, wie bei *Rhus toxicodendron* das Sekret nur in diffuser Verteilung gebildet wird, jedoch bedarf dies noch weiterer Untersuchungen.

S e k r e t f e l d . - Aus den Verhältnissen bei den Coniferen geht hervor, dass das Harz dort nicht innerhalb des Cytoplasma, sondern auf dem Sekretfeld zur sichtbaren Ausscheidung gelangt. Es scheint deshalb für die Coniferen die einfache Vorstellung berechtigt, dass das Harz gewissermassen am Verbrauchsort ausgeschieden wird, d.h. direkt an dem Teil der Epithelzellwand, den die Epithelzelle mit dem Harzkanal gemeinsam hat. Sobald das Harz sich hier angesammelt hat, braucht es nur noch durch die Membran befördert zu werden, um an den Aufspeicherungsart zu gelangen. Bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen entsteht eine neue Frage, weil hier das Sekret an zerstreuten Orten innerhalb des Protoplasten sichtbar wird und durch eine bestimmt gerichtete Wanderung nach dem Sekretfeld transportiert werden muss, um in den Harzkanal zu gelangen.

Betrachten wir bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen die jüngsten Stadien, wo in den Epithelzellen der Protoplast noch eine kompakte Masse bildet, so zeigt sich, wie schon erwähnt, dass schon hier das Sekret sich zu Antengrösse ansammelt, dass die Tröpfchen etwa die Grösse von 0,25 - 1 μ erreichen, die übrigens auch später in den erwachsenen Zellen nicht überschritten wird. Da schätzungsweise die Anzahl der Tröpfchen in allen Stadien ungefähr die gleiche bleibt, muss ich den Schluss ziehen, dass die nach dem Sekretraum zu abgewanderten Sekrettröpfchen fortdauernd durch Neubildungen im Cytoplasma ersetzt werden. Die Sekretbildung geht also hier ununterbrochen gleichmässig vor sich und weicht darin von dem

Verhalten der Coniferen ab, bei denen HANNIG und FRANCK eine Periodizität der Harzausscheidung festgestellt haben.

Über die Art und Weise, wie die Sekrettröpfchen aus dem Innern des Protoplasten an das Sekretfeld gelangen, kann ich nichts entscheidendes aussagen. Ich konnte nur feststellen, dass nach dem Sekretfeld zu die Tröpfchen stets dichter angeordnet sind als im übrigen Cytoplasma, und die Vermutung äussern, dass die Tröpfchen also durch Protoplasmaströmung in der Richtung der Ausscheidungsstelle bewegt werden.

Ausscheidung der Harztröpfchen auf dem Sekretfeld. - Es ist wahrscheinlich, dass die Ausscheidung wie bei den Coniferen in Tröpfchenform vor sich geht. Es geht dies daraus hervor, dass in dem mit Sudan oder Alkanna gefärbten frischem Material das Harz vielfach in den Epithelzellen an der Oberfläche des Protoplasten zum Sekretfeld hin im Plasma in kleinen Vakuolen sich befand. Ausserdem sah ich an derselben Stelle die oben beschriebenen Taschen, in denen ebenfalls Harztröpfchen sassen. Es ist nun doch wohl wahrscheinlich, dass die Vakuolen, die sich an der Oberfläche des Protoplasten befinden, sich öffnen und dann die Taschen bilden, wenn ich auch den Vorgang selbst nicht gesehen habe. Für die Ausscheidung in Tröpfchenform spricht weiter auch die Beobachtung, dass in den lebenden und plasmolysierten Zellen Harztröpfchen an der Membran vorkamen, die doch nur durch Ausscheidung aus dem Protoplasten dorthin gelangt sein können. HANNIG hat nun für die Coniferen-Nadeln schon ähnliche Taschen gesehen, die dadurch erkannt wurden, dass sich bei Behandlung mit Chloralhydrat die harzführenden Vakuolen im Protoplasten öffnen (1922, Abb. 11, 12). Es ist also wahrscheinlich, dass HANNIGs Annahme, dass sich die Vakuolen nach aussen entleeren, auch für die Umbelliferen zutrifft.

Die eigentliche Durchwanderung des Harzes durch die Membran habe ich jedoch ebenso wenig wie HANNIG und FRANCK beobachten können. Wie bei den Coniferen (HANNIG 1922, Abb. 19, 20) finden sich auch bei den Umbelliferen, Compositen und Araliaceen auf beiden Seiten desjenigen Membranstückes der Epithelzelle, das zu dem Sekretgang gehört, Sekrettröpfchen der Membran anhaften. Es macht den Eindruck, als ob das Sekret tröpfchenweise durch die Membran hindurchwanderte. Wie diese Wanderung durch eine voraussichtlich mit Wasser durchtränkte Membran hindurch vor sich geht, darüber lässt sich einstweilen noch nichts sagen.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Bei der Mehrzahl der Umbelliferen und bei allen Compositen und Araliaceen wird in den Sekretgängen überhaupt kein Schleim gebildet.
2. Wenn Schleim vorkommt, fehlt er oft in den jüngsten Entwicklungsstadien und tritt in den späteren durchaus nicht als regelmässiger Wandbelag auf.
3. Es besitzen also auch die Umbelliferen (Compositen, Araliaceen), die TSCHIRCH als Musterbeispiele für seine Theorie betrachtet, keine resinogene Schicht.
4. Bei denjenigen Umbelliferen, welche Schleim bilden, sind die Membranen der Harzgänge stets stark verquollen.
5. Der Schleim bildet sich aus diesen Membranen durch wiederholtes tropfenartiges Vorquellen, wobei perlchnurartige Schleimaggregate gebildet werden, die schliesslich zu homogenem Schleim zusammenfliessen.
6. Das Sekret wird im Innern der Epithelzellen in Tröpfchenform ausgeschieden. Die Harztröpfchen sind stets in allen Epithelzellen vorhanden, eine Periodizität der Sekret-Ausscheidung wie bei den Coniferen ist hier nicht festzustellen.
7. Die Sekrettröpfchen sind im Gegensatz zu den Coniferen sehr klein, werden überall im Cytoplasma der Epithelzellen ausgeschieden, zeigen eine gewisse Anhäufung nach dem Sekretfeld zu, werden aber nicht an der Oberfläche desselben wie bei den Coniferen angetroffen.
8. Bei *Anthriscus silvestris* finden sich Harztröpfchen in krugförmigen Vertiefungen (Taschen) des Sekretfeldes eingesenkt. Das Sekret scheint auf dem Sekretfeld in Tröpfchenform ausgeschieden zu werden und dann durch die Membran des Sekretbehälters hindurch in den Sekretraum zu wandern.

=====				
	Umbelliferen	Anthriscus (frisches Material)	Compositen	Hedera Helix
Alk. absol.	At. Lsg. n. 30h P. " " 30h Ag. " " 72h L. " " 30h	Lösg. n. 1 Min.	Am. Lsg. n. 48h I. " " 60h Ar. " " 24h	Lsg. nach 48h
Alkohol-Äther.	At. Lsg. n. 21/2 P. " " 36h Ag. " " 60h L. " " 36h	Lsg. n. 1/2 Min.	Am. Lsg. n. 30h I. " " 30h Ar. " " 30h	Lsg. nach 30h
Äther.	At. Lsg. n. 11/2 P. " " 24h Ag. " " 24h L. " " 24h	Lsg. n. 1/2 Min.	Am. Lsg. n. 24h I. " " 24h Ar. " " 20h	Lsg. nach 24h
Chloroform.	At. Lsg. n. 30h P. " " 36h Ag. " " 36h L. " " 35h	Lsg. n. 1-2 Min.	Am. Lsg. n. 30h I. " " 72h Ar. " " 24h	Lsg. nach 36h
Eisessig.	At. Lsg. n. 48h P. " " 72h Ag. " " 72h L. " " 72h	Lsg. n. 2-3 Min.	Am. Lsg. n. 24h I. " " 72h Ar. " " 24h	Lsg. nach 48h
Chloralhydr.	At. Lsg. n. 48h P. " " 60h Ag. " " 96h L. " " 60h	Lsg. sofort	Am. Lsg. n. 30h I. " " 72h Ar. " " 24h	Lsg. nach 24h
Salzsäure.	At. keine Lsg. P. " " Ag. " " L. " "	Keine Lsg.	Am. Keine Lösg. I. " " Ar. " "	Keine Lösung
Schwefels.	At. Gelbbraunfärbung u. Lösung P. ebenso Ag. Rotbraunfärbung u. Lösung L. ebenso	Gelbbraunfärbung u. Lösung	Am. Rotbraunfärbung u. Lösung I. ebenso Ar. ebenso	Gelbbraunfärbung und Lösung
Salpeters.	At. Gelbbraunfärbung u. Lösung P. Gelbfärbung u. Lösung Ag. ebenso L. ebenso	Gelbbraunfärbung u. Lösung	Am. Gelbfärbg. u. Lösung I. ebenso Ar. ebenso	Gelbbraunfärbung u. Lösung.

At. = *Anthriscus silv.*, P. = *Pimpinella Sax*, Ag. = *Angelica offic.*, L. = *Levisticum offic.*, Am. = *Artemisia vulg.*, I. = *Inula Helentum*, Ar. = *Arnica montana*. - Die Lösungszeiten der Spalten 1,3,4 gelten für fixiertes, 2 für frisches Harz.

9. Diese Sekrettröpfchen stimmen in ihrem mikrochemischen Verhalten genau mit dem fertigen Sekret des Harzkanals überein.

LITERATUR-NACHWEISE.

De BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877. - BECHERAZ, Über die Sekretbildung in den schizogenen Gängen. Diss. 1893. - CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. ed. Jena 1921. - FAHER, Über die Abscheidung von Harzbalsam auf den jungen Trieben unserer einheimischen Populus-Arten, in Beih. Bot. Zentralbl. XXXIX (1922) p. 81. - FRANCK, Über die Harzbildung in Holz und Rinde der Coniferen, in MEZ Archiv III (1923) p. 173. - HANNIG, Untersuchungen über die Harzbildung in Coniferennadeln, Zeitschr. f. Bot. XIV (1922) p. 385. - HANSTEIN, Über Organe der Harz- und Schleim-Absonderung in den Laubknospen. Bot. Ztg. XXVI (1868) p. 697. - MEYER, A., Morphologische u. physiologische Analyse der Zelle. Jena 1920. - MOLISCH, Mikrochemie der Pflanze, 2. ed. Jena 1921. - MÜLLER, N. J. C., Untersuchung über die Verteilung der Harze etc., in PRINGSH. Jahrb. V (1866) p. 385. - ROSENTHALER u. STADLER, Beitr. z. Anatomie von Cnicus benedictus, in Arch. der Pharmacie CCILVI (1908) p. 436. - SCHWABACH, Zur Kenntnis der Harzabscheidung in Coniferennadeln, in Ber. D. bot. Ges. XVII (1899) p. 291. - SCHWABACH, Bemerkungen zu den Angaben von TSCHIRCH etc. in Ber. D. Bot. Ges. XVIII (1900) p. 417. - TSCHIRCH, Über die Bildung von Harzen und Ätherischen Ölen im Pflanzenkörper, PRINGSHEIMS Jahrb. XXV (1893) p. 370. - TSCHIRCH, Angewandte Anatomie I, Wien 1899. - TSCHIRCH, Die Harze u. Harzbehälter, 1. ed. 1900. - TSCHIRCH, Die Harze u. Harzbehälter, 2. ed. 1906. - TSCHIRCH, Die Einwände der Frau SCHWABACH etc. in Ber. D. Bot. Ges. XIX (1901) p. 25. - TSCHIRCH, Pektin und Protopectin, in Ber. D. Pharmac. Ges. XVII (1907). - TSCHIRCH, die Lokalisation der chemischen Arbeit in der Pflanze, in Mitt. Bern. Naturf. Ges. 1914. - TSCHIRCH, Die Membran als Sitz chemischer Arbeit, in Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1914, p. 178. - TSCHIRCH, Die biochemische Arbeit der Zelle der höheren Pflanze und ihr Rhythmus, Bern 1921. - TSCHIRCH, Die Wachs-, Harz- und Farbstoffbildung bei den Cocciden, in Chem. Umschau 1922, p. 349. - TRIEBEL, Über Bau und Entwicklung der Ölbehälter in den Wurzeln der Compositen. Diss. 1885. - TUNMANN, Über die Sekrettrüsen. Diss. 1900. - TUNMANN, Über die resinogene Schicht der Sekretbehälter der Umbelliferen, in Ber. D. pharmac. Ges. XVII (1907). - TUNMANN, Pflanzenchemie, Berlin 1913.

Bemerkungen zur Phylogenie der Algen und Pilze.

Von CARL MEZ (Königsberg Pr.).

Gegenüber den Versuchen von WILLE, BLACKMAN, OLTMANN, PASCHER u.a., die Familien der Algen derart phylogenetisch zu verknüpfen, dass die einzelnen Reihen auf Flagellaten-Formenkreise zurückgeführt werden, habe ich (1) die Flagellaten als von den Zoosporen der Algen abzuleitende Formen dargestellt.

Ich habe die Urformen der Flagellaten als konstant gewordene "Larvenstadien" von Algen bezeichnet in ähnlichem Sinn, in welchem auf zoologischem Gebiet und unter Berücksichtigung der (bei unsern niedrigsten Formen nicht vorhandenen) Sexualität GIARD von "Progenese" und KOLLMANN von "Neotenie" spricht.

Insbesondere für die Chlorophyceen sehe ich demnach mit CHODAT (2), um nur den neuesten gewichtigen Vertreter dieser Ansicht zu zitieren, die primärsten und bekannten, an die Cyanophyceales anknüpfenden Formen in den Palmellaceen.

Wird dieser Standpunkt, dass die unbeweglichen und nicht die beweglichen Stadien der Algen die Primärformen darstellen, festgehalten, so setzt sich die Entwicklung des Hauptstammes des Pflanzenreichs von den Palmellaceen über die Ulotrichaceen fortschreitend bis zu den Coleochaetaceen und von diesen zu den Archeogoniaten ohne wesentliche Lücken fort; die Flagellaten dagegen stellen pleiophyletische Annexe dieses Algen-Stammbaums dar. Die wesentlichen Ähnlichkeiten der

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Moenikes Adalbert

Artikel/Article: [Zur Frage der Harzbildung bei den Umbelliferen-, Compositen- und Araliaceenwurzeln 91-109](#)