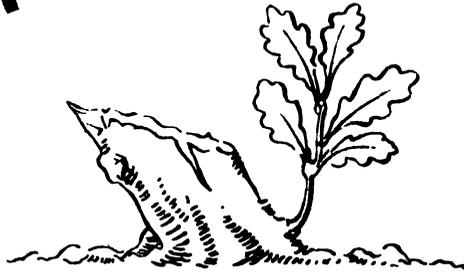


# BOTANISCHES ARCHIV



ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.  
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,  
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT  
KOENIGSBERG.

BAND V HEFT 5-6 AUSGEGEBEN AM 1. MÄRZ 1924.

---

Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Verlag des Repertori-ums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1924 by Carl Mez in Königsberg.

---

Entwurf einer Kritik der Thyllenfrage  
mit Ergebnissen eigener Versuche.  
Von ROBERT LOHSE (Leipzig).

## EINLEITUNG.

Seit MALPIGHI vor fast 250 Jahren in seiner *Anatomia plantarum* zum ersten male auf die eigentümlichen Zellbildungen im Innern gewisser Gefässe aufmerksam gemacht hatte, war ein anziehendes kleines Forschungsgebiet gegeben. Es erschien verlockend genug, den Zusammenhängen dieser bescheidenen Wachstumsvorgänge nachzuspüren. Doch mag es kein Zufall gewesen sein, dass ihrer lange Zeit nur anerkennungsweise gedacht wurde, ebensowenig, dass es einer Frau vorbehalten war, ihnen im Jahre 1845 die erste ausführliche Studie zu widmen: Die grosse Wissenschaft mass ihnen eben zunächst nur geringe Bedeutung bei, und man überliess die Betrachtung eines so armutigen Gegenstandes nach den damaligen Gepflogenheiten der liebenswürdigen Zuneigung, welche schöngeistige Frauen der *Scientia amabilis* entgegenbrachten. Immerhin müssen die widerspruchsvollen Deutungen jener zelligen Ausfüllungen genauere Untersuchungen gebieterisch gefordert haben.

SCHLEIDEN (125, p. 219) wies zwar in den "Grundzügen der Botanik" auf den Zusammenhang der Zellen in den Gefässen von *Hedychium* und *Canna* mit den benachbarten Parenchymelementen hin und gab eine zutreffende Beschreibung ihrer Entstehungsgeschichte; im allgemeinen machte er aber noch das abnorme Eindringen bildungsfähiger Flüssigkeit in die Gefässe für solche Erscheinungen verantwortlich. Auch war

für die Folgezeit der Glaube an ein zelliges "Luxurieren" der Gefässmembran keineswegs ausgerodet.

Ein für die Entwicklung des Problems entscheidender Schritt wurde, so unwahrscheinlich es klingen mag, erst getan, als HERMINE v. REICHENBACH in ihrer klassischen Abhandlung den wuchernden Zellblasen einen Namen beilegte (Thylakosack, Beutel): Vorher hatten ihnen die grossen Fragen der Botanik jede beträchtlichere Beachtung entzogen; man sonntete sie sich in dem wärmenden Lichte einer gewissen Wichtigkeit, ob mit Recht, sei an dieser Stelle noch nicht erörtert.

Seitdem erschienen bis auf unsere Tage in rascher Folge Beiträge zur Thyllenfrage, als Ergebnis teils eigentlicher Thyllenstudien, teils zufällig gemachter Beobachtungen. Auch die umfanglichsten Untersuchungen reichten jedoch nicht aus, mehr als einen Ausschnitt der Gesamtfrage zu bieten, auch wenn sie sich bemühten, das Problem an der Wurzel zu packen und die wesentlichen Ursachen herauszustellen.

Fast jeder grösseren Arbeit gingen Sammelberichte voraus, geeignet, über die Hauptpunkte aufzuklären. Aber wer auch immer das Problem von neuem in Angriff nahm, war sich der Pflicht und der Notwendigkeit bewusst, auf die ursprünglichen Angaben ohne Ausnahme zurückzugreifen und sich mit ihnen in aller Ausführlichkeit auseinanderzusetzen.

#### VERSUCH EINER KRITISCHEN ZUSAMMENFASSUNG DER BISHER AUFGETAUCHTEN ANSCHAUUNGEN ÜBER AUFGABE UND ENTSTEHUNGSURSACHEN DER THYLLEN.

In den einleitenden Bemerkungen war die Bedeutung jenes Vorganges für die Erkenntnisbildung hervorgehoben worden, welcher in der Einsetzung eines Wortes für eine Erscheinung besteht. Mag dieses auch noch so nichtssagend sein, wie gerade im vorliegenden Falle, wo es nur eine auffällige Äusserlichkeit, nämlich das bruchsackartige Vordringen eines Wandungsteiles in den frei verfügbaren Raum, zum Ausdruck bringen will, so wird es doch zur Ursache einer veränderten Einstellung des Denkens auf die Erscheinung. Der natürliche Strom der Dinge rauscht uns in seiner ganzen Fülle entgegen und ist nicht in Wesentliches und Unwesentliches geschieden. Das Wort aber hebt hervor oder schaltet aus, reisst Einzelheiten als selbständige Einheiten aus dem Zusammenhang heraus und ordnet die vermeintlichen Teile jedes Phaenomens nach ihrem vermeintlichen Werte im Rahmen des Ganzen.

Solche aus dem Zusammenhang gerissene künstliche Einheiten sind die Gefässthyllen. Nachdem "der Ungenannte" <sup>1)</sup> zweifelsfrei bewiesen hatte, dass sie nur Zellanhängsel wären <sup>2)</sup>, begann die Suche nach ihrer Funktion.

Sie glichen oft mit Stärke vollgepfropften Tonnen; was lag näher, als ihnen die Aufgabe der Stärkespeicherung zuzuschreiben? Dabei wurde übersehen, dass es sich mit der gleichen Wahrscheinlichkeit um eine aus den Gegebenheiten begreifliche, beiläufige Erscheinung handeln konnte (136, p. 765; 133; 115). Der Stärkegehalt der Thyllenblase entsprach stets dem ihrer Mutterzelle; er konnte, besonders bei krautigen Pflanzen, nahezu Null sein. Worin lag in diesen Fällen die Aufgabe der Thyllen? Vielleicht hatten sie gar keine Aufgabe! Mindestens liess die Deutung an Allgemeingiltigkeit zu wünschen übrig. Auch gibt es alle Übergänge zwischen Befunden, die zur unbestreitbaren Feststellung einer Funktion führen, und anderen, die nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür bieten, auch wenn sie nicht den Eindruck der Beiläufigkeit machen.

Wir müssen uns deshalb anstrengen, eine Grundlage zu finden, welche die Aufteilung des Problems in eine Anzahl Einzelfragen vermeidet, vielmehr alles, was dazu beiträgt, ausschaltet und das Gemeinsame aller in das Gebiet gehörigen Erscheinungen betont. In diesen beiden Aufgaben ist die natürliche Einordnung des Stoffes vorgezeichnet.

Durch CRÜGER (19) wurde zum ersten male eine neue Funktion der Thyllen wahrscheinlich gemacht, ihre Eigenschaft, den Verschluss durch Verwundung blossgelegter Hohlräume herbeizuführen. Parenchymzellen wachsen in der Nähe querer Schnitt-

1) HERMINE v. REICHENBACH. - 2) Abschnürung der Thyllen durch eine Querwand war zwar schon beobachtet worden, schien aber wegen ihres seltenen Vorkommens unwesentlich.

flächen seitlich in die Gefässe und grösseren Interzellularräume hinein und von dort über die Schnittebene hinaus (136, p. 765; 132, p. 390), wobei sie sich lebhaft teilen können. Dadurch wird vorläufig eine nützliche Abgrenzung unversehrter Gewebekörper von in Zersetzung begriffenen erzielt und der ununterbrochene Zusammenhang der äusseren Oberfläche wieder hergestellt.

Eine weitere Förderung erfuhr die Frage durch BOEHM (9). Freilich kam seine falsche, mit beispielloser Zähigkeit verteidigte Auslegung, die Thyllen bildeten sich durch Eindringen von Protoplasma zwischen die inneren Schichten der Gefässmembran, einem Rückschritte gleich, der eine in demselben Jahr erscheinende Richtigstellung durch UNGER (151), welcher H. v. REICHENBACH zu ihren Studien angeregt hatte, nötig machte; dafür lenkte er aber das Hauptaugenmerk von der unfruchtbareren Suche nach der Funktion der Ausfüllungen über zur Klarlegung ihrer Ursachen, indem er ihre Bildung infolge von Verwundung bei gestutzten Zweigen in den Vordergrund stellte, und regte auf diese Weise zu methodischen Versuchen an <sup>1)</sup>.

REESS (113) verwarf die BOEHMSche Auffassung von den wundverstopfenden Funktionen der Thyllen, da sie offenbar nur für einen Teil von ihnen Geltung hatte, ohne selbst eine allgemeinere Lösung zu bringen, und führte seinerseits eine neue Ursache der Thyllenbildung ins Feld: "Bestimmte Zellen an der Grenze von Gefässwänden bleiben länger wachstumsfähig als ihre Umgebung; sie wachsen nach dem Orte geringsten Widerstandes, in die luftgefüllten Gefässe" (siehe auch 33, p. 446). Gleichzeitig bestätigten seine eigenen Ergebnisse noch einmal die Ausführungen des "Ungenannten" über die Herkunft der Thyllen.

Inzwischen waren Stimmen laut geworden, welche den Terminus Thylle nicht nur für Zell-Auswüchse in die Höhlungen der Gefässe, sondern in beliebige vorgebildete Hohlräume in Anspruch nehmen wollten (z.B. 85). Dagegen erhoben sich später abweichende Meinungen, welche die Unterschiede zwischen den beiden Arten von Wucherungen in ein klares Licht brachten und ihre Gleichsetzung schroff ablehnten. Im ersten Falle handelte es sich ja um die Vorwölbung einer von zwei Protoplasten aufgebauten Schliesshaut in einen frei verfügbaren Zellraum, im zweiten aber um den weit weniger verwickelt erscheinenden Vorgang eines blossen Weiterwachsens einer Zelle an einer durch nichts gehemmten freien Fläche. Diese Unterscheidung blieb zwar unanfechtbar und mag auch triftig gewesen sein, solange der reine Tüpfelthyllen-Typus mit schmaler Basis allein bekannt war, bis die Entdeckung aller Übergänge zu breitbasigen Thyllen (95, p. 266) seine Bedeutsamkeit verwischt hatte. Dann sank die Untersuchung des Schicksals der Gefässmembran <sup>2)</sup>, soweit sie die Thylle umspannte, zu einer Frage von sekundärer Wichtigkeit herab. Jedenfalls erschien es in der Folge klar, dass die Zellblasen, wenn ihr Wachstum weiter ging u. wohl gar zu Teilungen führte, ihre Membran nicht durch blosser Dehnung vergrösserten (95, p. 269-70, p. 276).

Auch hier zeigten Nomengebung und Spitzfindigkeiten ihre Tücke, indem sie um charakteristischer Äusserlichkeiten willen die Vereinigung zusammengehöriger Erscheinungen vereitelten. Wir wollen uns dieser künstlichen Scheidung nicht bedienen u. den wegen seiner Kürze brauchbaren Ausdruck Thylle für alle Wucherungen in vorgebildete Hohlräume anwenden <sup>3)</sup>. Der besseren Übersicht wegen erscheint es aber ratsam, die Entwicklung unserer Kenntnisse über die Gefäss-Thyllen zunächst gesondert weiter zu verfolgen.

Neue Vermutungen über sie brachte eine spätere Arbeit BOEHMS (10), welche sich mit der Funktion der Gefässe befasste. Darin wurde SCHLEIDENs (126, p. 361) in abweisendem Tone gehaltene Feststellung, die Gefässe seien zweifellos luftführende Organe (87, p. 12; 125, p. 219) angegriffen. Der Kampf um ihre Funktion hatte schon längst eingesetzt (64, p. 230), und die Stimmen mehrten sich, welche ihnen

1) BOEHMS wertvollste Einzelbeobachtung war wohl die durch das Experiment (29, p. 329) gestützte Feststellung der Unwegsamkeit wundthyllen-erfüllter Gefässe für Luft und Wasser (nur an den Zweigenden). (Siehe auch 65, § 262; 110, p. 188). 2) mochte sie nun bei weiterem Wachstum der Thylle resorbiert oder zerrissen werden (92, p. 144; 133, p. 371 Anm.)- 3) Das ist natürlich nur eine Frage der Übereinkunft.

wässerigen Inhalt zugeschrieben (88, p. 254; 65, § 261). Wir wollen dieser Entwicklung nur die notwendige Erwähnung tun und daran erinnern, dass der Streit zugunsten beider Parteien auslief, indem die Aufgabe der Gefässe, in ihrem Lumen den Transpirationsstrom zu leiten, erkannt wurde, gleichzeitig die Tatsache aber über allen Zweifel erhaben blieb, dass sie sich beim Übergang des Splintholzes in Kernholz mit Luft füllten. Auch konnten sie beides, Luft und Wasser zugleich, enthalten. BOEHM stellte nun eine Eigentümlichkeit fest, welche beiden Arten von Thyllen, den nach Verwundung entstehenden und den, wie man sagte, in gewissen Pflanzen "normal" auftretenden gemeinsam war, dass sie nämlich stets an Stellen in Bildung angetroffen wurden, wo lebendes an abgestorbenes Gewebe grenzte, z.B. an der Scheide von Splint- und Kernholz oder in der Nähe von Wundflächen. Er schuf sofort einen ursächlichen Zusammenhang und machte die Entstehung der Wucherungen vom Erfülltwerden der Gefässe mit Luft von gewöhnlicher Tension, d.h. derjenigen der äusseren Atmosphäre, abhängig, obwohl es hätte sein Misstrauen wecken sollen, dass die Thyllenbildung in gestutzten Zweigen schon nahe unter der Schnittfläche aufhörte (29, p. 331; 95, p. 295), während der Ausgleich mit der Aussenluft sich doch sicher auf grössere Tiefen erstreckte, bevor der luftdichte Verschluss gegen die Aussenwelt verwirklicht worden war. Auf die geringe Mächtigkeit des abschliessenden Gewebes hatte übrigens schon CRÜGER (19) hingewiesen. Aus der neuen ktiologischen Erklärung ergab sich sogleich eine neue Aufgabe der Verstopfungen: Sie sollten die saftleitenden Organe gegen die Umwelt oder das Kernholz abdichten (29, p. 326; 141, p. 470), um die negative Gasspannung der tätigen Gefässe zu erhalten oder wiederherzustellen (30, p. 37; 95, p. 286).

An dieser Auslegung konnte der Einwand nicht viel ändern, dass es in vielen Fällen gar nicht zu einem ausreichenden Verschlusse kam, wenn die Thyllen vorzeitig ihr Wachstum einstellten; denn in den Anfängen stecken gebliebene Auswirkungen beweisen noch nichts gegen die Anwendbarkeit einer Deutung (89, p. 5). Dagegen wohnt ihr wie jeder anderen teleologischen Erklärung nur eine begrenzte Geltung inne. Wir sollten uns stets hüten, überall Zwecke zu suchen, und uns lieber an der Auffindung des Erhaltungsgemässen genügen lassen.

BOEHM hatte einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Spannung der Gefässluft und der Thyllenbildung hergestellt. Worin er bestand, war jedoch zunächst nicht klar, und es wurde deshalb einstweilen der auf normale Tension gebrachte Sauerstoff als vermutlich wirksamer Faktor (siehe auch 151, p. 766) genannt. So verführerisch die Annahme sich anliess, den massgebenden Einfluss in der Verschiebung der Druckverhältnisse zu suchen, so unfruchtbar erwies sie sich in der Folge (siehe auch 95, p. 285). Warum genügte nicht die damals schon bekannte Tatsache, dass die Mauerzellen eines Interzellularkanals trotz anscheinend geringeren Hemmnissen, als sie die Gefässthyllen zu überwinden hatten, für gewöhnlich nicht zur Verschlussbildung schreiten, um auf die Aussichtslosigkeit des Standpunktes aufmerksam zu machen? Scheute man sich vor unzutreffenden Analogien?

Eine ganze Reihe von Unterschieden und Ähnlichkeiten hatte die schwierige Suche nach der Funktion der verschiedenartigen Zwischenzellkanäle und der Gefässe schon entdecken lassen; man forschte eifrig nach Verbindungsgängen oder Abgrenzungen (65, §§ 260, 251, 238) zwischen dem einen und dem andern Kanalsystem und nach der Aussenwelt (88, p. 254). Dabei zeigte sich oft der Wunsch als Gedankenbildner. Wertvoll war die Feststellung der Membranlosigkeit der Interzellularräume (65, § 207). Dagegen förderte die Untersuchung der Wandbildungen bei den Milchröhren lange keine einwandfreie Deutung zutage, was an der eigenartigen Entwicklung dieser Zellen (durch Einschieben sich verlängernder Schläuche zwischen andere Zellen) gelegen haben mag. Oft wurden Sekreträume und -Zellen miteinander verwechselt (62, p. 45; 87, p. 19). Im Laufe der Zeit ging im Wechsel der jeweiligen Anschauungen die Funktion der Durchlüftung von den trachealen Elementen auf die reinen Interzellularräume und Interstitien über, die Funktion Flüssigkeiten einzuschliessen umgekehrt von diesen auf jene (65, § 209), endlich blieb die vermittelnde Ansicht, dass beide Formen je nach dem besondern Fall und den näheren Umständen Luft, oder Flüssigkeit, oder beides enthalten können, siegreich (6, p. 220; 123, p. 41-42; 138).

MEYEN rechnete die Luftgänge zu den Sekretbehältern, "insofern sie ein Sekretum, nämlich Gas, absondern" (85, p. 194). Diese Bemerkung leitet über zu den Feststellungen einer späteren Zeit. Nicht nur die Gefässe stehen zeitweise unter negativem Druck, sondern auch die Luftkanäle. Die Zusammensetzung der Binnenluft ändert sich ausserdem gleichläufig mit den periodischen Schwankungen im Stoffwechsel und kommt bisweilen der Aussenluft nahe (6, p. 221; 40, p. 251). Wir bedienen uns dieser Erkenntnis nur vorläufig, um darzutun, dass trotzdem auf diese Weise kein Vorwachsen der Kanal-Mauerzellen erreicht wird. Gleichzeitig weisen wir als unwahrscheinlich zurück, dass die Pflanze sich auf eine ganz bestimmte Luft-Zusammensetzung kapriziert, die sie braucht um Thyllen zu bilden. Der Sauerstoff-Gehalt der Binnenluft ist zuzeiten eher höher als der der Aussenluft. Er ruft aber dennoch keine Zellwucherungen hervor.

MELLINKs (84) Abhandlung über die Interzellular-Wundthyllen brachte die Untersuchungen in diesem Teilgebiete in Fluss. Zwar wurde eine Gleichstellung mit den Gefässthyllen abgelehnt, die Entstehungsweise dagegen als durchaus übereinstimmend bezeichnet. Damit war die Verwandtschaft beider Erscheinungsformen im Grunde zugegeben. Die wohl durch Tierfrass erzeugten Wunden, welche Blatt- und Blütenstiele von *Nymphaea alba* häufig aufwies, zeigten sich durch Wucherungen verstopft, welche offenbar durch haarartiges Vorwachsen der Luftkanal-Mauerzellen entstanden waren. Hier schien der Abschluss der Binnenräume gegen eindringendes Wasser die deutliche Aufgabe der abnormen Bildungen zu sein. Es konnten ein- und mehrzellige Thyllen beobachtet werden. Sie verdankten wohl dem Wundreiz oder seinen Folgen ihre Entstehung. Ihre Zahl nahm von der verletzten Stelle weg sehr schnell ab. Immerhin erstreckte sich die Wirkung auf beträchtlichere Entfernungen (bis 2 cm). Leider glaubte MELLINK zwischen Wundthyllen und den sogenannten normalen eine scharfe Grenze ziehen zu müssen (welche sich als künstlich und unzweckmässig herausstellte), indem er die Einordnung der kallusartigen, durch Verletzung entstehenden Wucherungen in die Reihe der Thyllenbildungen verwarf. Das erscheint sonderbar, denn er hatte selbst auf die in den Interzellularen derselben Pflanze vorkommenden Normalthyllen, die mauerbürtigen Pseudo-Diaphragmen, hingewiesen. Vielleicht bestand der Hinderungsgrund, sie für Thyllen auszugeben, für ihn darin, dass sie nicht, wie die Gefässthyllen des Kernholzes, an der Wunde zweier Lebensabschnitte auftraten, vielleicht auch in ihrer Verästelung, obwohl sie sich nicht sonderlich idioplastenhaft geberden.

Hier ist wohl der rechte Ort, um einige andere bis dahin bekannt gewordene Fälle von Interzellularwucherungen inbetracht zu ziehen. SCHLEIDEN (128) schilderte die Anatomie der Gummigänge von *Opuntia peruviana* mit den papillenförmig in die Höhlung hineinragenden Mauerzellen. Die gleichen Beobachtungen wurden noch verschiedentlich gemacht, woraus ihre grosse Verbreitung hervorging (vergl. 28; 50; 142, p. 107; 83; 25). Nicht selten füllten die wuchernden Zellblasen die vorgebildete Höhlung völlig aus. De BARY (6, p. 55-56) beschrieb einen Fall, wo einige die substomatäre Höhlung einer Wasserspalte begrenzende Zellen zu Thyllenblasen ausgewachsen waren (*Tropaeolum Lobbianum*) und bildete ihn ab; SCHWENDENER (130, p. 861) erwähnte weitere Verstopfungen dieser Art bei *Prunus Laurocerasus* und *Camellia japonica* (vergl. 142, p. 134). Die substomatären, aber auch viele der in Interzellularkanäle entwickelten Ausfüllungen entstanden offensichtlich ohne vorausgehende Verletzung und konnten deshalb mit den entsprechenden Gefässthyllen verglichen werden.

Mit der Zeit war eine ausführlichere Zusammenfassung der verstreuten Ergebnisse nötig geworden. Dieser Aufgabe unterzog sich MOLISCH (95), wobei er die Schwierigkeit des Gegenstandes hervorhob, und machte sich die Mühe, alle Pflanzen, bei welchen bisher Thyllenbildung in den Gefässen ohne vorhergegangene äussere Eingriffe aufgetreten war, in einem Verzeichnis aufzuführen. Denn sie konnte erwiesenermassen als wertvolles Unterscheidungsmerkmal der Arten oder grösserer verwandter Gruppen gelten. Auch liess vielleicht ein Überblick über das Verbreitungsgebiet der Wucherungen Schlüsse auf den Grund ihres Erscheinens zu. Diese Vermutung war, wie sich allmählig zeigte, trügerisch. Wenn auch bestimmte Gattungen oder Familien eine besondere Neigung zur Thyllenbildung äusserten, so war doch ihr

Vorkommen keineswegs auf den einen oder anderen Pflanzenstamm beschränkt; im Gegenteil dazu zeichneten sich einzelne Arten thyllenreicher Familien dadurch aus, dass in ihren Gefässen Füllzellen gänzlich fehlten.

MOLISCH ging auch ausführlich auf Funktion und Ätiologie der Thyllen ein, bezeichnete es als einen Irrtum, wenn man den negativen Gasdruck der Binnenluft als Entstehungsursache annähme (95, p. 285) und hielt vielmehr den Wundreiz für eine solche. Die Abhandlung stellte die bisherigen Ergebnisse übersichtlich dar und enthielt eine Menge neuer Einzelbeobachtungen, auf welche hier und da noch einzugehen sein wird.

Durch RAATZ (110) erfuhr die teleologische Seite der Thyllenfrage eine herbe Kritik. Er griff die Meinung an, die Füllzellen hätten die Aufgabe des Abschlusses toter Gewebe von lebenden. Zwar liessen sich zutreffende Fälle dieser Art nicht ableugnen, doch gäbe es auch viele Ausnahmen, wo Wucherungen schon in den jüngsten, fast unmittelbar auf den Cambiumring folgenden Gefässen schön entwickelt wären. Hier könnte von abgestorbenem Kernholz wohl nicht die Rede sein, noch weniger liesse sich die Deutung auf die Coniferen anwenden, denn ihre Tracheiden seien ohnedies schon geschlossen und eines zelligen Verschlusses gar nicht bedürftig. Diesen als eine zweckmässige Einrichtung zu bezeichnen sei verfehlt <sup>1)</sup>. Vielmehr habe man es hier zu tun mit den Auswirkungen eines Wundreizes, welcher von den Markflecken oder -Wiederholungen genannter Wundparenchymwucherungen ausging, mit einer Übertragung gesteigerten Wachstumsbestrebens von verletzten Gewebeteilen auf unverletzte.

Es zeigte sich immer deutlicher, dass dem Problem mit Zweckmässigkeits-Erklärungen nicht recht beizukommen war, und es musste deshalb immer mehr Wert darauf gelegt werden, den Einfluss äusserer Faktoren, vor allem der Luft, des Wassers und seiner Leitung auf die Entstehung der Füllzellen durch eigens angestellte Versuche zu bestimmen.

Wir übergehen am besten einzelne kleine Hinweise, die sich stellenweise in der Literatur finden und springen über auf die ausführlichen Betrachtungen, welche WINKLER (165) diesem Gegenstande widmete. Wie zu erwarten war, bezeichnete er immer noch Ätiologie und Funktion der Thyllen als eine offene Frage und bedauerte das Fehlen einer umfassenden Kritik. Auch die geringe Neigung der Ausstülpungen, sich durch eine Querwand von ihrer Mutterzelle abzugliedern, konnte ihm nicht als wesentliche Eigenschaft erscheinen, denn er hatte sich nicht getäuscht, als er den extrem weiten Gefässen tropischer Lianen die Fähigkeit zuschrieb, die Bildung mehrzelliger Wundhaare zu ermöglichen. Sie wuchsen allerdings nur bei *Jacquesmontia violacea Choisy* zu 6 - 10-gliedrigen Schläuchen heran, und es liess sich auch nach wenigen Tagen ein völliger Verschluss der beträchtlichen Hohlräume an der Schnittwunde feststellen. Bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen wurde er dagegen auf besondere Weise, nämlich durch Verschleimung oder Vergummung erzielt, andere wieder zeigten nur kleine, ungeteilt bleibende Thyllen. Bei *Lygodium*-Arten traten weder sie noch sonstige Verstopfungen auf. Die Haarzellen speicherten auch dann keine Stärke, wenn das Holzparenchym solche reichlich führte, wohl aber die blossen, unseptierten Ausstülpungen (*Ipomoea rosea*). Das weist uns immer nachdrücklicher darauf hin, dass es unnötig ist, eine besondere Funktion der Stärkespeicherung für die Thyllen anzunehmen. Es ist wohl vielmehr am Platze, die Holzparenchymzellen mit Kartoffelkellern zu vergleichen, die seitlich erweitert wurden und nun grösseren Vorräten Raum bieten (siehe auch 94, p. 82).

WINKLER legte sich nun die Frage vor, welche der mit der Durchschneidung geänderten oder neu geschaffenen Bedingungen eigentlich die Wundthyllen-Bildung zur Folge hätte und versuchte, an der Hand kritischer Erwägungen zunächst diejenigen unter ihnen herauszufinden, welche nicht dafür inbetracht kommen konnten. Erst wenn ihre Unwirksamkeit erwiesen war, hatte man freie Bahn, um entweder den Wundreiz selbst für die Erscheinung allein verantwortlich zu machen, oder ihm das gleiche

1) Gerade das Stammholz von *Abies pectinata*, welches sich nur durch geringe Harzbildung auszeichnet, neigte lediglich zu spärlicher Thyllenbildung, obwohl sie zweckmässig hätte reichlich ausfallen müssen.

Schicksal zu bereiten und seine Bedeutungslosigkeit aufzudecken. Verschiedene Beobachtungen waren geeignet, Zweifel gegen seinen entscheidenden Einfluss aufkommen zu lassen. Thyllen entwickelten sich in den untersuchten Fällen nur in verletzte Gefässe, aber nicht in die ihnen benachbarten. Wundreiz pfllegt sich aber sowohl in der Längs- wie in der Quer-Richtung auszubreiten. Diesem Einwand fehlt die Beweiskraft, so einleuchtend er erscheint, weil das Ausbleiben einer Weiterleitung in der erwarteten Ausdehnung nicht gegen ihr Vorhandensein schlechthin spricht. Sie kann ja durch irgendwelche Hemmungen, die sich ihr sicher stets entgegenstellen werden, zum Auslöschten gebracht werden, ehe es ihr möglich war, auf nähere oder weitere Entfernungen überzugreifen. Die Ausbreitung eines Reizes über das Nachbargebiet hat ihre Grenze; ihr Mass bestimmt der einzelne Fall. Durch RAATZ war auch bereits das Vorkommen von Wucherungen festgestellt worden, welche offenbar durch Weiterleitung eines Wundreizes zustande kamen und sich in unverletzte Tracheiden erstreckten. Die ähnliche Beobachtung MELLINKs bei *Nymphaea alba*, wo nach dessen Schilderung nicht nur die verletzten, sondern auch benachbarte unverletzte Interzellularräume zur Thyllenbildung schritten, glaubte WINKLER anzweifeln zu müssen (siehe auch 3, p. 90). Ebenso schien ihm die Tatsache für seine Auffassung zu sprechen, dass STRASBURGERS Quetschversuche trotz starker Verwundung keine Ausfüllung intakt gebliebener Gefässe hervorriefen, die Wasserleitung vielmehr fort-dauerte. Es muss hier immer wieder mit allem Nachdruck in den Vordergrund gestellt werden, dass ein Ausbleiben einer Wirkung nichts gegen das Vorhandensein einer dafür angeführten Ursache aussagt. In der Natur sind sovieler Ursachen am Werke, welche ihre Folgen gegenseitig ganz oder teilweise aufheben und unserer Beobachtung entziehen; ja, wir ahnen stets nur Ursachen, weil wir uns ihrer Tätigkeit nur dann bewusst werden, wenn ihre Folgen eine unsern Sinnen zugängliche Gestalt angenommen haben. Mögliche Ausgestaltungen, welche durch innere Reibung gegenstrebigter Kräfte verloren gehen, bleiben dagegen unserer Erkenntnis verborgen. So liegen vielleicht die Dinge in dem letzten angeführten Falle. Es ist anzunehmen, dass die keineswegs unterbrochene Wasserleitung in den unverletzt gebliebenen Gefässen den hemmenden Faktor abgeben kann, wie es sich überhaupt in der Folge herausstellen wird, dass das flüssige Wasser wie die Kallus-, so auch die Thyllenbildung merkbar beeinträchtigt. Ähnlich verhält es sich mit der Normal-Thyllenbildung. Hier ist eben der hemmende Faktor, das flüssige Wasser, durch Luft-Erfüllung der Gefässe in Wegfall gekommen (siehe auch 84, p. 750; 95).

Der wichtigste Einwand WINKLERs gegen die Wirksamkeit des Wundreizes ist wohl jener, welcher auf die "normale" Entstehung der Füllzellen hinweist (bei der Bildung des Kernholzes), wo es sich nicht um eine Durchschneidung von Gefässen handelt. Doch wird darauf erst später einzugehen sein. Es tritt das Bestreben hervor, einen gemeinsamen Grund für das Auftreten aller Arten von Gefässthyllen herauszuarbeiten. Der Verfasser kommt schliesslich darauf zu, das Aufhören der Wasserleitung und die Erfüllung der trachealen Elemente mit Luft von normalem Drucke und normaler Zusammensetzung dafür in Anspruch zu nehmen. Für diese Anschauung sprach eine Reihe von Befunden, u. a. der Entwicklungshergang beim herbstlichen Blattfall. An der Stielbasis tritt hier Thyllen- oder Gummibildung auf (135), bevor durch die Ablösung des Blattes die Unterbrechung der Leitungsbahnen erfolgt und damit eine Wunde geschaffen ist. Nun nimmt seine Transpiration mit seinem zunehmenden Alter ab, um nahezu auf Null zu sinken. Nach ihrem Aufhören ist die negative Gasspannung in den Tracheen wohl sehr gering, wenn nicht aufgehoben. Die vorher immer mit Wasser in Berührung stehenden Tüpfel oder grösseren Membranstellen der Thyllen-Mutterzellen grenzen jetzt direkt an Luft. Vor allem ist die Wasserleitung als solche unmöglich gemacht, an welcher vielleicht die Nachbarzellen der Gefässe unmittelbar beteiligt sind. Mit diesen weitgehenden Veränderungen könnte die Bildung von Füllzellen etwas zutun haben. Da es möglicherweise unlösbare Schwierigkeiten bereitet hätte, die inbetracht kommenden Faktoren gesondert wirken zu lassen, versuchte WINKLER, die Frage dadurch einer Lösung näher zu bringen, dass er die Wasserleitung in den durchschnittenen Gefässen aufrecht erhielt. Sonst hatte die Unterbrechung der Leitungsbahnen die sofortige Sistierung der Wasserbewegung zur Folge. Nun wurde sie in beiderseits mit queren Wundflächen versehenen Zweig-

stücken durch Hindurchsaugen oder -Pressen von Wasser künstlich aufrecht erhalten. Erst nach Verlauf von 12 Tagen machte sich eine Hemmung in Gestalt beginnender Thyllenbildung bemerkbar. Eine den Vorgängen bei dem herbstlichen Laubfalle entsprechende Erscheinung liess sich an ihrer Spreite beraubten Blattstielen beobachten. Sie werden gewöhnlich wie Internodienreste unter basaler Thyllenbildung vorzeitig abgestossen. Setzt man aber der Schnittfläche einen Gipsblock auf, der die Transpiration unterhält, so bleibt der Blattstiel noch wochenlang an der Pflanze. Dies ist ein Zeichen für das Ausbleiben der basalen Thyllenbildung.

Weitere ähnliche Versuche<sup>1)</sup> zeitigten das übereinstimmende Ergebnis, dass das Aufhören der Wasserleitung ohne Zweifel die Entstehung zelliger Gefäss-Ausfüllungen im Gefolge hat, mindestens aber begünstigt. Diese Tatsache erscheint uns aber keineswegs zwingend, daraus einen ursächlichen Zusammenhang herzuleiten. Denn auch wenn die Wasserbewegung nach der Verwundung unterhalten wurde, zeigte sich mit der Zeit doch spärliche Thyllenbildung. Was weiterhin die Veränderungen in den Druck-, Sauerstoff- und Wasserverhältnissen anbetrifft, welche sich mit der Sistierung einstellen, so haben wir schon früher unsere Bedenken gegen die Annahme laut werden lassen, sie könnten einen Reiz darstellen, welcher ein nachträgliches Wachstum der Parenchymzellen auslöst. Es scheint hieraus vielmehr deutlich zu werden, dass wir es eher mit der Beseitigung einer in der Wasserbewegung gegebenen Hemmung zutun haben. WINKLER hielt ja selbst den Einfluss der Druck- und Stoffverschiebungen für klärungsbedürftig und wolte auch dem Wundreiz eine kleine, wenn auch nicht ausschlaggebende Rolle zuweisen.

Wir sind nunmehr mit unsern Erwägungen zu einem gewissen Abschluss gelangt, und es bleibt uns zunächst nur übrig, die beträchtlichen Zweifel hervorzuheben, welchen die Gesamtheit der aufgetauchten Deutungen begegnet. Die Hinweise auf die Unzulänglichkeit unserer Anschauungen über Aufgaben und Entstehungs-Ursachen der Thyllen klingen alle wenig ermutigend<sup>2)</sup>. So sei mehr der Vollständigkeit wegen noch auf die wichtigsten Beiträge der letzten Zeit aufmerksam gemacht, soweit sie das Bestreben erkennen lassen, beide Teilfragen einer Lösung näher zu bringen.

Vor allem hat das Auftreten substomatärer Thyllen zu teilweise äusserst sinnreichen Auslegungen ihrer Bestimmung Veranlassung gegeben. HABERLANDT (49) schilderte die merkwürdige Verlegung der Schliessspalten, welche an alten Laubblättern einer *Tradescantia viridis* durch blasenförmige Ausstülpung einer oder zweier Nebenzellen in die Atemhöhle erzielt wurden. Da es sich um eine mit häufigem Wassermangel kämpfenden Pflanze handelte, war die Annahme einer zweckmässigen Gegenwirkung gegen übermässigen Wasserverlust vorerst nicht von der Hand zu weisen. MOLISCHS (95) Untersuchungen hatten jedoch für *Tradescantia guyanensis* das Ergebnis, dass hier Füllzellen vereinzelt schon in den jüngsten, eben aufgerollten Spreiten entstanden, in alten dagegen über 90% der Atemhöhlen verstopft waren, u. zwar vorwiegend durch das Auswachsen von Mesophyllzellen. Dabei stellte es sich als gleichgiltig heraus, ob die Pflanzen im feuchten oder trockenen Raume kultiviert wurden. *Tradescantia zebrina* und *Tr. pilosa*, sowie *Begonia gunnerifolia* bildeten beständig nur wenige Füllzellen. Die eben kurz mitgeteilten Fälle finden sich in der Literatur schon so oft zitiert, dass es fast nötig ist, sich wegen der neuerlichen Beschreibung so bekannter Tatsachen zu entschuldigen. Doch liess sie sich kaum vermeiden, weil die erwähnte Deutung dieser Verstopfungen als eines zweckmässigen Verdunstungsschutzes nicht die einzige blieb. CONWERTZ brachte eine neue. SCHWENDENER hatte die Funktion der Spaltöffnungen als zeitlich begrenzt hingestellt (130). Die im Alter auftretenden stomatären Thyllen und Harzgangwucherungen konnten also auch einen Abschluss von Organen bezwecken, welche ihre Aufgabe nicht mehr erfüllten (16, p. 40). BILLINGS (8) fügte eine weitere Auslegung hinzu. Für ihn waren die Thyllen in den Atemhöhlen alter *Tillandsia*-Blätter

1) z.B. mit Luftwurzeln von *Philodendron squamiferum*. - 10) z.B. GERTZ: 1917 (36, 37): "Auch die Ätiologie der Thyllen ist in verschiedener Weise beantwortet worden". - HABERLANDT: 1918 (48, p. 305): Die anatomisch-physiologische Untersuchung der Thyllen ist demnach noch keineswegs als abgeschlossen zu betrachten.

möglicherweise befähigt, den Öffnungsmechanismus der Spalte anstelle der durch übermässige Membranverdickung unbeweglich gewordenen Schliesszellen zu übernehmen. Die Füllzellen entstammen seitlichen Parenchymelementen und wachsen oft bis an die Innenöffnung der Spalte heran, diese völlig verschliessend. Trat nun bei starker Wasserzufuhr eine beträchtlichere Turgor-Erhöhung des Zeugegefüges ein, so vermochte es vielleicht infolge Gestaltveränderung die anhängende Thyllenblase von der Berührungsfläche abzudrängen und auf diese Weise die Spalte zu öffnen. Daraufhin angestellte Versuche verliefen aber vollständig ergebnislos, sodass BILLINGS schliesslich auf die Annahme eines dauernden Stoma-Verschlusses zurückkam.

Obgleich sich nun auch nicht abstreiten lässt, dass Veränderungen dieser Art die Wasserabgabe wesentlich beeinflussen können, so hat es doch wenig für sich, wenn jeder einzelnen thylloiden Erscheinungsform eine besondere Aufgabe zugeschrieben wird. Doch ist die Reihe der bisher aufgezählten Vermutungen keineswegs erschöpfend.

KRIEG (68) machte gelegentlich seiner Ringelungsversuche die Wahrnehmung, dass sich die Gefässe an der Wundstelle und in einiger Entfernung oberhalb und unterhalb mit Thyllen verstopften. Da nun eine Durchschneidung dieser Gefässe nicht erfolgt war, so erblickte er in dieser Tatsache eine Widerlegung der Anschauung, die Entstehungsursache der Ausstülpungen sei die Erfüllung der trachealen Elemente mit Luft von gewöhnlicher Tension, ebenso der Meinung MOLISCHS, der Zweck liege in einem Abschlusse gegen Staub und Atmosphäerilien. Vielmehr spräche die Häufung von Gerbstoff und Stärke in den Füllzellen für ihre Verwendung bei der Stoffleitung und -Speicherung.

H. v. ALTEN (1; 2) brachte weitere wichtige Feststellungen und anziehende Deutungen: "Bei Wurzeln treten Thyllen durchaus nicht erst auf, nachdem das Holz ein gewisses Alter erreicht hat, sondern in der Mehrzahl der untersuchten Fälle gerade in den jüngsten Gefässen". Ferner scheint Kleinheit der Gefäss-Lumina der Bildung von Füllzellen hindernd im Wege zu stehen (siehe 1, p. 5). Doch bleibt auch diese Beziehung nicht ohne Ausnahme (p. 80: *Gordonia excelsa*). Den eigentlichen inneren Beweggrund der Thyllen-Entstehung sah er in ihrem rätselvollen Eingreifen in die Saftleitung (Prinzip der Vergrösserung der Berührungs-Oberfläche). Erst in zweiter Linie, nach Erfüllung dieser Aufgabe, schienen sie als Stärkespeicher zu dienen. Nach HABERLANDT (vergl. 48) seien sie befähigt, Stoffe in die Gefässe hineinzupressen und umgekehrt ihnen solche zu entziehen. Zu dieser Annahme berechtigte vor allem das Nacheinander in der Bildung der Ausstülpungen desselben Gefässes, als sollten funktionslos gewordene Füllzellen durch neue ersetzt werden. Es wäre der Zweckmässigkeit widersprechend, wenn weiträumige Tracheen erst für höhere Anforderungen des Saftverkehrs gebildet und kurz darauf wieder verstopft würden. Gleichwohl könnten die Wucherungen auch als Verstopfungs-Einrichtungen wirken, in anderen Fällen wieder die Kapillarität der Leitungsbahnen durch Verengung steigern und als Klettervorrichtungen für das Wasser fungieren, schliesslich als Aussteifungen das Zusammengepresstwerden schwachwandiger Gefässe verhindern.

Wenn wir nun auch den Bemühungen, in das verwickelte Getriebe des Stoff- und Kraftwechsels zwecksuchend einzudringen, die Anerkennung nicht versagen dürfen, so sei es doch erlaubt, darauf aufmerksam zu machen, dass sich eine endlose Reihe immer neuer Funktionen feststellen liesse, wollte man jedem Befunde, welcher sich auf Form, Inhalt und Lage eines Elementes bezieht, eine besondere Absicht der Natur zugrundelegen. Der Zweck ist eine durchaus menschliche Erfindung. Die Natur wirkt jenseits von Absicht und Zufall.

Den Grund für die Thyllenbildung suchte v. ALTEN bei den Wurzeln zum Teile in einer Reizwirkung, welche das Wasser auf das Plasma der Parenchymzellen ausübt (1, p. 100), sowie in dem durch gesteigerte Verdunstung abnorm erhöhten negativen Gasdrucke (2), im Gegensatz zu WINKLER, welcher im Aufhören der Wasserleitung eine wesentliche Ursache gekennzeichnet hatte, deren Wirksamkeit im älteren Holze übrigens nicht bestritten wurde. Das Auftreten von Füllzellen in den jüngsten Gefässen ist dagegen nicht, wie v. ALTEN glaubte, auf die Wurzeln beschränkt, sondern hat sein Analogon in Beobachtungen, welche in Stämmen gemacht wurden (33; 23, p. 61-62). Schliesslich sei erwähnt, dass er physikalische Veränderungen, nicht aber

chemische, für die thyllenbildenden Faktoren ansah.

Mit einer Auslegung, welche GERTZ einem seiner Versuche mit Luftwurzeln von *Monstera* gab, wollen wir unsere zusammenfassenden Betrachtungen abschliessen. Nachdem er zuvor die Leitfähigkeit solcher Wurzeln, welche noch nicht bis auf den Boden reichten, nach Entfernung der Spitze festgestellt hatte, überliess er andere, ebenfalls geköpfte Exemplare sich selbst. Die nach einiger Zeit auftretenden Thyllen hielt er für die Folgen eines traumatischen Reizes, oder besser für die Auswirkungen irgend welcher in ihm steckenden massgebenden Komponenten. Da nun die verwendeten Luftwurzeln als wasserleitende oder wasser-aufnehmende Elemente noch nicht inbetracht gekommen waren, also von einer Sistierung der Wasserleitung hier nicht die Rede sein konnte, glaubte GERTZ auf sie nicht die WINKLERSche Deutung der Thyllen-Ätiologie anwenden zu dürfen.

Dieses Beispiel stellt uns noch einmal mit aller Schärfe die Schwierigkeiten vor Augen, welche eine Erklärung der Thyllen-Entstehung verursacht, wenn es sich darum handelt, für einen Einzelfall die passende Auslegung zu finden, welche gleichzeitig die Gesamtheit aller hierher gehörigen Erscheinungen begreifen lässt.

#### DIE THYLLEN ALS ERGEBNISSE EINES INNEREN SPANNUNGS AUSGLEICHES.

Die Erörterungen des vorangegangenen Teiles haben uns gelehrt, dass die Suche nach der Aufgabe der Thyllen in dem oder jenem Falle wohl ein befriedigendes Teilergebnis zeitigte, dass aber die Frage nach ihrer Funktion schlechthin missig war; vielmehr genigte es, ihre begrenzt erhaltungsmässige Wirksamkeit hervorzuheben. Auch eine für ihre Bildung gemeinsame Ursache liess sich nicht auffinden; die im Laufe der Zeit dafür gehaltenen Faktoren riefen die Erscheinung nicht hervor, sondern hemmten oder förderten sie höchstens. Es sei nun im folgenden gestattet, auf die Schar der Beobachtungen, Deutungen und Einwände aufmerksam zu machen, welche geeignet gewesen wären, die Erforschung der Ätiologie der Thyllen auf eine breitere Grundlage zu stellen.

SCHLEIDEN hatte die zelligen Gefäss-Ausfüllungen als eine Verfallserscheinung bezeichnet, als er den *Marasmus senilis* weiter Spiralröhren alternder Scitamineen-Stämme beschrieb (125; 6, p. 177; 151; 65, § 262). Auch dem "Ungenannten" konnte es nicht verborgen bleiben, dass besonders die älteren Spiroiden der verschiedenen vorkommenden Formen durch Thyllen verstopft waren (109; 95, p. 266). Er erwähnte u. a. ihre Häufigkeit in älteren Gefässen alternder Kürbisstengel und fand dieses verspätete, unbegrenzte Wachstum vom Charakter einer Neubildung sehr verwunderlich (115; 16). Die Bemerkung UNGERS, dass daraus eine bleibende, nur verborgen gewesene Befähigung der Zelle hervorgehe, bezieht sich hierauf (150).

Die Entstehung von Thyllen nahe den Wundflächen auch solcher Pflanzen, welche unverwundet zu den thyllenfreien gehören, rückte die Möglichkeit eines Einflusses der Verwundung oder ihrer nächsten Folgen in den Kreis der Erwägungen (151).

Es ist das Verdienst BOEHRIS (10), die vorher schon mehrfach beobachtete Ausscheidung gummiartiger Massen in die Gefässe sowie ihre Verstopfung durch Thyllen als Kennzeichen bestimmter Pflanzen nachdrücklich hervorgehoben zu haben <sup>1)</sup>, denn es wurden nach und nach Arten bekannt, welche auch auf Verwundung hin unter Ausbleiben unfänglicher zelliger Wucherungen vorwiegend mit Gummi-Absonderung (95, p. 286) antworteten; dasselbe liess sich in Fällen der Kernholzbildung beobachten. B. FRANCK (29) ging näher auf die Bedeutung der Gummi-Sekretion im Holze ein, beschrieb sie als eine allgemeine, Gefässe und Interzellularen in gleicher Weise betreffende Erscheinung der Laubbölzer und wies auf ihr öfters gemeinsames Auftreten mit Thyllen hin. Nadelhölzer zeigten eine entsprechende Absonderung, das Harz. Vor allem musste es auffallen, dass die Ausscheidung dieser Stoffe bei der Entwicklung des Kernholzes und jener des Schutzholzes keine Unterschiede erkennen liess (109). Die Untersuchungen führten zu der Folgerung, dass man es hier nicht mit einem rein chemischen Vorgange, sondern mit einer verwickelten Lebenserscheinung zutun hatte.

1) Die Verschlussweise sei für die einzelnen Arten nicht minder charakteristisch wie etwa ihr Blütenbau.

Die Thyllen-Wucherungen wurden der Kallus- und Wundkork-Bildung an die Seite gestellt <sup>1)</sup> (136, 141). Auch die durch MELLINK bekannt gewordenen Wundhaare, welche die grossen Luftkanäle von *Nymphaea alba* verschlossen, vereinten in sich alle Eigenschaften des Kallus. Die auf den Thyllen, aber nie auf normalen Mauerzellen auftretenden Würzchen hätten mit den Gummi-Abscheidungen verglichen werden sollen.

Wir müssen uns nun noch etwas eingehender mit dem Zeitpunkte der "normalen" Gefäss-Thyllenbildung befassen. Im Mittelpunkte eines Kernholz-Zylinders befinden sich offenbar die ältesten Füllzellen. Sie haben ihre Lebenstätigkeit schon längst eingestellt. Ihre Protoplasten und ihre Stärkevorräte sind verschwunden. Weiter nach aussen werden noch mit Stärke vollgepfropfte lebende Thyllen auf der Höhe ihres Daseins angetroffen. Immer mehr rindenwärts schliesst sich auf demselben Radius die kritische Zone ihrer Bildung an. Endlich werden nur noch Gefässe mit freier Höhlung gefunden, welche der Saftleitung dienen. Sie haben nur eine äusserst kurze Lebensdauer und üben auch ihre Funktion lediglich während der beschränkten Zeitspanne aus, welche zwischen der Ausser-Kurssetzung ihrer nächst älteren und der Einschaltung ihrer nächst jüngeren Gefährten vergeht. Es besteht also ein dauernder "Spannungszustand" in Gestalt eines Zuwachses auf der einen, eines Abfalles auf der anderen Seite. Jeder Organismus besitzt nun zwei Arten v. Oberflächen, nämlich äussere und innere. Beide werden in ihrem Verhältnis zu dem von ihnen umgrenzten lebenerfüllten Raume und in ihrer architektonischen Ausgestaltung von innern Ursachen bestimmt, denen die Wissenschaft bis jetzt nicht hat beikommen können. Dabei ist natürlich von künstlichen Hemmungen, welche sich der Verwirklichung des Bauplans in den Weg stellen (z.B. Eingipsen) abzusehen, da sie ihn nicht in positiver Weise abzuändern vermögen. In gewissem Sinne können wir den abgestorbenen Kernholzzyylinder als ein solches Hindernis bezeichnen. Er liegt ausserhalb des von den inneren und äusseren Oberflächen umschriebenen Bezirkes, d.h. er gehört gleichsam nicht mehr zum Pflanzenkörper, was auch aus der Tatsache hervorgeht, dass er bei manchen Bäumen zerstört wird. Es gibt aber auch andere, welche kein Kernholz bilden. Daraus brauchen wir aber keine Einschränkung unserer Auffassung herzuleiten; nach ihr endigt eben das Lebewesen überall dort, wo sein Lebendigkeit aufhört. Das ist eigentlich eine recht triviale Feststellung, doch macht sie sich nötig, um uns zu helfen, alle ausserhalb der lebenden Zellen vorhandenen Stoffe, Strömungen und Zellenreste, auch wenn sie von der äusseren Oberfläche umschlossen werden, der Aussenwelt zuzurechnen. Die Grenze zwischen Organismus und Aussenwelt muss ürgigens nicht in jedem Falle einen scharfen Schnitt bedeuten. Ebensowenig, wie wir uns das Leben als plötzlich aufgetretene Erscheinung denken, muss der Tod ein Übergangsloses Phaenomen sein. Vielmehr ist ein allmähliges Verlöschen schon des öfteren beobachtet worden.

Schon einmal wurde der Ausdruck "Spannungsunterschied" angewandt, mit der Absicht, ein radiales Wachstumsgefälle zu kennzeichnen, wie es sich uns in der Kernholzbildung darstellt. Irgend ein unversehrter, wachsender Organismus strebt in jedem Zeitpunkte einem Gleichgewichtszustande zu, welcher vielleicht die stabile Folge einer Reihe von Ursachen wäre - mag man sie innere oder äussere nennen - wenn diese sich nicht gleichzeitig änderten, und zwar teilweise eben durch den Einfluss der von ihnen herbeigeführten Zustands-Änderung, welche eine Verschiebung der Einstellung und Einwirkung der Lebenseinheit auf die Aussenwelt bedeutet. Das Gleichgewicht bleibt also stets labil, auch im Alter, wo es seine Eigenart, in jedem Augenblicke umkippen zu können, nur unter Hemmungen verbirgt, welche der Organismus zum Teile aus sich selbst heraus schuf <sup>2)</sup>; aber es hat doch immerhin den Wert eines vorläufigen, augenblicklichen Ausgleiches der mannigfaltigen sich summierenden oder entgegentrebenden Spannungsunterschiede. Anders liegt es bei verletzten, oder, allgemeiner gesagt, bei allen jenen Lebenseinheiten, denen auf irgend eine Weise ein Stück ihres Körpers entzogen wurde oder zu jeder Zeit entzogen wird, und es kann nur als eine natürliche Auswirkung

1) da sie überall dort vorkämen, wo mit Pflanzen noch in Verbindung stehende Teile absterben: Insektenfrass, Frost, mangelhafte Ernährung, Dürwerden v. Zweigen u.s.w. - 2) Aufhören des Wachstums im Alter.

des durch den Verlust hergestellten Spannungsgefälles bezeichnet werden, wenn an jenen zur lebendigen Oberfläche gewordenen Stellen Wachstumsvorgänge auftreten, sofern dem nicht unüberwindliche Hindernisse entgegenstehen. Von diesem Gesichtspunkte wollen wir uns bei den folgenden Betrachtungen leiten lassen und uns bemühen, an der Hand der Literatur nachzuweisen, wieweit er durch die bisherigen Beobachtungen gerechtfertigt wird. Gerade ihre grosse Zahl soll uns als Prüfstein seiner allgemeinen Anwendbarkeit dienen, denn es ist leichter, eine engbegrenzte Erscheinung unter ein zusammenfassendes Prinzip zu bringen als eine so verbreitete wie die Thyllenbildung.

Füllzellen können bereits in den äussersten, also jüngsten Gefässen auftreten (160; 70 (1903); 1, p. 4), und zwar "im Herbst, d.h. zu einer Zeit, wo die Spiralröhren nur Luft, die Holzzellen hingegen noch Saft enthalten" (115). Es ist späterhin <sup>1)</sup> durch eingehende Untersuchungen festgestellt worden, dass der lebende Inhalt trachealer Elemente schon kurz nach ihrer endgiltigen Ausbildung verschwindet (6, p. 177). Damit wäre für die benachbarten Parenchymzellen die Gelegenheit zum Auswachsen in die frei zur Verfügung stehenden Hohlräume (109, p. 80) geboten, wenn dem nicht in der Wasserbewegung ein genügend grosses Hemmnis entgegenstände <sup>2)</sup>. Sobald diese aber aufhört. (126, p. 361) und die Gefässe sich mit Luft füllen, vergrössern sich die anstossenden Zellen auf Kosten des frei verfügbaren Lumens und würden (unter Teilungen) wohl darin fortfahren, bis der durch d. Absterben der Gefässe entstandene Spannungsunterschied ausgeglichen wäre, wenn ihnen nicht der beschränkte Raum Einhalt täte. Es lassen sich aber natürlich auch Fälle denken, wo der Ausgleich bereits vor völliger Ausfüllung der Höhlung zustande kommt, und solche, wo Hemmungen anderer Art auch die schwächste Vorstülpung verhindern oder erst verspätet auftreten lassen (94, p. 80). Z.B. kann das Vorhandensein flüssigen Wassers an und für sich die Thyllenbildung beträchtlich verlangsamen <sup>3)</sup>

Ähnliche Verhältnisse liegen bei den Gefäss-Ausfüllungen vor, welche dem periodischen Blattfall vorausgehen <sup>4)</sup> (135, 29). Oft sind sie vorwiegend gummöser Natur, und das Auftreten von Füllzellen hat dann untergeordnete Bedeutung. Beide Arten von Verstopfungen werden, wie die entsprechenden Erscheinungen im Stamma, durch das Aufhören der Wasserleitung in den Blättern zwar nicht verursacht, aber durch das Ausscheiden dieses Hemmnisses möglich gemacht.

Ferner beschrieben MAHEU und COMBES (79, p. 440, dort weitere Literatur) örtliche Kork- und Phellodermbildungen um zugrunde gegangene Gefässe alter Wurzeln und machten vor allem den Reiz dafür verantwortlich, welcher von diesen verfallenden Zellen ausginge. Es ist merkwürdig, dass ihre Auslegung so wenig beachtet wurde. Freilich drehen wir den ursächlichen Zusammenhang teilweise um und machen den Beginn der Gefäss-Obliteration nicht von dem Auftreten der Thyllen, sondern dieses von jener abhängig. Der weitere Verlauf der fortschreitenden Auflösung der Gefässwandungen ist dann natürlich auf das Konto der Füllzellen zu setzen <sup>5)</sup>. Die Bemerkung, dass: "l'oblitération des vaisseaux est produite (par la formation exagérée des thyllés et) par les laticifères pouvant causer l'oblitération par le latex qu'ils déservent dans le vaisseau" <sup>6)</sup> und eine weitere: on voit les membranes des vaisseaux se décomposer, disparaître, puis, peu à peu, la totalité du tissu conscrit se transforme en une substance jaunâtre, brunissant à la longue" machen

1) LANGE: Beiträge zur Kenntnis der Entwick. der verholzt. Gefässe u. Tracheid. (Flora 1891, Bd. 74, p. 393 ff.). - 2) natürlich nicht im Sinne eines mechanischen Widerlagers! - 3) Es ist von Interesse, dass schon UNGER den schöpferischen Einfluss äusserer Agentien auf die Thyllenbildung für unwahrscheinlich hielt (151, p. 766); siehe auch 137, p. 121 und 10, p. 254, die Birke betreffendes. - 4) Vgl. die abweichenden Vorgänge beim Blattfall baumartiger Monokot. (v. BRETFELD: *Üb. Vernarb. u. Blattfall*, Pringsh. Jahrb. 1879/80, XII). - 5) SCHLEIDEN: weite Spiralgefässe alter Scitamineenstämme werden eigentümlich umgebildet, indem sich die Windungen verschieben und ... auf eine höchst komplizierte Weise netzförmig zusammengeflochten werden (126, p. 362). - 6) Eine Verbindung zwischen beiden Kanalsystemen konnte nicht nachgewiesen werden.

es wahrscheinlich, dass wie es hier mit Vergummung zutun haben. Denn der Verfall greift auch auf die Thyllen und deren Nachbarzellen über. Gleichzeitig schneiden die noch weiter aussen entstehenden "formations subéro-phello-dermiques" das von ihnen umschlossene zylindrische Gewebegebiet mehr oder weniger von der Nahrungszufuhr ab, was seinen Untergang beschleunigt. Es mutet sonderbar an, dass die Korkbildungen erst in einem gewissen Abstände vom Ausgangspunkte des Reizes einsetzen, während doch schon bei blosser Absterben einer Zelle sich lediglich ihre Nachbarn sich an ihre Stelle drängen und ein derartiger Aufwand von Veränderungen<sup>1)</sup> ausbleibt. Es muss demnach hier ein Reiz stärkerer Art vorliegen. Das ist durchaus nicht so verwunderlich; es gibt eben hier wie überall Abstufungen. Werden doch auch Fälle angeführt, wo sich die Auswirkungen in engeren Grenzen halten. Die morphologische Unwesentlichkeit dieser Gebilde geht schon daraus hervor, dass sie nicht immer in derselben Pflanzenart vorgefunden werden (p. 440). Die Kulturbedingungen sind dabei nicht ohne Einfluss. Im botanischen Garten gezüchtete Individuen von *Tragopogon* zeigten eine weitgehende Neigung zu derartigen Missbildungen, während diese frei gewachsenen fehlen konnten.

Die Zahl der thyllenfreien Jahresringe erweist sich nicht nur bei artverschiedenen Hölzern verschieden (33; 94; 95; p. 286), vielmehr eignet auch ein und derselben Spezies ein grösserer oder kleinerer Spielraum (90, p. 220). Überdies lassen sich sogar in den angeblich freien Ringen hin und wieder Füllzellen nachweisen, es besteht also keine scharfe Grenze, sondern höchstens ein schroffer Übergang zwischen thyllenreichem und thyllenarmem Holz.

Einen wertvollen Beitrag bedeutet Mc. NICOLs Untersuchung (99) über Lückenparenchym und Füllzellen in Farnen. In unmittelbarer Nachbarschaft des bald funktionslos werdenden Protoxylems entwickeln sich hier in den Blattstielen lockere Gewebesäulen, deren dünnwandige, ziemlich grosse Elemente in die angrenzenden Gefässlumina hineinzuwachsen beginnen, zuweilen mehrere hintereinander liegende durchquerend. Das Ausmass der Wucherungen bewegt sich in für jede Art charakteristischen Abstufungen. Mc. NICOL sieht die Aufgabe der Ausfüllungen in mechanischer Festigung und in der Ausserkurssetzung eines Teiles der sich übermässig bildenden Leitungsbahnen. Uns müssen diese Thyllen ganz im Gegenteil und besonders sinnföellig als die Auswirkungen eines Spannungs-Ausgleiches erscheinen, welcher sich als Folge des Absterbens von Protoxylem-Elementen ergab.

Es sei nun noch eines Einzelfalles Erwähnung getan, der in gleicher Weise geeignet ist, die von Zweck und Absicht unabhängige Entstehung von Gefässthyllen zu kennzeichnen (97). Es handelt sich um das plötzliche Abdürren zweier Rebstöcke. Einem durchaus regnerischen August und September-Anfang folgten heisse, sonnige Tage. Der Witterungs-Umschlag vollzog sich so unvermittelt, dass viele Pflanzen merkbar unter Wassermangel zu leiden begannen. Auch die beiden dreijährigen Reben-Setzlinge konnten sich nicht auf den raschen Wechsel der Feuchtigkeits-Verhältnisse einstellen; sie gingen zugrunde. MOLZ suchte nun die Bildung der jüngeren Thyllen mit der Annahme zu erklären, während der Regenzeit hätte in in den Gefässen nur verdünnt aufsteigende Nährlösung die angrenzenden Parenchymzellen angeregt, zur Deckung ihres Stoff-Bedarfes Füllblasen in die Gefässe zu entsenden. Eine solche Auslegung ist natürlich ganz unzulänglich. Soweit wir es hier nicht mit "Normal"-Thyllen zutun haben, die auch ohne diese Störung entstanden wären, könnte nur die Sistierung oder starke Verminderung der Wasserzufuhr in den oberirdischen Teilen als Entstehungsursache inbetracht kommen, zumal beträchtliche thylloide Verstopfungen vor allem in dem oberen Drittel des Wurzelstockes auftraten und den Wasserzuschuss aus den Wurzeln noch herabgesetzt haben werden, sofern sie tätige Leitungsbahnen ausschalteten. Wie dem auch sei, so scheint es jedenfalls keinem Zweifel zu unterliegen, dass dem Wasserverlust durch Verdunstung im Sprosse kein entsprechender Nachschub gegenüberstand.

Mit dem kurzen Hinweise auf Thyllenbildungen verwandter Natur, nämlich in Milch- und Siebröhren (14, 56, 79) verlassen wir das Gebiet intrazellulärer Aus-

1) "ce qui avait fait croire à DUTAILLY que les vaisseaux se transformaient en organes de sécrétion".

füllungen und wenden uns den interzellularen zu.

Es fragt sich nun, ob sich der Gedanke, bei den zelligen (oder gummösen) Verstopfungen handele es sich um den Ausgleich eines irgendwie geschaffenen inneren Spannungsunterschiedes, auch auf die Interzellularthyllen anwenden lässt. Um die Antwort übersichtlich zu gestalten, seien sie eingeteilt in Wucherungen, welche einem vorangehenden Absterben von Nachbar-elementen ihr Dasein verdanken, und solche, die ohne Verletzung entstehen. In dieser Reihenfolge sollen sie behandelt werden. Es ist zunächst eine Gruppe inbetracht zu ziehen, welche man in der Literatur nur ungern zu den Thyllen stellte (vergl. 165): die nachträglichen Wachstumserscheinungen, die durch eine innere Zerreiſung veranlasst werden. KIESER (65, § 41) behauptete, eine solche wäre nur in alten Pflanzenteilen möglich. Doch können Gewebespannungen wohl jederzeit die Erzeugung rhexigener Lücken herbeiführen (28, dort weitere Lit.). In den Gefässbündeln vieler Pflanzen werden Interzellularkanäle durch Resorption trachealer Elemente gebildet, wobei diese zerreiſsen können. Es würde den Rahmen unserer Betrachtungen beträchtlich überschreiten, wollten wir die auf ähnliche Weise gebildeten und durch darauf folgendes Wachstum wieder verschlossenen Hohlräume eingehend beschreiben. Das Ergebnis ist immer dasselbe und nur das Ausmass von Fall zu Fall wechselnd. Es mag genügen, hier einige charakteristische Beispiele zu nennen.

PITARD (105) widmete den "productions thyllaires intra-péricycliques", welche die mit dem Dickenwachstum auftretenden "ruptures intracellulaires" im Nu ausfüllen, längere Ausführungen (p. 119, 120, 129). GRAVIS (44) erwähnte in einer umfangreichen monographischen Studie über *Tradescantia virginica* L. "des lacunes<sup>1)</sup> remplies de thylles avec débris de trachées" (Fig. 154, 155, 150 u.a.; p. 29, 100 u.a.). Doch wäre es falsch, zwischen dem Verschwinden der trachealen Elemente u. den Wucherungen eine einfache ursächliche Beziehung herzustellen. Denn hier sind Faktoren innerer Gestaltung am Werke gewesen, als für einen weiten Interzellularkanal Platz geschaffen wurde, rätselvolle Zielstrebigkeiten, welche auch einmal rückläufige Entwicklungen, wie die Auflösung von Zellgruppen, bewirken können. In dem Einschmelzen dieser Komplexe selbst liegt also hier der innere Spannungsausgleich, und wir dürfen nicht erwarten, dass dem Absterben noch ein Gleichgewicht schaffendes Wachstum folgen müsse: diese Thyllen verdankten ihre Entstehung vielmehr dem Wintertode oberirdischer Teile, welcher die angrenzenden, lebend bleibenden Gewebe zu ausgleichenden Wucherungen veranlasste. Dagegen erscheint GRAVIS' Auslegung verfehlt<sup>2)</sup>. MOEBIUS (90, p. 223) beobachtete bei *Rhus vernicifera* in sekundären Markstrahlen auftretende Spalten, welche nach seiner Ansicht durch tangentialen Zug gebildet werden und sich durch nachträgliche zellige Ausfüllungen verstopfen können. Schliesslich sei einer blossen Vermutung Raum gegeben, welche die Füllzellen unmittelbar unter der Exodermis von Orchideen-Luftwurzeln angeht (48 (1918) p. 447; 73; 106; Taf. 18, Fig. 6). Möglicherweise liegt auch hier ein korrelativer Ausgleich vor, welcher in dem Einwachsen farbloser Elemente in den vorgebildeten Interzellularraum infolge des Absterbens benachbarter Exodermiszellen besteht.

Einer weiteren Gruppe von interzellularen Wundthyllen wurde bereits in genügender Ausführlichkeit gedacht, der bei beliebigen Verletzungen in deren Nähe sich bildenden Wucherungen. Ob die Eingriffe in den Zusammenhang der Gewebe durch Tiere (3; 16, p. 39; 46; 63; 156), Frost, Gifte (69, p. 537; 128; 140, p. 688) oder schneidende Instrumente herbeigeführt werden, ist dabei natürlich gleichgiltig. Immer handelt es sich um die Herstellung künstlicher Oberflächen, welche für die Pflanze nie endgiltig sind, sofern nicht Hemmungen jedes Wachstum unterbinden.

Wenn wir nun zu den interzellularen Ausfüllungen übergehen, welche ohne Verletzungen oder Absterben benachbarter Teile zustande kommen, so drängt sich uns zunächst wohl die Frage auf, wodurch hier ein Spannungs-Unterschied geschaffen wird. Denn innere und äussere Oberflächen bleiben in allen diesen Fällen unver-

1) inmitten von Bündeln. - 2) p. 100: "... la prolifération est provoquée par la communication des lacunes avec l'atmosphère".

sehr. Die Pflanze hat also scheinbar gar keinen Grund, durch nachträgliches Wachstum den Ausgleich einer Spannung herbeizuführen, weil gar keine vorhanden ist. Dieser Gedankengang beruht auf einer irrtümlichen Auffassung. Wir finden meist erstauulich regelmässige Skulpturen vor. Sie erscheinen uns als das nur allzu Selbstverständliche. Wenn sich aber zuweilen Zellelemente stilwidrig über die wie mit der Richtschnur bestimmten Umriss vordrängen, glauben wir es mit einer wichtigen Merkwürdigkeit zutun zu haben und bemühen uns, ihre positiven Ursachen zu ergründen, anstatt in dem regelrechten Bauplane, dem Werden des Kosmos, das eigentliche Wunder zu erblicken. Es müsste uns viel mehr klar werden, viele der Wucherungen seien dem Chaos näher, dann würde es uns nicht einfallen, ihnen einen beträchtlicheren gestaltenden Wert beizumessen. Und wenn uns wirklich nachträgliches thyllenartiges Wachstum von Zellen oder Zellengebieten begegnet, welches sich harmonisch dem Ganzen einfügt, so sollen wir nicht vergessen, dass es auch einmal in der Architektonik begründet sein kann (siehe ferner oben, Seite 355, Zeile 42 ff).

In das Gebiet dieser Erscheinungen gehören zunächst die in die Atemhöhlen unterhalb von Spaltöffnungen entwickelten Füllzellen. Entweder handelt es sich um morphologisch beständige Merkmale, wie bei dem regelmässigen Untergreifen von Nebenzellen unter die Schliesszellen mancher Arten <sup>1)</sup> oder bei der Bildung innerer Haare (z.B. Nymphaeaceen), oder um eine Alterserscheinung <sup>1)</sup>. Der Grad des Verschlusses ist dabei für die betreffende Pflanze charakteristisch. Der zweite Fall weist uns wieder auf eine Hemmung hin, welche in jugendlichen Geweben ihre stärkste Wirkung ausübt. In ihnen sind die einzelnen Zellen viel mehr voneinander abhängig als in Älteren, wo die gegenseitige korrelative Wachstums-Beeinflussung u. -Beeinträchtigung in verschiedenem Masse herabgesetzt erscheint. Ein beschränktes Selbständigwerden einzelner Elemente oder Gewebeabschnitte kann auch durch lokales Altern benachbarter Teile zustande kommen. Dadurch werden mehr oder weniger isolierte Gebiete geschaffen, welche zu einer Wachstumstätigkeit schreiten können, deren mögliche Ausgiebigkeit meist durch entgegenwirkende Ursachen Einbusse erleidet (Aufhören der Stoff-Zufuhr, Mangel an verfügbaren Hohlräumen). Einige Beispiele thylloides stomatärer Verstopfungen wurden bereits früher erwähnt (130). Da es zu weit führen würde, eine möglichst vollständige Zusammenstellung ihres Auftretens zu geben, sei hier nur auf die verhältnismässig umfangreiche Literatur verwiesen, welche sich über diesen Punkt angehäuft hat.

Vorgänge ähnlicher Art werden verwirklicht, wenn Mauerzellen nachträglich in vorgebildete Sekretkanäle der unversehrten Pflanze einwuchern. MAYR (83) beschrieb unvollkommene oder vollständige Ausfüllungen der Harzgänge der Fichte und Lärche durch verspätete Wachstumstätigkeit der epithelialen Auskleidung. Hier isoliert die tiefgreifende Borken- oder Peridermbildung öftrtes Kanalstücke. Ob damit ein Unabhängigerwerden kleinerer Gewebekomplexe verbunden ist, sei dahingestellt. Beim Übergange des Holzes in Kern erscheinen auch in den dort liegenden Harzgängen Thyllen. MAYR bezeichnete die wuchernden Zellen als ein Folgeremistem, bestimmt, erst zu diesem Zeitpunkte in Tätigkeit zu treten. Dieser Ausdruck lässt sich beibehalten, auch wenn man ihr Auswachsen als durch die Ausschaltung einer Hemmung ermöglicht zu erklären versucht. Der Verlust ursprünglicher Fähigkeiten, welcher in Wirklichkeit in einem Hinzukommen hindernder Faktoren besteht (Inkrustation), wird ja aufgehoben, sobald es gelingt, diese zu beseitigen. Die Entwicklung starker mechanischer Scheiden trägt vielleicht nach und nach relativ zur Isolierung des Gang-Epithels bei. Es mag überhaupt an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass zwar alle Zellen einer Lebensinheit in gleicher Weise befähigt sind, ihr Wachstum (etwa unter Teilungen) zu jeder Zeit wieder aufzunehmen, wenn es ihnen oder uns oder irgend einem bewegenden Einfluss glückt, ihre im Verlaufe der Entwicklung geschiedenen Fesseln abzustreifen (vielleicht durch Herauslösen einzelner Elemente oder Komplexe aus ihrer Umgebung; siehe HABERLANDTs Untersuchungen über die Physiologie der Zellteilung); dass aber im Verbands die Hemmungen ungleich auf die einzelnen Zellen verteilt sind. Daraus ergeben sich stets Spannungs-Untor-

1) 130; 142; 16; 95; 40; 7; 61; 91; 32; 5; 70 (1903); 9; 13; 14; 47; 103; 116; 75; 48 (1896); p. 399.

schiede, welche eine Bevorteilung der einen gegenüber den andern bedeuten. Solche Zustände kommen in alternden Geweben oft zur Verwirklichung. Im allgemeinen braucht ja nur eine von zwei durchaus gleichen, miteinander organisch verbundenen Zellen oder Zellengruppen aus irgendeinem Grunde früher zu altern (sich zu inkrustieren); mit diesem Ungleichwerden ist eine Wechselwirkung verbunden, die sich in einem immer geringer werdenden Einflusse der ersten auf die zweite und einem stetig wachsenden der zweiten auf die erste äussert. Verhältnisse dieser Art müssen wohl für *Cladophora* und *Chaetomorpha* angenommen werden, wo an alten Pflanzen häufig die vorletzte Basalzelle in die Basalzelle bis zur völligen Ausfüllung hineinwächst; diese Erscheinung kann schrittweise spitzwärts fortschreiten, indem sich immer wieder die nächst jüngere Zelle in ihre basale Nachbarzelle auf deren Kosten einstülpt (101, p. 372-373).

#### ERGEBNISSE EIGENER VERSUCHE.

Im ersten Teile wurde zu erweisen versucht, dass äussere Faktoren physikalischer oder chemischer Natur nicht die Ursachen sein können, welche an innere Hohlräume grenzende Zellen zu füllendem Wachstum anregen, im zweiten, dass vielmehr irgendwie entstandene Spannungsunterschiede zwischen den Elementen der organischen Lebensinheit zu einem Ausgleich drängen, welcher für uns in zelligen (oder gumösen) Neubildungen sichtbar wird. Aufgabe des dritten Teiles wäre es nun, die theoretisch-kritisch gewonnenen Ergebnisse an der Hand der angestellten Versuche auf ihre praktische Geltung zu prüfen.

Es muss nun von vorn herein gesagt werden, dass sie sich nur auf ein verhältnismässig kleines Gebiet erstreckten; deshalb wurde Wert darauf gelegt, die schon vorhandene Literatur möglichst vollständig in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen. Die anfängliche Fragestellung war zudem eine ganz andere, als die, welche sich bei der Niederschrift ergab. Es handelte sich nur um das Durchlüftungssystem, und es sollte untersucht werden, warum die Pflanze im allgemeinen die in ihm vorgebildeten Atemräume nicht durch das Wachstum der angrenzenden Zellen ausfüllt, sowie, durch Änderung welcher äusserer Faktoren sich eine nachträgliche Wachstumstätigkeit erzielen lässt.

Das wahrscheinliche Ergebnis ist nach den vorausgegangenen Erörterungen klar: Äussere Einflüsse werden sich nicht feststellen lassen, höchstens solche, welche die Ausmasse der Wucherungen einschränken oder steigern, weit davon entfernt, die Erscheinung hervorzurufen. Zu Beginn der Untersuchungen dagegen traten die hoffnungsreichen Wege und Mittel nicht so deutlich hervor, sonst wäre es wohl nicht der Mühe wert gewesen, dies und jenes anzustellen. Vielmehr hätte die Aufgabe, Versuchsanordnungen zu treffen, welche ein künstliches "Altern" begrenzter Gebiete bewirken, die rechten Pfade gewiesen. Der Einfluss dieser Komplexe auf benachbarte hätte bei gleichzeitiger Gegenwart von Hohlräumen wohl manchen Aufschluss gegeben.

Es wird zweckmässig sein, die einzelnen zu Versuchen herangezogenen Pflanzen gesondert zu behandeln.

Als brauchbarstes Objekt erwies sich *Hippuris vulgaris*, nicht nur wegen der idealen Architektonik, sondern vor allem auch wegen der weitgehenden Eindeutigkeit der Reiz-Beantwortung (siehe auch 156). Künstliche Verletzungen der die weiten internodialen Luftkanäle begrenzenden einschichtigen Zellmauern gestatteten neben willkürlicher Abänderung äusserer Gegebenheiten (Luft, Wasser, Licht u.s.w.) mancherlei Kombinationen. Die einfachste war jene, welche sich darauf beschränkte, Spross-Stücke von 10 - 15 Internodien Länge herauszuschneiden, an beiden Enden derart mit querer Schnittfläche zu versehen, dass ziemlich grosse Internodienreste stehen blieben, und nun der Luft, dem Wasser oder beidem auszusetzen. Eine Anzahl von Stücken wurde unter Wasser getaucht und die interzellulare Luft unter der Pumpe nach Möglichkeit ersetzt. Es ergeben sich vier Fälle:

1. Die Luftgänge sind luftgefüllt; die Wunde ist von Luft umgeben;
2. " " " " ; " " " " Wasser " ;
3. " " " wassererfüllt; " " " " Luft " ;
4. " " " " ; " " " " Wasser " .

Damit haben wie die möglichen Kombinationen nicht erschöpft. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft von Null bis zur Sättigung lässt beliebige Zwischenstufen zu. Im Freien an der Pflanze geköpfte Sprosse zeigten nie thylloides Wucherungen der blossgelegten Mauerzellen, da ihnen eine durch Wind und Sonnenbestrahlung stark gesteigerte Verdunstung Wasser im Übermass entzog. Im schattigen Zimmer aufgestellte Spross-Stücke, welche mit der unteren queren Endwunde in Wasser steckten, verhielten sich an der oberen, luftumspülten nicht viel anders. Nur ganz junge Internodien entwickelten mitunter meist nur spärliche Ausfüllungen. Dagegen traten im dampfgesättigten Raume folgende Wirkungsstufen auf:

Fall 1. zeigte die weitaus zahlreichsten Thyllenblasen, Fall 4. nie auch nur eine einzige. Im 3. Falle sank das injizierte Wasser allmählig wieder von der Wundfläche zurück, feuchte Luft strömte in die geöffneten Interzellulargänge nach und ermöglichte zionlich kräftige Wucherungen. Im 2. Falle endlich wurden die normal lufthaltigen Kanäle des Internodium-Restes bald bis zum ersten Diaphragma mit Wasser erfüllt; Thyllenbildungen blieben ganz aus.

So glatt verliefen die Versuche natürlich nicht immer. Unsere Schilderung bezieht sich ja auch auf die ideale, aber unwirkliche Annahme, die gradweisen Änderungen erstreckten sich nur auf Luft und Wasser, und alles übrige sei von vornherein konstant. Das Ausmass der Vorstülpungen hätte dann Aufschluss darüber geben können, welchen Massverhältnissen zwischen Luft und Wasser minimale und maximale Wachstumsbedingungen entsprechen. Nun kommen aber noch viele andere Einflüsse mit in Frage. Das Sprossalter, die Lichtmenge, die Temperatur, die Durchmesser der Luftgänge, die Versuchsdauer, individuelle Launen sind möglicherweise imstande, das Ergebnis beträchtlich abzuändern, und wir dürfen nicht meinen, damit eine vollständige Aufzählung geboten zu haben. Was das Alter anbetrifft, so findet die Erwartung ihre Bestätigung, dass mit seiner Zunahme die Befähigung der Mauerzellen zur Thyllenbildung mehr und mehr schwindet; auch tritt die Reaktion später ein. Doch liessen sich selbst an einem sehr alten, basalen, blätterlosen Sprosstück<sup>1)</sup> von 12 mm Durchmesser nach 7-tägigem Verweilen im dampfgesättigten Raume einige wenige, gekrümmte Thyllen feststellen. Es handelte sich um vereinzelt Vorstülpungen in periphere Kanäle, welche durch eine seitliche Querwunde blossgelegt waren. Die Mauerzellen in unmittelbarer Nachbarschaft der Epidermis befinden sich gegenüber den weiter einwärts gelegenen im Vorteil, weil sie Chloroplasten führen. Auf die Eigenschaft chlorophyllhaltiger Zellen, eher und leichter durch nachträgliches Wachstum auf Verletzungen zu antworten, als chlorophylllose, wird noch öfters zurückzukommen sein. Der Verschluss der frei gelegten Hohlräume beginnt bei *Hippuris* vom Umfange her. Die zwischen Zentralzylinder und Epidermis einen halben Radius vom Querschnittesmittelpunkte entfernt liegenden Kanäle beteiligen sich am spätesten daran. Hand in Hand mit der Entstehung von Ausfüllungen geht eine axiale Streckung der Mauerzellen. Sie nimmt von der Wundfläche nach innen zu schnell ab. Die Füllblasen entwickeln sich in der Weise, dass das der Schnittebene zugewandte Zellende eine seitliche Ausstülpung treibt, welche der Kanalöffnung zuwächst. Im Längsschnitte kommt ein ähnliches Bild zustande, wie jenes, welches SAUVAGEAU (118) für *Najas* beschrieb. Die Zell-Anhängsel können schliesslich wie die in der Nähe von Querwunden gebildeten Gefässthyllen (132, p. 390) über die Wundebene hervorquellen und sich dabei mehrmals quer teilen. Dasselbe tun die ihr anliegenden unversehrt gebliebenen Mauerzellen, welche sich unter Vortreiben einer Kallusblase axial verlängern. Da sich unter den mit Fließpapier ausgekleideten Versuchsglocken, welche in der üblichen Art zur Herstellung eines dampfgesättigten Raumes verwendet wurden, sehr bald Schimmelpilze einfanden, die abgeschnittenen Spross-Stücke sich auch nur eine beschränkte Zeit hielten, musste von einer weiteren Beobachtung des Schicksals der Wucherungen abgesehen werden.

Bei den Versuchen hatte es den Anschein, als ob Verdunkelung die Thyllenbildung ein wenig begünstigte. Es wurde deshalb folgende Anordnung getroffen: Eine Anzahl von Spross-Stücken wurde mit dem Rasiermesser quer halbiert. Der Schnitt ging stets durch die Mitte eines Internodiums, sodass immer zwei zusammengehörige

1) Die Internodien waren hier bis 5 cm lang.

ge Wundflächen entstanden. Beide befanden sich während der Versuchsdauer im dampfgesättigten Raume, die eine im Lichte, die andere unter dem Dunkelsturze. Auf diese Weise waren sämtliche Objekte auf zwei raumgleiche feuchte Glocken verteilt worden, sodass sich zu jeder Stückhälfte unter der einen, belichteten, leicht die entsprechende unter der andern, verdunkelten auffinden liess. Der Versuch hatte einen grossen Nachteil. Um zwei zusammengehörige Schnittebenen der feuchten Luft aussetzen zu können, musste die eine Sprosshälfte invers in Wasser gestellt werden. Um etwaige Polaritätserscheinungen wenigstens im Gesamtergebnis auszugleichen, wurden auf beide Glocken gleichviel aufrechte und verkehrte Stücke verteilt. Die erwartete Wirkung trat nicht ein. Vielmehr zeigten zusammengehörige Internodienreste ohne Rücksicht auf die Belichtungsverhältnisse verschiedenstarke Ausfüllungen. Wenn zwei sich entsprechende Sprosshälften gleichen Alters wären, könnten wir wohl einen besseren Erfolg erhoffen. Im vorliegenden Fall aber hebt zweifellos der Altersunterschied den Vorteil der gewissermassen identischen Wundflächen auf. Gleichalterige Stücke lassen sich aber durch einfache Augenschätzung kaum feststellen, gehören dann überdies nicht zu demselben Individuum, was mindestens quantitative Abweichungen in der Reizbeantwortung bedingen kann.

Wenn lufteerfüllte Kanäle verletzt und dem Eindringen von Wasser durch die Wundöffnung ausgesetzt sind, beginnt dieses alsbald, kapillar in ihnen zu steigen, bis das nächste Diaphragma weiterer Invasion Einhalt gebietet. Da Thyllen je nach dem Sprossalter erst einen halben bis mehrere Tage nach der Verwundung entstehen, vorausgesetzt, dass sich das Objekt im dampfgesättigten Raum befindet, werden Wucherungen ganz ausbleiben, sofern nur das Wasser die freien Mauerzellwände unspült, ehe sie sich anschicken, sich in das Luftgang-Lumen vorzustrecken. Nun ist die Schnelligkeit, mit welcher das Wasser in einer Kapillare emporsteigt, zwar sicher je nach dem Röhrerdurchmesser verschieden, wir können aber von dieser Erkenntnis keinen Gebrauch machen, weil wir nie wissen, in welchem Masse durch innere aktive oder passive Gasabsonderung in die Lufträume der Wasserzuströmung verlangsamt wird. Immerhin erscheint es klar, dass bildlich gesprochen ein Wettlauf zwischen Wasser-Anstieg auf der einen Seite und Gas-Ausscheidung und Schnelligkeit der Thyllienbildung auf der andern Seite stattfindet. Das zahlenmässige Verhältnis der beiden gegensätzlichen Bestrebungen ist für den Enderfolg entscheidend. Sobald das Wasser einmal den für die Reiz-Beantwortung infrage kommenden Bereich von Hohlräumen völlig eingenommen hat, ist es für die Thyllienbildung zu spät. Selbst wenn jetzt der Zeitpunkt erreicht wäre, zu welchem in feuchter Luft die Entstehung von Ausfüllungen einsetzte, so stellt nun das Wasser eine genügend starke Hemmung dar, um auch die geringste Vorstülpung einer Mauerzelle zu verhindern. Deshalb finden wir unter Wasser getauchte Internodien-Reste von *Hippuris* nach kurzer Zeit in der Mehrzahl der Fälle bis zum nächsten Internodium mit Wasser erfüllt und nicht den geringsten Beginn einer Verschlussbildung. Nur durch ganz junge Internodien mit sehr engen Luftgängen geführte Querschnitte, also Wundflächen in der Nähe des Vegetationskegels, geben auch unter Wasser Veranlassung zu reicher Thyllienbildung, welche hier dem Eindringen von Flüssigkeit zuvorkommt. Nach allem ergibt es sich, dass ein Dampfraum von höherem Sättigungsgrad die günstigsten Vorbedingungen für die Wucherungen schafft; auslösende Ursache aber sind weder Wasser noch Luftfeuchtigkeit.

Es wurde schon einmal hervorgehoben, dass Wasser kaum als absolutes Hindernis nachträglichen thylloiden Wachstums zu betrachten ist; es schiebt aber den Vorgang genügend lange hinaus und verzögert die Verschlussbildung meist in so erheblichem Masse, dass mittlerweile anderweitige Veränderungen eingetreten sein können, die unter Umständen ein Absterben der wundnahen Gebiete zur Folge haben. Der Grad der Verlangsamung ist natürlich in den einzelnen Fällen verschieden.

Um noch weitere Aufschlüsse über den Einfluss von Luft und Wasser zu gewinnen, wurden die geschilderten Versuche in mannigfacher Weise variiert. Im Freiland-Aquarium in einiger Entfernung unter dem Wasserspiegel quer durchschnittenen Sprosse mit grossem Internodienrest zeigten auch nach Wochen an der apikalen Wundfläche des an der Pflanze verbliebenen Basalteiles nicht die Spur von Wucherungen. Bis zum nächsten Diaphragma erfüllte das Wasser alle angeschnittenen,

oft mit Vorticellen zierlich besiedelten Interzellularräume. Da das höhere Alter der verwendeten basalen Stücke stark zur Verringerung der Auswirkung beitragen konnte, wurde dieselbe Methode auf jüngere, dem Vegetationskegel nahe Internodien ausgedehnt. Diese erhielten nach quarer Verwundung ein mit reinem Brunnenwasser gefülltes Reagenzglas übergestülpt, welche an seiner Basis geschlossen wurde, um einen Eindringen von Organismen vorzubeugen; während des Versuchs blieben die mit der Pflanze in Zusammenhang belassenen Spross-Stümpfe in das Wasser des Aquariums herabgekrümmt, um die Verdunstung des Füllwassers zu vermeiden. Wiederum trat nicht die geringste Gestaltsveränderung der wundnahen Mauerzellen ein. Schliesslich gingen die Internodienstummel zugrunde.

Weiterhin wurden Sprosse verschiedenen Alters an der Pflanze geköpft und in Reagenzröhren eingeführt, um die Verdampfung an der Wundfläche herabzusetzen und einen Luftraum von mässigem Feuchtigkeitsgehalt zu schaffen. Das offene Ende der Röhren reichte entweder unter den Wasserspiegel des Aquariums hinab oder nicht u. war dann durch Watte verstopft. Die innere Glaswandung beschlug sich alsbald mit Wassertröpfchen. Immerhin mochte dieser Feuchtigkeitsmantel nicht genügen, um die Verdunstung - vor allem bei Sonnenbestrahlung - soweit herabzumindern, dass günstige Bedingungen für thylloide Bildungen zustande kamen, denn Ausfüllungen unterblieben in fast allen Fällen. Nur ein älterer Spross zeigte spärliche Wucherungen. Hier lag ein grösserer Wassertropfen auf einem Teil der Wundfläche. In seiner Umgebung waren die Mauerzellen zu Thyllen ausgewachsen.

Eine andere Methode, den Wasserverlust an der Schnittebene auf ein geringes Mass herabzudrücken, bestand darin, den Internodialrest mit einer mehrschichtigen, eng anliegenden Staniolkappe gegen die Aussenluft abzuschliessen. War auch der Verschluss nicht vollkommen, so erschien er doch dicht genug, um die Wasser-Abgabe bis auf eine unbedeutliche Grösse zu unterbinden. Teilweise wurden abgeschnittene Spross-Stücke verwendet und an einen schattigen Ort gebracht; das untere Ende stand in Wasser. Teilweise wurden auch geköpfte Sprosse, ohne den Zusammenhang mit der Mutterpflanze zu lösen, im Freilandaquarium mit Käppchen versehen. Das vermutete Ergebnis erfuhr eine geringe Abweichung durch den Einfluss, den künstliche Verschlüsse im allgemeinen auf die natürlichen Folgen einer Verwundung ausüben (109, p. 80). PRAEL hatte bereits in seinen Erörterungen über Schutz- und Kernholzbildung bei Laubbäumen darauf aufmerksam gemacht, dass luftdichte Verschlüsse von Wundflächen mindestens verzögernd auf die Schutzholz-Bildung einwirken. Vielleicht zeigten sich deswegen auch hier die Ausfüllungen erst verspätet u. zwar in beiden Fällen in gleicher Häufigkeit. Wenigstens ist der Beweis geliefert, dass die Käppchen eine genügende Herabsetzung der Verdunstung bewirken, um Thyllenbildung zu ermöglichen, ohne dass sie optimale Bedingungen herstellten. In den dampfgesättigten Raum gebrachte käppchentragende Stücke liessen eine unbedeutende Verlangsamung des Abschluss-Vorganges gegenüber unter gleichen Bedingungen stehenden offenen Internodialresten erkennen als an der freien Luft befindliche bekappte Spross-Enden, woraus die relative Undichtigkeit der Staniolhütchen hervorzugehen scheint.

Eine besondere Gruppe von Versuchen befasste sich mit dem Ausdehnungsbereiche der Wucherungen unter verschiedenen Bedingungen. Bisher verlief die Wundebene stets senkrecht zur Sprossaxe. Dabei wurden die endständigen Internodienreste der Spross-Stücke durch entsprechende Schnittführung absichtlich so lang als möglich gewählt. Die Mächtigkeit des von der Schnittebene entstehenden Wunddiaphragmas, als welches sich die Thyllenbildungen in ihrer Gesamtheit darstellten, blieb aber unabhängig von dem verfügbaren Spielraume zwischen Normal-Diaphragma und Wundfläche stets in bestimmten Grenzen und hörte schon weit vor dem nächsten Nodus auf. Es fragte sich nun, in welcher Schichtdicke sich die Wucherungen in der Aussenrichtung entwickeln würden, wenn der Internodialrest seiner Länge nach hinter der durchschnittlichen Dicke der Thyllenschicht (bis etwa 1 mm) zurückstand. Würde dann das nachträgliche Wachstum der Mauerzellen am Diaphragma haltmachen oder über dieses hinaus auf das nächste Internodium übergreifen? Die natürliche Querplatte erwies sich als unüberwindliches Hindernis, mochte der Schnitt auch noch so knapp über ihr verlaufen. Die Ursache ist in den gegen vorhin veränderten Lagebeziehungen zu

suchen. Die Nähe einer queren Gewebeplatte kann von vornherein nicht gleichgiltig sein, da sie schon allein durch ihre Gegenwart den Gang des Spannungsausgleiches beeinflusst, wahrscheinlich auch dann, wenn die Wucherungen in einiger Entfernung von ihr zum Stillstand kommen. Dafür spricht das Verhalten diaphragmaloser Pflanzen, wie *Nymphaea* und *Nuphar*, wo sich die thylloiden Bildungen weiter von der Wundfläche weg erstrecken (bis zu einigen cm) und auch langsamer abklingen, während Diaphragma-Pflanzen (z.B. auch *Myriophyllum*) schroff, unvermittelt aufhörende Wundplatten bilden. Unter Wasser entstanden natürlich nie Thyllen.

Quer seitliche Einschnitte in ein Internodium riefen gewöhnlich an beiden Wundflächen gleich ausgiebige thylloide Kalluswülste hervor, nicht nur im dampfgesättigten Raume, sondern spärlicher zuweilen auch an der freien Luft, weil die Verdunstung durch den geschaffenen Spalt mässig blieb.

Wurden durch Herausschneiden von Zylindersegmenten aus den Internodien tangentielle Schnittebenen hergestellt, so wuchsen vorwiegend die an verletzte Luftgänge grenzenden Mauerzellen zu schlauchförmigen Thyllen aus, besonders reichlich in unmittelbarer Nachbarschaft der Epidermis, wo die Zellen Chloroplasten führen. Die Streckungsrichtung senkrecht zur Wundfläche liess zwei Möglichkeiten zu: In der Mehrzahl der Fälle drangen die Thyllen schnittwärts vor, selten stülpte sich die der Verletzung abgewandte freie Fläche einer Mauerzelle sprossaxenwärts aus. Es ist auch hier nicht nötig, den Begriff der Zweckmässigkeit zur Erklärung der Vorgänge inanspruch zu nehmen. Vielmehr genügt wiederum der Hinweis darauf, dass ein ausgleichendes Wachstum in allen Richtungen erfolgen kann, wo Platz ist. Jede Mauerzelle, abgesehen von der eckbildenden, besitzt zwei Ausdehnungsmöglichkeiten, nämlich die beiden freien Membranflächen, welche die Luftgänge begrenzen helfen. Je nach der Richtung, in welcher ein Spannungsgefälle wirksam ist, wölbt sich die eine oder andere hervor, ja es kann sogar ein gleichzeitiges Wuchern nach beiden Seiten einsetzen.

Radial verlaufende Wundebenen, welche teilweise den Zentralzylinder halbieren und in die Reaktion einbezogen, verursachten im Bereiche der Luftkanäle meist Ausfüllungen anderer Art. Es erschienen zwar auch einzelne Thyllen, aber die meisten Mauerzellen in der weiteren Umgebung der Verletzung wuchsen bei diesem Versuche mit ihren Nachbarn geschlossen auf die Schnittfläche zu, indem sich alle Wandungen zwischen den Sellen wundwärts zu strecken begannen, während die freien Membranflächen sich kaum merklich vorstülpten. Schliesslich waren palissadenartig aneinandergereihte Schläuche entstanden. Ausserdem gab es alle Übergänge zwischen ihnen und dem thylloiden Typus. Diese besondere Form ausgleichender Gestaltung bringt uns fecht deutlich zum Bewusstsein, dass die Thyllen nur infolge auffälliger Ähnlichkeiten zu einem eigentümlichen Phänomen gestempelt worden sind, dass sie aber im übrigen unwesentliche Ausdrucksmöglichkeiten darstellen. Denn nicht nur Interzellulargänge werden durch Palissadenwachstum verschlossen, sondern auch alte Gefässe und Milchröhren können durch Nachbarelemente völlig zusammengedrückt werden (19, Fig. 19; 94, p. 82; 95, p. 293; 99, p. 407-408; 79, p. 436). Im Grunde genommen bedeuten ja auch die Gefässthyllen nur ein lokales Zusammenpressen gewisser Lumina. Es beschränkt sich auf die Schliesshäute, weil die übrigen Membrangebiete ein genügend starkes mechanisches Widerlager bilden.

Wenn kleine Holzpflocke oder dünne Holzscheiben seitlich in Internodien eingestochen wurden, vollzog sich der Abschluss gegen den Ferndkörper in der gleichen Weise hauptsächlich durch Palissadenbildung. Es gelang auch mit glatten Nadeln nicht immer, den Stich zentral zu führen, denn der Zentralzylinder wich oft elastisch aus und lenkte den eingeführten Gegenstand seitlich ab. Für den Erfolg des Versuches war es gleichgiltig, ob die Sprosse sich im dampfgesättigten Raum oder im Freien befanden, weil die schmale Wundöffnung keine erheblichere Verdunstung bewirkte. Ältere Internodien beschränkten sich zuweilen auf thylloides Vorwachsen der Nachbarn der verletzten Zellen. Halbierete der Schnitt den Zentralzylinder, so begannen die Elemente des Perizykels und des Inrezellularen-reichen Markes alsbald, die Wundhöhle auszufüllen. Die Gefässe wurden oft durch die Wucherungen mitgenommen und fanden sich merklich nach innen zu verlagert.

Um zu erfahren, wie sich kleinere Komplexe verhalten, wurden Stücke in den

dampfgesättigten-Raum gebracht, welche nur ein vollständiges Internodium besaßen und deren zwei Internodialreste mit je einer glatten, queren Wundfläche abschlossen. Befanden sich die Objekte wagrecht auf nassem Fließpapier, sodass beide Enden von feuchter Luft umspült wurden, so bildeten sich je nach dem Alter der Gewebe mehr oder weniger starke Ausfüllungen in der Nähe beider Schnittebenen.

Ein anderer Versuch bestand darin, Spross-Stücke mit ziemlich kurzen Internodialresten an beiden Enden in der Weise zu verwunden, dass von den Schnittebenen her in der Spross-Längsrichtung durch mehrere Knoten hindurch längere Stichkanäle hergestellt wurden. Mit der einen Hälfte befanden sich die Objekte im Wasser, mit der andern in feuchter Luft. Soweit flüssiges Wasser in die Stichwunden einfringen konnten, unterblieben Wucherungen. Oft zeigten sich in beiden Hälften durch mehrere Internodien hindurch Palissadenbildungen, seltener vereinzelt Thyllen. Die Stichwunden waren natürlich nicht weiter bedeutend. Daraus erklärt sich die geringe Ausdehnung der Ausfüllungen. Was die Mauerzellen veranlasste, das eine mal gesondert als Thyllen, das andere mal geschlossen vorzuwachsen, wurde in keinem Falle offensichtlich. Die zweite Erscheinungsform beschränkte sich überwiegend auf Verletzungen, welche mit der Aussenwelt nur durch eine schmale Öffnung in Verbindung standen, falls die Verwundung ein gewisses Minimum überschritt. Doch wollen wir uns hüten, aus dieser Beobachtung eine Beziehung herzuleiten.

Wurden Internodien mit flacher Pinzette schwach gequetscht, sodass es zu unbedeutenden inneren Zerreißen kam, ohne dass die Epidermis merklichen Schaden erlitt, so zeigten sich nach wenigen Tagen in der Umgebung der vereinzelt zerstörten Zellen begrenzte thylloide Bildungen mit seltenen einfachen Septierungen.

HABERLANDTs, v. SCHRENCKs und TAUBs Beobachtungen (140; 69; 128) an mit schwachen Giftlösungen bestrichenen Blättern boten Veranlassung, ähnliche Versuche an *Hippuris*-Internodien anzustellen. Zu diesem Zwecke wurde ihre Epidermis teilweise mit Silbernitrat-Stift verschieden kräftig gestrichen, teilweise mit schwachen Säure-Lösungen (HCl, HNO<sub>3</sub>) betupft; bisweilen wurde ein kleiner Gifttropfen in eine oberflächliche radiale Schnittwunde eingeführt, um die Wirkung zu verstärken. Das Ergebnis war mit einigen Abweichungen im allgemeinen dasselbe wie bei blossen mechanischen Verletzungen. Das Gift beginnt die Zellen im Umkreise der von ihm anfänglich eingenommenen Stelle nach und nach abzutöten, indem es allmählig in immer weitere Entfernungen vordringt. An der Peripherie seines Wirkungsbereiches sterben die Zellen nicht sofort ab, sondern erscheinen, wie zuweilen auch in unmitteibar Nachbarschaft blosser Verwundungen, gelähmt, sodass nicht sie durch Wachstum reagieren, sondern noch weiter vom Mittelpunkte der Wirkung abliegende Komplexe. Bisweilen kann sogar die Endodermis angeregt werden, durch radiales Wachstum ihrer Elemente dem Vordringen der Lösung zu begegnen. Sie beteiligt sich auch bei Tierfuss in hervorragender Weise am Wundverschluss. Ihre Zellen neigen dabei besonders leicht zu tangentialen Teilungen. Querschnitte durch ein mit Säurelösung oder Silbernitratstift behandeltes Internodium bieten nach einigen Tagen ein überraschendes Bild. Die in die Auswirkung einbezogenen Gebiete lassen meist drei deutliche, sich um den Ausgangspunkt des Giftes konzentrisch ordnende Schichten erkennen. Die in seiner nächsten Umgebung liegenden Mauerzellen sind abgestorben und nicht mehr im einzelnen unterscheidbar. Es folgt ohne weiteren Übergang ein Mantel von Zellen, welche ihre Gestalt beibehielten. Fast ebenso schroff setzt nach aussen die Zone der meist palissadenartig wuchenden Elemente ein, welcher zuweilen die Endodermis angehört. Bei älteren Stücken verspätet sich mitunter die Reaktion oder bleibt ganz aus.

Eine deutliche chemische Reizwirkung macht sich also nicht bemerkbar. Ein Unterschied gegenüber blossen mechanischen Eingriffen scheint vor allem darin zu liegen, dass das Gift, von seinem Ausgangspunkte weiter und weiter fortschreitend, immer neue Gebiete in die Reaktion einbezieht, während reine Verwundungen das Absterben von Zellen fast auf einen Augenblick, mindestens aber auf kürzere Zeit beschränken.

Man hätte es längst gern gesehen, wenn dauernde chemische Einflüsse zu gallenartigen Gebilden geführt hätten, aber dahin gehende Versuche mussten immer wieder ergebnislos abgebrochen werden. Freilich hat das langsame Umsichgreifen eines Gift-

tes eine entfernte Ähnlichkeit mit der Eigenschaft gallenerzeugender Organismen, unaufhörlich und stetig auf ihre organische Umgebung einzuwirken. Der trennende Unterschied liegt aber in der Tatsache, dass wir es das eine mal mit einem toten Reizstoffe, das andere mal mit einem sich selbst regulierenden lebenden Körper zutun haben. Das Gift breitet sich nur aus und kann auf seinem Wege höchstens Verbindungen eingehen, welche ihrerseits wieder giftig oder wirkungslos sind. Der Gallenbildner stellt dagegen eine Veränderlichkeit höherer Art dar und bedingt deshalb verwickeltere Reaktionen.

Zu den Gallenwucherungen müssen wohl die verzweigten und septierten Thyllen in den Atemhöhlen der Anthoceroteen gezählt werden, wo eingedrungene *Nostoc*-Zellen zu Kolonien auswachsen und die Mauerzellen des Hohlraumes zu haarartigen Ausstülpungen anregen. Wie bei jeder Galle ist das Reiz-Ergebnis für *Nostoc* charakteristisch. Weder Diatomeen noch Oscillatorien noch andere in die interzelluläre Kammer gelangte Lebewesen vermochten die Wandzellen zum Auswachsen zu bringen (74)

Im Verlaufe der Beobachtungen waren zwar verschiedene Aufschlüsse über Entwicklungsbedingungen von Wundthyllen erzielt worden, und der ursächliche Zusammenhang zwischen Verletzung und Verschlussbildung erschien zweifellos, doch liess sich keine Klarheit darüber gewinnen, welches Glied der künstlich heraufbeschworenen Kausalkette für die Ausfüllungen verantwortlich gemacht werden sollte. Nach den vorangegangenen Erörterungen stellt es sich als müssig heraus, nach einer Antwort zu suchen. Die Auslösung des Verschlusses ist eben eine Angelegenheit der ganzen Lebensinheit und nicht der Einwirkung eines bestimmten äusseren Faktors auf das wundnahe Gebiet zu verdanken. Der Versuch liegt nahe, Wege der Thyllenerzeugung ohne jede Verletzung zu eröffnen. Es fragte sich z.B., was geschehen würde, wenn man einem Spross durch Eingipsen der apikalen oder basalen Hälfte die Möglichkeit nahm, dort seinen äusseren Umfang zu vergrössern. Es standen dann nur noch die Luftkanäle für die weitere räumliche Ausdehnung zur Verfügung. Vielleicht benützten die Mauerzellen diese einzige Gelegenheit, welche der Spross-Entwicklung geboten wurde, um sich thyllenartig auszustülpen. Das Ergebnis gestaltete sich folgendermassen: In den Mauerzellen staute sich Stärke. Nach einiger Zeit bildeten sich unterhalb der Eingipsung Achsel sprosschen, welche entfernt wurden. Der schliessliche Erfolg war ein normales, kein thylloides Grösserwerden der Kanal-Wandzellen. Da aber der im ganzen verfügbare Raum immer der gleiche blieb, konnten die einschichtigen Zellmauern nur dadurch Platz bekommen, dass sie sich in eigenartiger Weise ineinander verschoben und falteten, sodass anstelle der zylindrischen Gänge solche von verwickeltem Querschnitt traten, während die Längserstreckung natürlich dieselbe blieb. Das in der Eingipsung liegende Hemmnis vermochte also keineswegs den ursprünglichen Bauplan abzuändern. Die Mauern behielten ihr normales Wachstum im grossen und ganzen bei und schachtelten sich nur wie knitterige Mohnblätter ineinander ein.

Es wäre nun wünschenswert gewesen, durch Ausschaltung des in der Epidermis gegebenen hemmenden Panzers Verhältnisse herbeizuführen, welche eine Umkehrung d. Eingipsungsversuches darstellten. Dazu hätte es einer übermässig tangential wachsenden, gewissermassen fliehenden Epidermis bedurft, und es wäre, wenn nicht zu innern Zerreissungen, wohl zu jenen Erscheinungen gekommen, welche SCHOUTE (127) gelegentlich seiner Studien über das Dickenwachstum der Palmenstämme beobachten konnte. Hier treten im Innerteile des Zentralzylinders bei einigen der untersuchten Pflanzen infolge des tangentialen Wachstums des Aussenteils Spannungen auf, welche zur Bildung grosser Interzellularen führen, indem sich deren Mauerzellen in der Tangente des Gang-Umfanges strecken und ein Vielfaches ihrer anfänglichen Länge annehmen, mitunter auch Querteilungen durchmachen. Dem äusseren Anscheine nach erhalten wir ein ähnliches Bild bei *Hippuris*, wenn wir die Epidermis rings um ein Internodium abtragen, es gleichsam oebflächlich ringeln. In feuchter Luft gebinnen sich dann die Mauerzellen in der Hauptsache radial in bezug auf den Internodial-Querschnitt zu strecken. Doch wäre es verfehlt, die Aufhebung des von der Epidermis ausgeübten Druckes als allein wirksame Ursache hinzustellen. Ein beträchtlicher Teil des nachträglichen Wachstums ist vielmehr dem Einflusse des durch die Verletzung geschaffenen Spannungs-Unterschiedes zu verdanken. Der im Juli an-

gestellte Versuch wurde in der ersten Oktoberhälfte wiederholt. Jetzt reagierten die Internodien ganz anders. Eine radiale Streckung der Mauerzellen blieb aus. Die der Wunde am nächsten liegenden wuchsen wie an tangentialen Schmittebenen in zentrifugaler Richtung schlauchförmig aus, wobei es zu Querteilungen kam.

Ehe wir zur nächsten zu Versuchen herangezogenen Pflanze übergehen, sei noch erwähnt, dass nie Thyllen gefunden wurden, welche andern Ursachen als einer Verletzung entsprangen, einen Fall vielleicht ausgenommen, wo ein einziges Internodium in der Nähe des apikal angrenzenden Diaphragmas schon äusserlich erkenntliche, in einem peripheren Ring angeordnete blasse Thyllenflecke zeigte, welche voneinander gleichen Abstand hatten. Auch hier war es nicht ausgeschlossen, dass sie sich als eine Folge äusserer Eingriffe (Blattläuse) eingestellt hatten. Nur die Symmetrie der Erscheinung und des Fehlens auch der geringsten Wundmerkmale boten uns Veranlassung, auf diese Beobachtung einzugehen.

In einigen Punkten abweichende Ergebnisse wurden mit zwei *Myriophyllum*-Arten erzielt. Zunächst seien die Versuche mit *Myriophyllum proserpinacoides* beschrieben. Diese Pflanze entsendet zierlich beblätterte Sprosse über Wasser. An beiden Enden mit queren glatten Schnittflächen und grossen Internodialresten versehene Stücke kamen wie *Hippuris* in den dampfgesättigten Raum; die physikalisch untere Sprosshälfte befand sich in Wasser. Die im Querschnitt radspeichenartig vom innern nach dem äusseren Parenchymmantel ausstrahlenden Mauern, welche einschichtig sind, von einzelnen Zell-Verdoppelungen abgesehen, verhielten sich am Überwasserende wie *Hippuris*, indem sie zum thylloiden Verschlusse der Wundöffnung schritten. Dazu trugen auch die an die Luftkanäle grenzenden Zellen der beiden Parenchymzylinder bei. Unter Wasser ragende Internodienstümpfe füllten dagegen ihre Interzellulargänge nur zum Teil mit Wasser und zeigten im übrigen einen neuartigen Reaktionsmodus. Ihre einschichtigen radialen Kanalwänden begannen durch radiale Teilung ihrer Zellen in der Nähe der Schnittebene bis etwa 12-schichtig zu werden und so in die Dicke zu wachsen. Zu einem völligen Abschlusse kam es bei der verhältnismässig kurzen Versuchsdauer nicht. Im Tangentialschnitte machten die verdickten Mauerstellen, welche sich in der Spross-Längsrichtung bis zu 1 mm erstreckten, den Eindruck knopfiger Anschwellungen. Gleichzeitig mit den Kanalwandzellen teilten sich in der Nähe der Luftgänge die Elemente beider Parenchymcheiden, nur nicht so ausgiebig. Die eingeschobenen Wände verliefen parallel den Gangumrissen. Ausserdem beteiligten sich die Endodermis-Zellen durch mehrfache tangentielle Septierungen am Wachstum.

Schon hier, noch mehr aber bei *Myriophyllum soabratum*, einer untergetaucht vegetierenden Art, fiel es auf, dass die Ausfüllung der Interzellularen mit flüssigem Wasser bedeutend grössere Schwierigkeiten machte als bei *Hippuris*, auch nicht immer vollständig war. Oft konnten noch nach vielen Tagen Luftsäulen in den Internodialresten festgestellt werden. Diesem Punkte wurde bei *Myriophyllum soabratum* grössere Beachtung geschenkt.

Die an Überwasserenden in feuchter Luft erzeugten Wundthyllen zeichneten sich hier meist durch ihre Hinfälligkeit und ihre bizarren Formen aus und wiesen häufige, einmalige Teilungen auf. Sie bildeten zuletzt ein dichtes, bis zu 1 mm dickes Wund-Diaphragma. An Unterwasser-Enden begannen sich zunächst die Luftgänge verschieden weit mit Wasser zu füllen, in einem Falle z.B. 1,5 - 4,5 mm hoch. In diesen Gebieten fanden sich nie Thyllen. Ihre Entstehung beschränkte sich auf die darüberliegende Zone, wo sie sich zu einer bis über 1 mm starken Querplatte zusammenfügten. Überdies stellten sich zuweilen radiale Teilungen der Mauerzellen ein, welche durch diese Verdickung der Kanalwände an der Verschlussbildung teilnahmen. Die Endodermis reagierte in Schnittnähe wiederum durch tangentielle Septierungen. Es ist wahrscheinlich, dass die normale Gasabsonderung in die Luftgänge bei dieser Pflanze genügt, um das Ansteigen des Wassers über die reizempfangende Zone hinweg solange hinauszuschieben, bis das Zustandekommen eines thylloiden Verschlusses seinem Vordringen überhaupt Einhalt gebietet. Ein klares Bild von den Schwankungen, welchen die Binnenluft gerade in der Wundgegend unterworfen ist, lässt sich infolge des Zusammenwirkens der verschiedensten Komponenten kaum gewinnen. Die Verletzung bedeutet eine beträchtliche Stoffwechsel-Störung; das Wasser

wird die interzellularen Gase des Internodialrestes teilweise lösen; die Weite der kapillaren Kanäle wird auf die Schnelligkeit des Flüssigkeits-Anstieges von Einfluss sein; die für Luft wegsamen Diaphragmen ermöglichen einen fortwährenden allmählichen Ausgleich der Druck- und Stoffverhältnisse; ausserdem verändern Atmungs- und Assimilationsvorgänge das Gesamtergebnis. Wie das hartnäckige Verweilen von Gassäulen in den Luftgängen des Internodienstumpfes auch verwirklicht werden mag, soviel ist sicher, dass es günstige Bedingungen für thylloide Wucherungen schafft. Denn wo einmal Wasser in den Kanälen völlig Fuss gefasst hatte, da blieb während der bis einmonatigen Versuchsdauer auch die geringste Vorstülpung aus, dagegen kam hier vor allem Mehrschichtigwerden der radialen Mauern zustande, wie es oben beschrieben wurde. Auch bei *Myriophyllum* liessen sich zuweilen an Stellen, wo diese nur einseitig verletzt waren, z.B. durch von aussen nach der Sprossaxe zu quer geführte Stiche, welche die eine Fläche der Gangmauern streiften, wundabgewandte Thyllen in den Nachbarkanal beobachten. Die Mauerzellen verhielten sich eben wie die von *Hippuris*, indem sie eines oder beide freie Membranstücke vorwölbteten.

Beiderseits quer beschnittene Spross-Stücke von *M. proserpinacoides*, deren Interzellularen unter der Luftpumpe mit Wasser gefüllt worden waren, wiesen auch nach knapp zwei Wochen an ihren Unterwasserenden keine Thyllenwucherungen, wohl aber in der Nähe der Wundebene mehrschichtige, radiale Mauern auf. Die mittleren Internodien hatten das 2 - 3-fache ihrer ursprünglichen Länge angenommen. In gleicher Weise behandelte Stücke von *M. scabratum* gerieten in Verfall.

Die zweischichtigen, aus rundlichen, chlorophyllführenden Zellen bestehenden Diaphragmen dieser Pflanze konnten sich, wenn sie in der Reizzone lagen, d.h. wenn der Internodialrest verschwindend klein oder sie selbst verwundet waren, am thylloiden Wachstum beteiligen. Sie trieben dann Ausstülpungen nach einer ihrer freien Seiten und vermochten ebenso wie die radialen Gangmauern mitunter durch rasche Teilungen ihrer Elemente vielschichtig zu werden.

Mit ähnlicher Leichtigkeit reagierten Blattstiele von *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* auf Verletzungen. Es wird darauf nur kurz einzugehen sein, weil in der Literatur viele hierher gehörige Erscheinungen schon behandelt sind (3; 46; 84). Mit glatten Endflächen versehene Steilstücke kamen mit der einen Hälfte in Wasser, mit der andern in dampfgesättigte Luft. Wasser-injizierte Objekte verdarben. Die übrigen, deren Interzellulargänge also Luft enthielten, wiesen nach wenigen Tagen am Überwasserende in einiger Entfernung von der Schnittebene ein bis 1 mm dickes Wund-Diaphragma auf, während in die Luftgänge des andern Poles bald Wasser eindrang, ohne dass sich Thyllen gebildet hatten. Unter desorganisationsvorgängen ging es zugrunde. Schliesslich vergilbten die Stiele und starben ab. MELLINK behauptete, dass bei *Nymphaea* immer die wundwärts schauenden Kanalwände Vorstülpungen entwickelten, während v. ALTEN für *Nuphar* vorzüglich Wucherungen der wundabgewandten Seite erwähnte und gleichzeitig die grössere Zweckmässigkeit dieser Verschlussart betonte. Beide Autoren hatten ihre Beobachtungen an von Larven verletzten Stielen gemacht. Ohne die Angaben anzweifeln zu müssen, ist es doch nötig, diese grundsätzliche Unterscheidung zu verneinen, da eigene Untersuchungen folgendes ergaben: Durch seitliche Nadelstiche in Blattstiele beider Pflanzen wurden Larvengängen ähnliche Kanäle geschaffen. Befanden sich diese Stellen nun in feuchter Luft, so entsandten die der Verletzung zugekehrten Interzellularwände viele Wundhaare, die nach einiger Zeit den Verschluss herbeiführten, befanden sie sich dagegen unter Wasser, so benützte dieses sofort die gebotene Gelegenheit, um durch die künstliche Öffnung einzudringen. Sein Invasionsgebiet wurde von thyllenkahlen Flächen umzirt. Aber nicht sofort erfüllte die Flüssigkeit diesen Raum, sondern sie brauchte Zeit. Inzwischen konnten im Reaktionsbereiche weiter einwärts liegende Mauerzellen Thyllenblasen vorschicken und früher oder später kleinere Schäden verstopfen. Da nun *Nymphaea* bedeutend längere Schlauchthyllen bildete als *Nuphar* in derselben Zeit, so gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, dass v. ALTENS Feststellung in dem schnellen Eindringen von Wasser durch die ziemlich umfangreiche Larvengang-Öffnung (von 2 mm Breite) ihre Erklärung finden muss. Flüssiges Wasser stellt aber nach den vorausgegangenen Betrachtungen ein beträchtliches

Hemmnis für die Thyllenbildung dar. Die Zellen verlegen deshalb ihr ausgleichendes Wachstum nach der wundabgewandten Seite. Weiter nach innen zu werden dagegen an der Reaktion beteiligte Elemente nach beiden angrenzenden Hohlräumen hin Vorwölbungen treiben können, wenn dort die Interzellularen noch Luft führen. Die Angaben v. ALTENS unterstützen diese Auslegung.

Vorführende Untersuchungen entsprechender Art, welche den Eignungsgrad von *Elodea densa* und *Elodea canadensis*, *Alisma Plantago*, *Limnobium spongia*, *Eichhornia crassipes*, *Hydrocoleis nymphaeoides*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Heteranthera reniformis*, *H. zosterifolia* und *H. graminea*, *Sagittaria sagittifolia*, *Cabomba aquatica*, *Bacopa amplexicaulis*, *Ludwigia Mulerti* und *Limnanthemum nymphaeoides* dar-tun sollten, waren nur für die letzten 4 Pflanzen von Erfolge begleitet. In allen übrigen Fällen blieb Thyllenbildung während der verhältnismässig kurzen Zeitspanne, welche bei abgeschnittenen Objekte in feuchter Luft bis zu ihrem Absterben zubringen konnten, ganz aus. Immerhin mag dessen Erwähnung getan werden, denn auch die Erkenntnis, dass es viele Pflanzen gibt, welche selbst nach Wochen nicht zum Verschluss der Wunden schreiten, gegenüber solchen, bei denen es schon nach Stunden geschieht, hat ihren Wert. Die vier günstigeren Versuchsobjekte verhielten sich in der durchgängig beobachteten Weise. Das flüssige Wasser verhinderte thylloide Ausfüllungen in der Reizzone, soweit es ihrer Entstehung zuvorkam. Die Überwasser-Enden schlossen sich nach und nach durch Aussackungen der Mauerzellen mehr oder weniger. Wasser-injizierte Blattstiele von *Limnanthemum nymphaeoides* hatten auch nach einem Monat in der Nähe ihrer queren Endwunden unter Wasser noch keine einzige Thylle gebildet, obwohl die Zellen der einschichtigen Luftgang-Mauern auch dort nicht die geringsten Verfallserscheinungen zeigten und bei Anwendung plasmolysierender Lösungen fast im Nu kräftig reagierten.

Bemerkenswerte Einzelheiten brachten die Beobachtungen an Blattstielen verschiedener Araceen. Vor allem ist hier eine Gruppe von *Philodendron*-Arten zu nennen.

*Philodendron Imbe* entwickelt ohne vorausgehende Verletzung zartwandige, inhaltsarme Thyllen, und man kann in fast jedem dünnen Querschnitte einige dieser oft wunderlich gestalteten, selten septierten, zuweilen gleich den Idioblasten Calciumoxalat-Kristalle führende Gebilde feststellen. Wodurch die Luftkanalzellen angeregt werden, sich füllend in das Ganglumen vorzustrecken und ein Mehrfaches ihres ursprünglichen Rauminhaltes anzunehmen, bleibt verborgen. Vermutlich veranlassen die im Vergleich zu natürlichen Gelegenheiten veränderten Wachstumsbedingungen im Warmhause die Pflanze zu korrelativen Abweichungen vom in der Freiheit eingehaltenen Bauplane. Vielleicht haben wir es auch mit einer rein architektonischen Eigentümlichkeit zutun. Nach Verwundung können sich die in der Nähe liegenden Mauerzellen kugelig oder schlauchartig vorstülpen. Drang Wasser in die angeschnittenen Interzellularen ein, so erfolgt das Auswachsen an dieser Stelle nach der wundabgewandten Seite hin. Beide Thyllenarten unterschieden sich nicht wesentlich voneinander. Die durch äussere Eingriffe verursachten waren höchstens kleiner und regelmässiger umrissen.

*Philodendron eximium* wies ebenfalls "normale" thylloide Wucherungen auf, die nach Verletzung der Blattstiele monströse Form annehmen konnten, ohne besonders ausgiebig zu sein. Sie gingen vor allem von einem kleinzelligen, Chlorophyll führenden Gewebe aus, welches sich in kleineren Komplexen den Gangmauern eingefügt fand und dessen Elemente Luft hartnäckig festhaltende, kleine Interstitien zwischen sich liessen. Es machte den Eindruck grösserer Aktivität als die eigentlichen Interzellularmauern und glich oft unvollendeten Diaphragmen, indem es sich in den Luftkanal vorschob. In anderen Fällen durchquerte es ihn ganz und gar. Verschiedene untersuchte Blattstiele boten voneinander abweichende Bilder inbezug auf die Verteilung und Menge der Bildungen, obgleich das Material einem einzigen Individuum entstammte.

*Philodendron erubescens* war im unverwundeten Zustande, was die Blattstiele anbelangt, fast thyllenfrei. Einschnitte riefen vorwiegend in kleinzelligen Gewebeflecken, wie sie für die vorige Art geschildert wurden, Wucherungen hervor. Enthielten die Thyllen-Mutterzellen roten Zellsaft, so teilte er sich selbstverständ-

lich auch der Aussackung mit. Eine Reizwirkung wurde bis 1,5 cm von der Wunde beobachtet, wo sich noch vereinzelt Vorstülpungen finden konnten. Im übrigen boten die Befunde nichts neues.

*Philodendron Wendlandii* wurde in der Hauptsache wegen seiner grossen Interzellulargänge zu Versuchen herangezogen. Stellte sich eine Verschlussbildung ein, so mussten die Mauerzellen entweder zu langen Schläuchen, oder, ähnlich den Gefässthyllen von *Jacquemontia*, zu vielzelligen Wundhaaren werden. Nach 5 Tagen zeigte sich spärlicher Erfolg. Das Unterwasserende wies vereinzelt kürzere oder längere Haarbildungen auf, welche in regelmässigen Abständen durch Querwände gekammert waren, analog den erwähnten Beobachtungen WINKLERS. Es mag stutzig machen, dass diese ganz und gar ungenügenden Ausfüllungen - im ganzen tauchten nach mühsamen Suchen 4 Thyllen in einer grösseren Reihe von Querschnitten auf - gerade am Unterwasser-Ende auftraten. Gewöhnlich lag hier das Wirkungs-Minimum. Leider konnten umfangreichere Versuche infolge Materialmangels nicht durchgeführt werden. Der Verfall begann vom Überwasserende aus, welches gelbe Färbung annahm. Da die Interzellularen hauptsächlich mit schleimiger Flüssigkeit gefüllt waren, und Luft sich in ihnen nur bläschenweise feststellen liess, so mag ein geringes Luftquantum am Bildungsorte zugegen gewesen sein und die Entstehung der Wundhaare ermöglicht haben. Dafür spricht auch eine Beobachtung, welche an einer andern queren Schnittfläche gemacht wurde, nachdem sie etwa 14 Tage unter Wasser geweilt hatte. Zwei dem blossen Auge weisslichgrau erscheinende, scharf umrissene Flecke von ungefähr 2 mm Durchmesser lösten sich unter dem Mikroskop in ungezählte schlauchförmige Thyllen auf. Sie waren teils garnicht, teils einmal septiert. Die eingeschobene Querwand gliederte sie in zwei sehr lange Abschnitte. Die Neubildung verschloss die in ihrem Gebiete liegenden Kanäle vollständig in Form eines Pseudoparenchyms. Stände nun das Wasser der Entstehung von Ausfüllungen nicht hemmend im Wege, so hätte man erwarten dürfen, dass diese sich über den ganzen Querschnitt verteilten. In Wirklichkeit blieben sie auf einen engen Bezirk beschränkt, auf eine Stelle, die vorher wohl von einer Luftblase eingenommen wurde.

*Dieffenbachia macrophylla* verstopfte ihre Interzellulargänge nach Verwundung vor allem überall dort, wo chlorophyllreiches Gewebe die Mauern aufbaute, namentlich in den beiden Zwickeln des zwispitzigen Stielquerschnittes, auch im Unterwasserende. Dem Vordringen des Wassers wurde bald Einhalt getan durch die ziemlich enge Kammerung der Interzellularräume in diesen beiden Winkeln. Noch 1 cm von der Verletzung entfernt zeigten sich Thyllen. Nur durch äussere Eingriffe erzielte Wucherungen konnten beobachtet werden.

Dasselbe war bei *Alocasia odora* der Fall, welche an Stellen, wo Wasser durch eine künstliche Öffnung eingedrungen war, höchstens in die angrenzenden, noch Luft führenden Kanäle Aussackungen vortrieb.

Einige weiterhin zu Versuchen verwendete Objekte lassen wir ausser Acht, da die erzielten Ergebnisse nichts abweichendes besagen, und wenden uns schliesslich den Beobachtungen über stomatäre Thyllen zu.

Sie erhielten diese Bezeichnung, weil sie zu dem Stoma und dem Spaltöffnungsmechanismus in Beziehung zu stehen schienen, denn sie konnten die Schliess-Spalte vollständig versperren oder wenigstens verengern. Was lag näher, als der Gedanke, ihnen die Aufgabe der Verdunstungshemmung zuzuschreiben? Sie vermögen tatsächlich die Wasserabgabe herabzusetzen, und es würde im letzten Grunde ein Streit um Worte bleiben, ob man in dieser Eigenschaft eine Aufgabe oder eine bloss beiläufige Folge ihrer Gegenwart zu sehen habe.

Bei *Tradescantia fluminensis* wurde durch neuerliche Versuche festgestellt, dass die Thyllenbildung im dampfgesättigten und im trockenen Raume (Anwendung von  $\text{CaCl}_2$ ) gleichstark vonstatten geht. Die gegenseitige Abschätzung gleichalter Blätter auf ihren Thyllengehalt ergab Prozentzahlen, welche nicht merklich voneinander abwichen. Verschieden gerichtete Verletzungen der Spreiten durch parallele Einschnitte im Abstände von einigen Millimetern vermochten die thylloide Ausfüllung wundnaher Atemhöhlen selbst nach mehrwöchiger Versuchsdauer nicht zu fördern. Junge Blätter enthielten auch; dann, wie im unverletzten Zustande, selten Ausstülpungen, solche mittleren und vorgerückten Alters die normalen Befunden entsprechende

Anzahl (siehe auch 53). Abgeschnittene Sprosse, die unter der Pumpe voll Wasser gesaugt worden waren, bis es die Atemhöhlen ihrer Blattspreiten völlig erfüllte, verhielten sich, der Verdunstung an der freien Luft ausgesetzt, während die basale Wundfläche in Wasser stand, wie nicht injizierte Stücke. Verblieben wassererfüllte Sprosse dagegen nach der Vertreibung der Interzellularen-Luft untergetaucht, so wirkte das an ihren Platz gerückte flüssige Wasser hemmend auf die Thyllenerzeugung ein. Die mikroskopische Untersuchung führte zu Prozentzahlen, welche bedeutend niedriger waren als die normalen Verhältnissen entsprechenden Vergleichswerte. Im Maximum kamen z.B. auf je 100 Atemhöhlen 96 verstopfte, wenn freie Verdunstung möglich war, und nur 63, wenn die Blätter injiziert unter Wasser verweilt hatten. Natürlich durften nicht die ältesten Spreiten verwendet werden, weil sie zu Beginn des Versuches schon maximale Ausfüllungen besessen hätten.

Gleichartige Ergebnisse wurden mit *Zebrina pendula* und *Callisia insignis* erzielt mit dem Unterschiede, dass die für bestimmte Entwicklungszustände der Blätter charakteristischen Zahlen bedeutend hinter *Tradescantia* zurückblieben.

Bei *Philodendron erubescens*, *Ph. eximium* und *Ph. Imbe* liessen sich einwandfrei thylloide Ausstülpungen vereinzelter Armpalissadenzellen in die tönncchenförmigen Spreiten-Interzellularen alter Blätter beobachten. Verwundung schien ihre Bildung nicht besonders zu begünstigen. Um Einschnitte war bei *Philodendron eximium* nach mehreren Monaten ein Phellogen entstanden, dessen wundabgewandte Begrenzungsfläche nach den anstossenden Lufträumen hin einige wenige Zellblasen entsandte.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Wir befinden uns am Ende unserer Darlegungen und es sei zuletzt gestattet, die Haupt-Folgerungen noch einmal kurz zusammenzufassen.

1. Äussere Faktoren verursachen nie die Bildung von Thyllen, sondern lassen sie höchstens ausgiebiger werden, hemmen sie aber meistens.

2. Die Thyllen verdanken ihr Dasein stets korrelativen Spannungsunterschieden, deren sichtbaren Ausgleich sie darstellen.

3. Gleichgewichtsstörungen dieser Art kommen entweder nach Schaffung neuer Oberflächen, nämlich nach Verletzungen oder dem Absterben von Teilen der Lebens-einheit zuwege, oder durch Selbständigerwerden von Zellen oder Gewebegebieten infolge Alterns der ganzen Pflanze oder ihnen benachbarter Komplexe.

4. Das Ausbleiben ausgleichenden Wachstums beweist nichts gegen das Vorhandensein eines innern Spannungsunterschiedes, sondern ist oft durch Widerstände bedingt, welche den Ausgleich verhindern oder verzögern. Doch gibt es auch Organismen, deren Elemente sich gegenseitig garnicht oder nur so schwach korrelativ beeinflussen, dass es nie zu einem Ausgleich kommt, weil durch das Absterben so selbständiger Zellen keine Spannungsdifferenz entsteht, also auch keine Neubildungen verursacht werden können (siehe auch 82). Es handelt sich dann um kolinien-artig verbundene Einheiten ohne komplizierte Arbeitsteilung.

5. Die experimentelle Erzeugung von Thyllen in vorgebildete Hohlräume wird nur dann gelingen, wenn ein Teil angrenzender Gebiete im Gegensatz zu deren Nachbarkomplexen zu vorzeitigem, künstlichem "Altern" gebracht wird, ausserdem fast immer durch Verletzungen. Die Füllzellen haben dann den Charakter ausgleichenden Wachstums.

#### ANHANG.

Es sollen noch einige Beobachtungen Erwähnung finden, welche mit der Thyllenfrage nur mittelbar in Zusammenhang stehen.

Unsere Betrachtungen seien vor allem jenen Membranveränderungen gewidmet, die rein äusserlich die Gestalt von Thyllen annehmen können. Sie treten bei verschiedenen Araceen als architektonische Merkwürdigkeit auf, besonders zahlreich bei *Philodendron erubescens*, und beschränken sich auf die Armpalissadenzellen, welche die tönncchenförmigen grossen Zwischenzellräume der Blattspreite begrenzen. Sie

erreichen am Ende ihrer Entwicklung das Volumen der an derselben Stelle vorkommenden Normalthyllen, für welche sie bei oberflächlicher Untersuchung gehalten werden können. SOLEREDER (134, p. 73 - 74) gab ihnen, als er sie bei *Dieffenbachia Seguinæ* Schott und *D. picta* Schott feststellte, den Namen Schleimkugeln, der weiterhin der Kürze wegen angewandt sei, und vermutete, dass die Speicherung überschüssigen Wassers ihre Aufgabe wäre.

Die Schleimkugeln von *Philodendron erubescens* liessen sich im Gegensatz zu d. echten Thyllen an demselben Ort nicht plasmolysieren. Sie enthielten nie roten Zellsaft, wie viele der Armpalissadenzellen, auch nie Chlorophyllkörner oder irgend einen Kern wie diese und die wahren Ausstülpungen, vielmehr homogenen Schleim. Nur einmal gelang es, durch Anstechen der winzigen Kügelchen ihren Inhalt zum Hervorschwellen zu bringen. Der ausgeflossene kleine Tropfen sass nun dem Gebilde anssen an und löste sich nicht in dem umgebenden Wasser. Wurden Flächenschnitte in Rutheniumrot-Lösung gebracht, so färbte sich die doppelt konturierte Membran der Bläschen besonders tief. Teilweise waren beiderseits oder einseitig Kalotten mit dem Rasiermesser weggeschnitten worden. Trotzdem hatte sich im übrigen die ursprüngliche Form erhalten und ein Zusammensinken der feinen Haut war unterblieben. Bei Zusatz von Alkohol erfolgte es dagegen, um nach Wiedereinführen des Schnittes in Wasser völlig aufgehoben zu werden. Nach längerem Verweilen in Eau de Javelle wurden die Umrisse runzlich. Wo mehrere Kugeln zusammenstiessen, bildete sich eine Berührungsebene. Selbst nach wiederholtem Austrocknen der Schnitte nahmen die Bläschen, wieder in Wasser gebracht, noch ihre ursprünglich pralle Kontur an.

Gleichartig reagierten die Würzchen, mit welchen die Wundthyllen fast aller zu Versuchen verwendeten Pflanzen besonders an ihrer Spitze häufig besetzt waren, sowie die selten bei *Hippuris* und *Nymphaea*, äusserst zahlreich aber bei *Nuphar* in Wundnähe am Unterwasserende erscheinenden kugeligen Membranabhebungen, welche den Wänden der Gangmauern entsprangen.

Wie haben es hier offenbar mit ähnlichen Erscheinungen zutun, wie sie auch an der Innenseite von Gefässmembranen bei Vergummungsvorgängen oft zustandekommen (9) und wie sie LUERSSEN (77) zum ersten male ausführlicher für Marattiaceen als zentrifugales lokales Dickenwachstum der Zellwand beschrieb 1).

Auffällig war bei *Hippuris* das reichliche Auftreten von Calciumoxalat im Wundgebiet. Radialschnitte zeigten mitunter jede Mauerzelle in der Nähe querer Wundflächen mit einem wohlgebildeten Oktaeder ausgestattet. Die Grösse der Kristalle nahm von der Schnittebene in axialer Richtung stetig ab. Diese in ihrer Regelmässigkeit bewundernswerte Erscheinung fand sich in geköpften Sprossen, welche an der freien Luft oder unter Wasser keine Wucherungen hervorbrachten, ebenehäufig wie in solchen, welche im dampfgesättigten Raum in derselben Zeit starke Ausfüllungen entwickelten. Daneben kamen auch andere Kristallformen und Drusen vor. Eine deutliche Beziehung zwischen der ausgeschiedenen Calciumoxalat-Menge und irgend einem andern Faktor liess sich nicht herleiten. Auch wenn der Internodienrest sehr kurz war, ging die Ausscheidung von Calciumoxalat mir ganz selten über das angrenzende Diaphragma hinaus. Die Wundthyllen der untersuchten Pflanzen enthielten hier und da einen oder mehrere Oxalatkristalle.

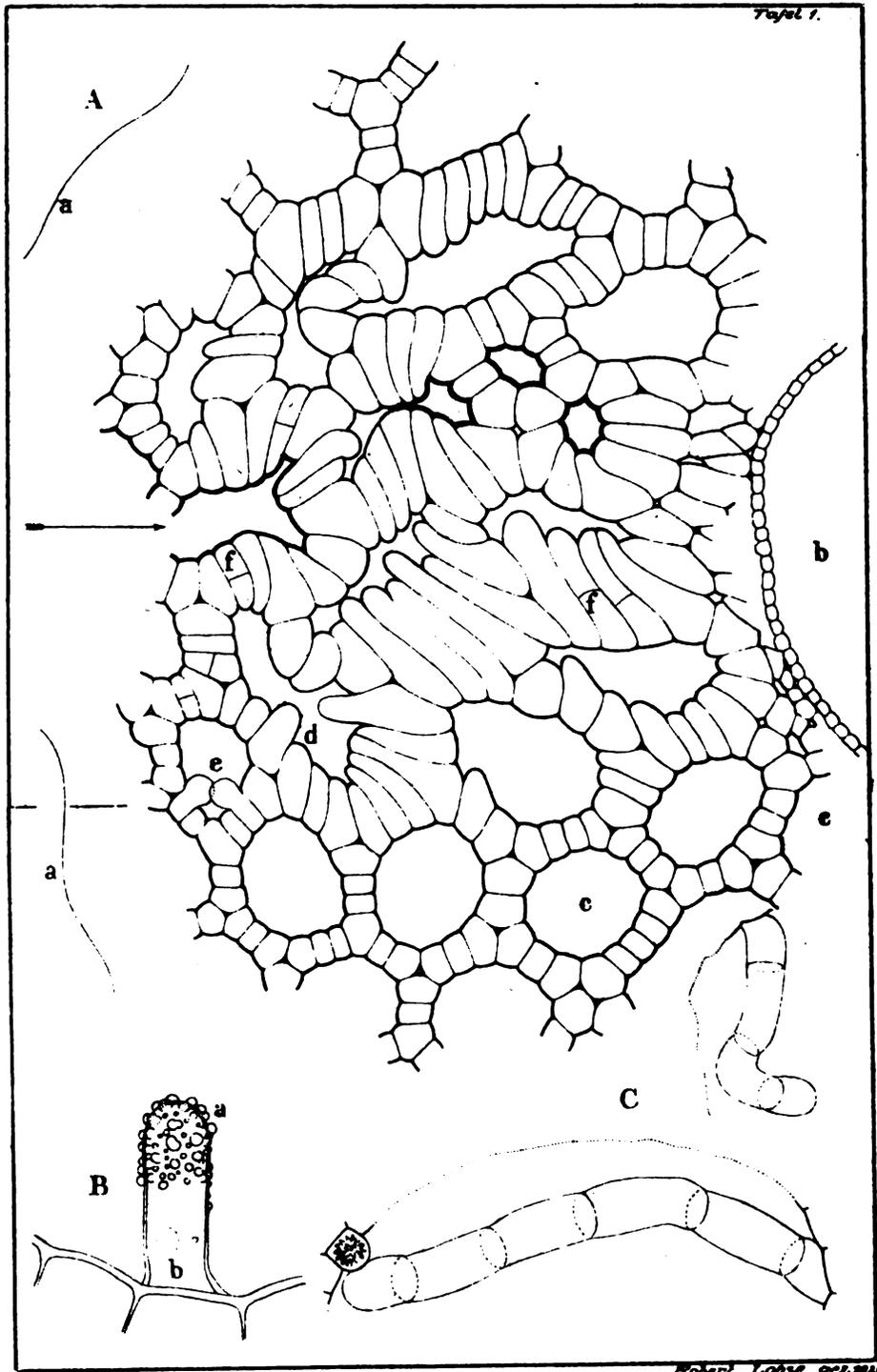
#### LITERATUR.

- H. v. ALTEN (1) Beitr. z. vergl. Anat. d. Wurzeln, nebst Bemerk. üb. Wurzelthyllen; Diss. Göttingen 1908. - (2) Krit. Bemerk. u. neue Ansicht. üb. d. Thyllen, in Bot. Ztg. 1909. - (3) Zur Thyllenfrage: Callusartige Wucherung. i. verletzt. Blattst. v. *Nuphar*, in Bot. Ztg. 1910. - (4) D'ARBAUMONT, Observations sur les stomates et les lenticelles du *Cissus quinquefolia*, in Bull. Soc. Bot. Fr. XXIV (1877). - (5) ARESCHOUG, Unters. üb. d. Blattbau der Mangrovepflanzen, Bibl. bot. Heft 56, 1902. - (6) A. de BARY, Handb. d. physiol. Bot. III. Vergleich. Anatom. d. Vegetationsorg. d. Phanerog. u. Farne, 1877. - (7) W. BENECKE, Die Nebenzellen d. Spaltöffnungen, in Bot. Ztg. L. 1892. - (8) F. H. BILLINGS, A Study of *Tillandsia usneoides* in Bot. Gaz. XXXVIII (1904). - J. BOEHM (9) Üb. Funktion u. Gensis

- der Zell. i. d. Gef. des Holz.; Sitzungsber. Akad. Wien LV (1867). - (10) Über d. Funkt. d. veget. Gefäße, in Bot. Ztg. XXXVII (1879). - (11) BORESCH, Üb. Gummifluss bei Bromeliac. nebst Beitr. z. ihr. Anat., in Sitzungsber. Akad. Wien CXVII (1908). - (12) N. BUKOVIC, Die thylloid. Verstopf. d. Spaltöffn. u. ihre Bezieh. z. Korkbildung bei den Cacteen, in Österr. Bot. Ztschr. LXII (1912). - (13) A. BURGERSTEIN, D. Transpir. d. Pflanz.; Jena 1904. - (14) A. CHARLIER, Contrib. à l'étude anat. des plantes Gutta-Percha et d'autres Sapotac.; Thèse Paris 1905. - (15) M. A. CHRYSLER: Tyloses i. tracheids of Conifers, in the New Phytologist VII (1908). - H. CONWENTZ (16) Üb. Thyll. u. thyll.-ähnl. Bild., vornehmli. i. Holz d. Bernsteinbäume, in Ber. D. bot. Ges. VII (1889). - (17) Monogr. d. balt. Bernsteinb. Danzig 1890. - (18) M. J. C. COSTERUS, Les petits points foncés des feuilles des Conarus, in Ann. Jard. Buitenz. 1898, 2. Suppl. - (19) H. CRÜGER, Westindische Fragmente XII, Einiges über d. Gewebeveränd. bei d. Fortpflanz. d. Stecklinge, in Bot. Ztg. XVIII (1860). - (20) M. DALITZSCH, Beitr. z. Kenntn. d. Blattanat. d. Aroideen, in Bot. Zentralbl. XXV (1886). - (21) H. DETZNER, Beitr. z. vergl. Anat. d. Amentaceenwurz. m. Rücks. auf d. System. Diss. Göttingen 1920. - (22) L. DIPPEL, Anwend. d. Mikroak. auf d. Hist. d. Gew. II (1872). - (23) W. DÖRRIES, Beitr. z. spez. Anat. d. Lian. mit bes. Berücks. d. Thyllenfrage; Diss. Göttingen 1910. - (24) DUTAILLY, Sur quelques phénom. déterm. par l'apparit. tardive d'élém. nouv. d. l. tiges et l. rac. d. Dicot.; Thèse Bordeaux et Paris, 1879. - (25) FRANKLAUSER, Entwickel. d. Steng. u. Blatt. v. Ginkgo; Diss. Bern 1882. - (26) A. FISCHER, Über ein abnorm. Vorkomm. v. Stärkekörn. i. Gefäss., in Bot. Ztg. XLIII (1885). - (27) A. FISCHER, Neue Beob. üb. Stärke i. Gefäss. in Ber. D. bot. Ges. IV (1886). - (28) B. FRANK, Beitr. z. Pfl.-Physiol. Leipzig 1868. - (29) B. FRANK, Üb. d. Gummibild. i. Holz u. der. physiol. Bedeut., in Ber. D. bot. Ges. II (1884). - (30) B. FRANK, D. Krankh. d. Pfl., Breslau 1895. - (31) GAUNERSDORFER, Beitr. z. Kenntn. d. Eigensch. u. Entsteh. des Kernholz., in Sitzb. Akad. Wien LXXXV (1882). - (32) H. GEIGER, Beitr. z. pharm. u. bot. Kenntn. d. Jaborandibl. Diss. Zürich 1897. - (33) E. GERRY, Tyloes, their occur. a. pract. signif. i. some Americ. woods, in Journ. agricult. res. I (1914). - (34) E. GERRY, Referat über die vorige Arbeit in Bot. Zentralbl. CXXVI (1914). - (35) O. GERTZ, Om septerade thyll bildningar, in Bot. Notis. 1916. - (36) O. GERTZ, Winters. ti. sept. Thyll. nebst and. Beitr. z. ein. Monogr. d. Thyllenfrage, in Lunds Univrs. Arsskrift n.F. XII. - (37) O. GERTZ, Referat über die vorige Arbeit in Zentrbl. Biochem. XXI, 1919. - (38) O. GERTZ, Callushypertrophien etc. in Bot. Notis. 1918. - (39) O. GERTZ, Üb. e. neu. Typ. stomatär. Thyllebild. in Lunds Universit. Arsscr. 1919. - (40) GOEBEL, Pflanzenbiol. Schild. II, p. 114, 251 ff. - (41) GOEBEL, Über Regeneration im Pflanzenr. in Biol. Zentralbl. XXII, 1902, p. 486/7. - (42) GOEBEL, Allgem. Regenerationprobl. in Flora LXXXV (1905). - (43) GOEBEL, Arche-goniatenstudien, in Flora LXXXVI (1906). - (44) A. GRAVIS, Recherch. anat. et physiol. sur le Tradescantia virginica. - (45) A. GRIS, Sur la moelle des pl. lign. in Ann. Sc. nat. 1872. - (46) F. GÜRTLER, Über interzell. Haarbild., Diss. Berlin 1905. - (47) H. R. v. GUTTENBERG, Anat.-physiol. Unter. üb. d. grün. Laubblatt d. Mediterranfl. in Engl. Jahrb. XXXVIII (1905). - (48) G. HABERLANDT, Physiol. Pfl.-Anat. ed. 1918. - (49) HABERLANDT, Üb. d. Bez. zw. Funkt. u. Lage d. Zellkerns b. d. Pfl. Jena 1887. - (50) HEGELMAIER in Tagebl. Naturf.-Vers. in Leipzig 1872, p. 144. - (51) Th. HERZOG, Anat. Stud. üb. d. Frücht. d. Anacard.-Gattg. Mauria u. Euroschinus, in Beih. Zentralbl. XXVI (1910). - (52) F. v. HÖHNEL, Üb. d. neg. Druck d. Gefässluft, Diss. Wien 1876. - (53) H. S. HOLDEN, On th occlusion of the stomata i. Tradescantia pulchella, in Ann. of Bot. XXVII (1913). - (54, 55) B. HRYNIEWIECKI, Anat. Stud. üb. d. Spaltöffn. b. d. Dikot. p. 595 und E. neuer Typ. d. Spaltöffn. b. d. Saxifragac. p. 57, 59; beides Anzeiger d. Akad. Krakau B, 1912. - (56) E. de Janczewski, Etud. comp. sur le tub. cribr. in Ann. Sc. nat. 1882, XIV. - (57) B. Jönsson, Siebähnl. Por. i. d. tracheal. Xylemelem. d. Phanerog. in Ber. D. bot. Ges. X (1892). - (58) JORDAN, On some peculiar tyloses i. Cucumis sativus, in New Phytologist II (1903). - (59) L. JOST, E. Beitr. z. Kenntn. d. Atmungsorg. d. Pfl. in Bot. Ztg. XXXV (1887). - (60) B. KABUS, Neue Unters. üb. Re-generationsvorg. bei Pfl., in Colns Beitr. XI (1912). - (61) Z. KAMERLING, Zur Bi-

- ol. u. Physiol. d. Merchantiac. in Flora LXXXIV (1897). - (62) H. KARSTEN, D. Veg. Org. d. Palmen, Berlin 1847. - (63) K. KIENITZ, Die Entstehung d. Markflecke, in Bot. Zentralbl. IV (1883). - (64) D. G. KIESER, Mem. sur l'organis. des pl. in Verh. Teylers Genootschap, Haarlem 1814, p. 230, tab. 9, 10. - KIESER, Grundz. d. Anat. d. Pfl. I. Phytotomie, Jena 1815. - (66) L. KNY, Üb. d. Bild. d. Wundperid. an Knoll. etc. in Ber. D. bot. Ges. VII (1889) - (67) KNY, Üb. d. angebl. Vork. lebend. Protopl. i. d. weit. Luftr. v. Wasserpfl. in Ber. D. bot. Ges. 1900. - (68) A. KRIEG, Beitr. z. Kenntn. d. Kallus- u. Wundholzbildg. geringelt. Zweige, Diss. Würzburg 1907. - E. KÜSTER, Histol. u. exp. Unters. üb. Intumeszenz., in Flora LXXXVI (1906). - (70) KÜSTER, Pathol. Pfl.-Anat. 2. ed. 1916. - (71) A. LEBLOIS, Product. de thyll. inter. des canaux sécrét. in Bull. Soc. bot. Fr. XXXIV (1887). - (72) LEBLOIS, Rech. s. l'orig. et l. développem. des can. sécrét., Thèse Paris 188. - (73) H. LEITGEB, D. Luftwurz. d. Orchid. in Denkschr. Akad. Wien XXIV (1865). - (74) LEITGEB, D. Notoc-Kolonien i. Thellus v. Anthocerot. in Sitzb. Akad. Wien LXXVII (1878). - (75) K. LINSBAUER, Z. physiol. Anat. d. Epid. u. d. Durchlüftungsapp. d. Bromeliac. in Sitzungsber. Akad. Wien CXX (1911). - (76) H. LOSCH, Beitr. z. vergl. Anat. d. Urticin Wurz. Diss. Göttingen 1913. - (77) C. LUERSSSEN, Üb. zentrifug. lok. Dickenwachst. inn. Parenchymzell. d. Marattiac. in Bot. Ztg. XXXI (1873). - (78) C. LUERSSSEN in Sitzungsber. Naturforsch. Ges. Leipzig I (1875) p. 76 ff. - (79) J. MAHEU u. R. COMBES, Sur quelq. format. subérophelloderm. anorm. in Bull. Soc. bot. Fr. LIV (1907). - (80) M. MALPIGHI, D. Anat. d. Pfl., bearb. v. M. MOEBIUS, in Ostw. Klassiker d. exact. Naturw. CXX (1811). - (81) MARTIN-LAVIGNE, Sur une curieuse format. d. thyll. etc. in Journ. de Bot. XXI (1908). - (82) J. MASSART, La cicatrisation chez les végét. Bruxelles 1898. - (83) H. MAYR, Entsteh. u. Verteil. d. Sekretorg. d. Fichte u. Lärche, in Bot. Zentralbl. XX (1884). - (84) MELLINK, Zur Thyllenfrage, in Bot. Ztg. XLIV (1886). - (85) MEYEN, Phytotomie, Berlin 1830. - (86) MEYEN, Üb. d. neuest. Fortschr. d. Anat. u. Physik d. Gew., Haarlem 1836. - (87) MEYEN, über d. Sekretorg. d. Pfl. Berlin 1837, p. 6. - (88) MEYEN, Neu. Syst. d. Pfl. Physiol. Berlin 1837, p. 254 ff. - (89) C. MAÛLE, D. Faserverl. im Wundholz, Bibl. bot. XXXIII (1896). - (90) M. MOEBIUS, D. japan. Lackbaum, Rhus vernicifera, in Abh. Senckenb. Naturf. Ges. XX (1897). - (91) MOEBIUS, Beitr. z. Anat. d. Ficus-Blätter, in Ber. Senckenb. Naturf. Ges. 1897. - (92) H. v. MOHL, Verm. Schrift. botan. Inh., Tübingen 1845, p. 144. - (93) H. MOLISCH, Üb. d. Entsteh. v. Gummi b. d. Ebenac. in Sitzungsber. Akad. Wien LXXX (1880). - (94) MOLISCH, üb. Thyllen u. Wundheil. i. d. Pfl. in Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 1888. - (95) MOLISCH, Zur Kenntn. d. Thyll., in Sitzb. Akad. Wien IIIC (1889). - (96) E. MOLZ, Unters. üb. d. Chlorose d. Reben, in Ztbl. f. Bakt. XX (1908), II. Abt. - (97) MOLZ, Üb. e. plötzl. Absterb. zweier Stöcke v. Vitis, in Zeitschr. f. Pfl.-Krankh. XIX (1909). - (98) NATHANSON, Beitr. z. Kenntn. d. Wachst. d. tracheal. Elem. in Pringsh. Jahrb. XXXII (1898). - (99) M. Mc. NICOL, On cavity parenchyma a. thylloses i. ferns, in Ann. of Bot. XXII (1908). - (100) NOACK, F., Üb. Schleimranken i. d. Wurzelinterzell. einig. Orch. in Ber. D. bot. Ges. X (1892). - (101) M. NORDHAUSEN, Üb. d. basale Zweigverw. b. Cladophora etc. in Pringsh. Jahrb. XXXV (1900). - (102) O. G. PETERSEN, Thyllernes Forekomst etc. in Forstbotanisk. Unters. 1906. - (103) V. PETZOLD, Syst.-anat. Unters. üb. d. Laubbl- d. amerikan. Laurac., in Englers Jahrb. XXXVIII (1905). - (104) PFEFFER, Pfl.-Physiol. ed. 1904. - (105) J. C. M. PITARD, Rech. s. l'évolut. et l. val. anat. et taxinomique du péricycle des Angiosperms, Thèse Bordeaux 1901. - (106) O. PORSCH, Orchidaceae, Denkschr. Akad. Wien LXXIX (1908). - (107) F. A. POULSEN, Om Spalteaabmingerne hos Griselinia og Campanula Vidalii, in Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Forening LXVII (1916). - (108) E. PRAEL, Vergl. Unters. üb. Schutz- u. Kernholz d. Laubbäume, in Ber. D. bot. Ges. V (1887). - (109) PRAEL, in Pringsh. Jahrb. XIX (1888). - (110) W. RAATZ, Üb. Thyll. bild. i. d. Tracheid. d. Koniferenhölz. in Ber. D. bot. Ges. X (1892). - (111) M. RACIBORSKI, Beitr. z. Kenntn. d. Cabomb. u. Nymphaeac. in Flora LXXIX (1894). - (112) C. RECHINGER, Unters. üb. d. Grenz. d. Teilbark. i. Pflanzenr. in Verh. Zool.-bot. Ges. Wien XLIII (1894). - (113) M. REESS, Z. Kritik d. BOEHMischen Ansicht üb. d. Entstehungsgesch. u. Funkt. d. Thyll. in Bot. Ztg. XXVI (1899). - (114) L. REI-

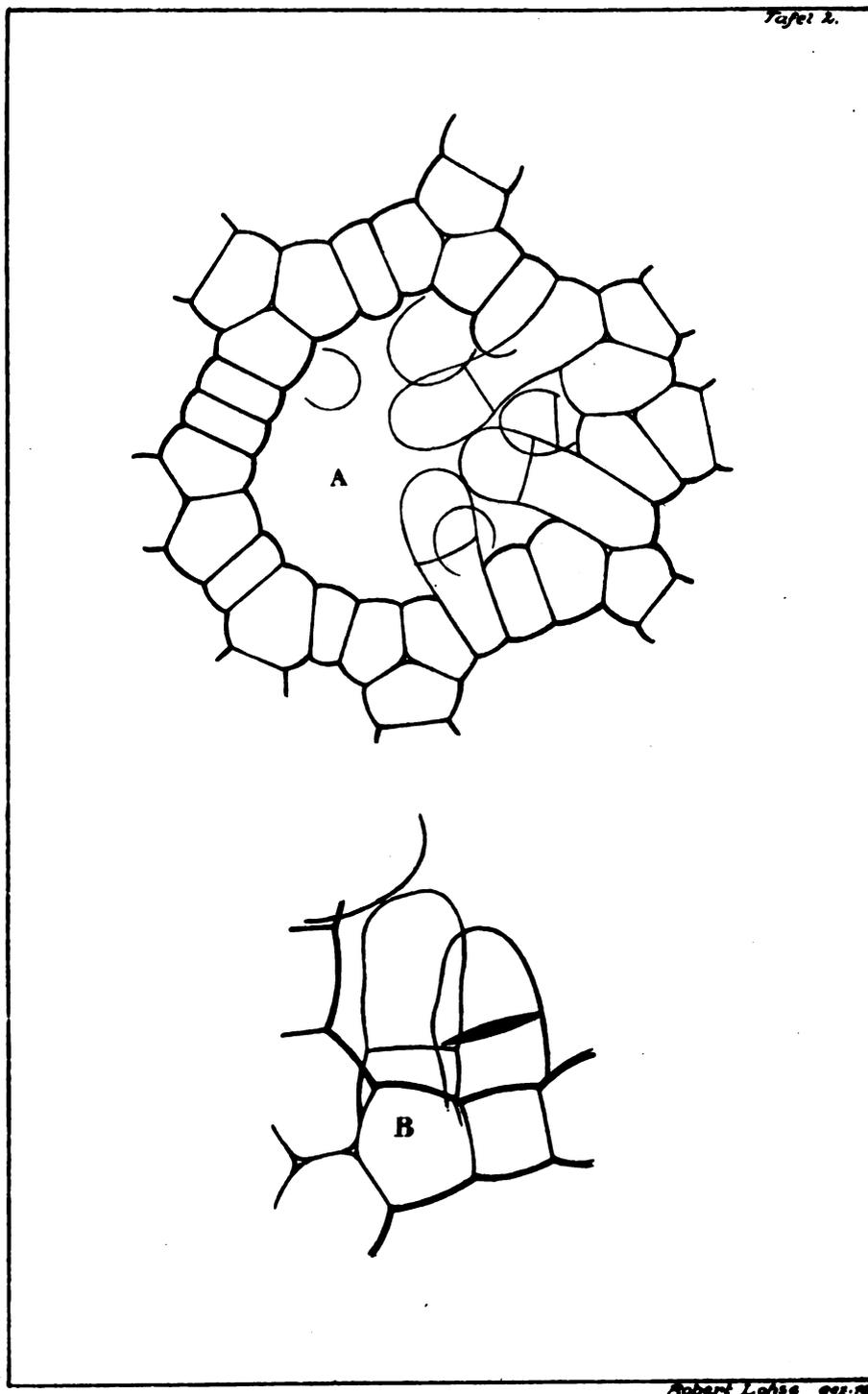
- FOUSS, Les stomates des Célastracées, in Bull. Soc. bot. Genève VI (1914). - (115)  
H. v. REICHENBACH, Unters. üb. d. zellenart. Ausfüll. d. Gefässe, in Bot. Ztg. III  
(1845). - O. RENNER, Beitr. z. Phys. d. Transpirat. in Flora C (1910). - (117) K.  
RUDOLPH, D. Spaltöffn.-App. d. Palmenbl. in Sitzungsber. Akad. Wien CXX (1911). -  
(118) C. SAUVAGEAU, Sur un cas de protoplasme intercellul. in Journ. de Bot. II  
(1888). - (119) SAUVAGEAU, Sur les feuilles de quelq. monocot. aquat., Thèse, Pa-  
ris 1891. - (120) H. SCHENCK, Üb. d. Auskleid. d. Interzellulargänge, in Ber. D.  
Bot. Ges. III (1885). - (121) SCHENCK, Üb. d. Stäbch. i. d. Parenchyminterzellul.  
d. Marattiac. in Ber. D. bot. Ges. IV (1886). - (122) Referat darüber in Bot. Zentr.  
XXVI (1886). - (123) A. F. W. SCHIMPER, Bot. Mitteil. a. d. Trop. II. Die epiphyt.  
Veget. Amerikas, Jena 1888. - (124) K. SCHIPP, Üb. d. Cutic. u. d. Auskleid. d. In-  
terzellul. i. d. Samensch. d. Papilionac., in Ber. D. bot. Ges. XI (1893). - M. J.  
SCHLEIDEN, Grundz. d. wiss. Bot. I (1842). - (126) SCHLEIDEN, Beitr. z. Anat. d.  
Cacteen, in Mém. Acad. Pétersb. IV (1845). - (127) J. C. SCHOUTE, Üb. d. Dickenw.  
d. Palmen, in Ann. Jard. Buitenz. 2. ser. XI (1912). - (128) H. v. SCHRENCK, In-  
tumesc. formed as a result of chemical stimulation, in Miss. Bot. Gard. rep. XVI  
(1905). - (129) J. SCHRENCK, Üb. d. Entsteh. v. Stärke i. Gefäss. in Bot. Ztg. XLV  
(1887). - (130) S. SCHWENDENER, Üb. Bau u. Mech. d. Spaltöffn. in Monatsber. Akad.  
Berlin 1882. - (130 a) Dieselbe Abhandlung i. Ges. Bot. Mitteil. I (1898). - (131)  
W. SIECK, D. schizolysigen. Sekretbeh. in Pringsh. Jahrb. XXVII (1895). - (132)  
V. SIMON, Exper. Unters. üb. d. Differenz. Vorg. i. Callusgew. v. Holzgew. in  
Pringsh. Jahrb. XLV (1907). - (133) L. SINGER, Beitr. z. näh. Kenntn. d. Holzsubst.  
u. d. verholzt. Gewebe, in Sitzungsber. Akad. Wien LXXXV (1882). - (134) H. SOLE-  
REDER, Beitr. z. Anat. d. Arac. in Beih. Bot. Zentralbl. XXXVI (1919). - (135)  
L. STABY, Üb. d. Verschluss d. Blattnarb. n. d. Abfall d. Blätt. Diss. Berlin  
1885. - (136) R. STOLL, Üb. d. Bild. d. Kallus bei Steckl. in Bot. Ztg. XXXII  
(1874). - (137) E. STRASBURGER, Üb. Zellbild. u. Zellteilg. Jena 1875. - (138)  
STRASBURGER, Histol. Beitr. Heft III, Üb. d. Verricht. d. Leitungsbahn. i. d. Pfl.  
Jena 1891, p. 436-7. - (139) K. TANMBA, D. Herkunft d. Zellkerne i. d. Gefässthyll.  
v. Cucurbita, in Sitzungsber. phys.-mediz. Soc. Erlangen XIX (1887). - (140) S.  
TAUB, Beitr. z. Wasserausscheid. u. Intumescenzbild. b. Urticac. in Sitzungsber.  
Akad. Wien CXIX (1910). - (141) F. TEMME, Üb. Schutz- u. Kernholz, in Landw. Jahrb.  
XIV (1885). - (142) K. THOMAE, D. Blattst. d. Farne, in Pringsh. Jahrb. XVII (1886)  
(143) Ph. v. TIEGHEM, Rech. s. l. struct. des Aroidées, in Ann. Sc. nat. 5. ser.  
VI (1866). - (144) A. TISON, Rech. s. l. chute des feuilles chez l. Dicot., Thèse  
Caen 1890. - (145) TISON, Remarque s. l. cicatrice d. tiss. secrét. in Bull. Soc.  
Linn. Normand. 5. sér. VIII (1904). - (146) H. TITTMANN, Physiol. Unters. üb. Kal-  
lusbild. an Steckl. in Pringsh. Jahrb. XXVII (1895). - (147) A. TRECUL, Sur l. cell.  
qui exist. à l'intér. d. can. d. Suc propre du Brucea ferruginea, in Comptes rend.  
XIV (1887). - (148) A. TSCHIRCH, Üb. d. sogen. Harzfluss, in Flora XCIII (1904). -  
O. TUNMANN, Pfl.-Mikrochem. Berlin 1913. - (150) F. UNGER, Grundz. d. Anat. Wien  
1846. - (151) UNGER, Beitr. z. Anat. u. Physiol. XIII, üb. d. Ausfüll. alternd. u.  
verletzt. Spiralgef. in Sitzungsber. Akad. Wien LVI (1867). - (152) W. VISCHER,  
Exper. Beitr. z. Kenntn. d. Jug.- u. Folgeform. xeroph. Pfl. in Flora CVIII (1915)  
- (153) H. VÖCHTING, Unters. z. exp. Anat. u. Pathol. d. Pfl.-Körp. Tübingen 1908,  
p. 90. - (154) G. VOSS, Üb. Untersch. i. anat. Bau d. Spaltöffn. a. Ober- u. Unter-  
seite d. Laubbl., in Beih. Zentralbl. XXXIII (1916). - (155) H. de VRIES, Üb. Wund-  
holz, in Flora LIX (1876). - (156) W. WÄCHTER, Wundverschluss b. Hippuris, in Beih.  
Zentralbl. XVIII (1905). - (157) O. WARBURG, Üb. d. Einfl. d. Verholz. a. d. Lebens-  
vorg. d. Zellinh. in Ber. D. bot. Ges. XI (1893). - (158) F. WARNCKE, Neue Beitr. z.  
Kenntn. d. Spaltöffn. in Pringsh. Jahrb. L (1912). - (159) F. E. WEISS, On the ty-  
loses od rachiopteris, in New Phytolog. V (1906). - (160) A. WIELER, Üb. d. Anteil  
d. sek. Holz. etc. in Pringsh. Jahrb. XIX (1888). - (161) WIELER, D. gumm. Verstopf.  
d. serehkrank. Zuckerruhrs, in Beitr. wiss. Bot. II (1898). - (162) WIELER, Pneumat.  
u. Aerench. in Pringsh. Jahrb. XXXII (1898). - (163) A. WILL, Sekretb. i. Wund- u.  
Kernholz, in Arch. Pharmac. CCXXXVII (1899). - (164) WILLIAMSON in Ann. of Bot. I  
(1887/88). - (165) H. WINKLER, Üb. e. neu. Thyll. Typ n. Bemerk. üb. d. Ursch. d.  
Thyllenbildg. in Ann. Jard. Buitenz. XX (1906).



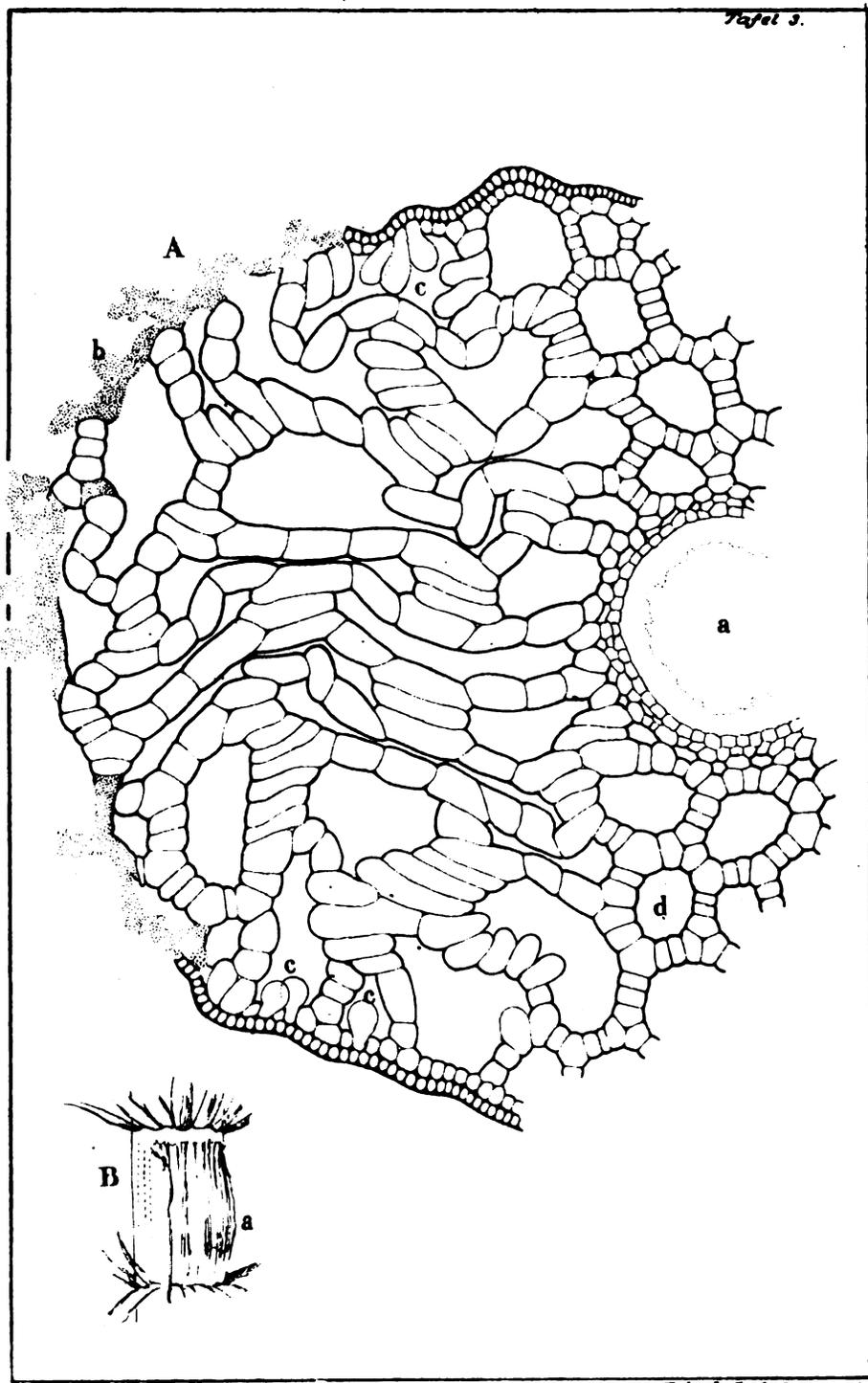
A. *Hippuris vulgaris*; Querschnitt durch ein älteres Internodium mit radialer Schnittwunde (in der Richtung des Pfeils) etwas unterhalb ihrer grössten Tiefenerstreckung 10 Tage nach Verletzung; dampfgesättigter Raum. - a = äussere Begrenzung der Epidermis; b = Zentralzylinder; c = unverändert gebliebene Luftgänge; d = Thylle mit Wärzchen; e = Thyllen; f = nachträglich eingewachsene Zellwände.

B. *Nymphaea alba*: Wärzchenthylle. a = Wärzchen; b = Kern.

C. *Philodendron Wendlandii*: Querschnitt durch das Unterwasserende; zwei mehrfach septierte Thyllen, nach Verletzung entstanden.

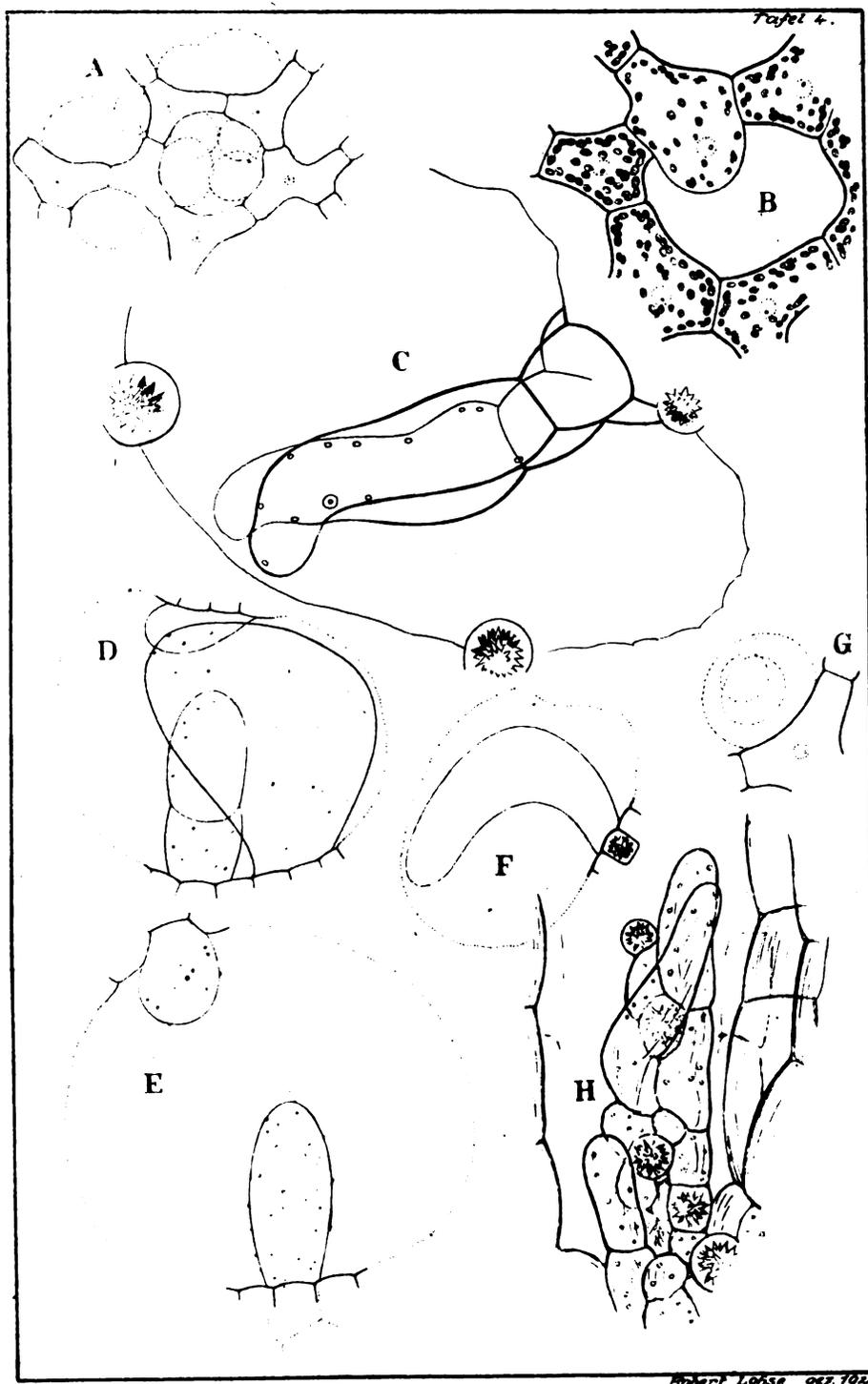


*Hippuris vulgaris*; Zwei Querschnitte durch internodiales Luftkanalgewebe mit septierten Wundthyllen. A: Knapp unterhalb der queren Wundebene; sehr junges Internodium; Überwasserende; dampfgesättigter Raum. - B. Durch ein älteres Internodium, welches durch seitliche Quetschung schwache innere Zerreissungen erlitt; dampfgesättigter Raum.

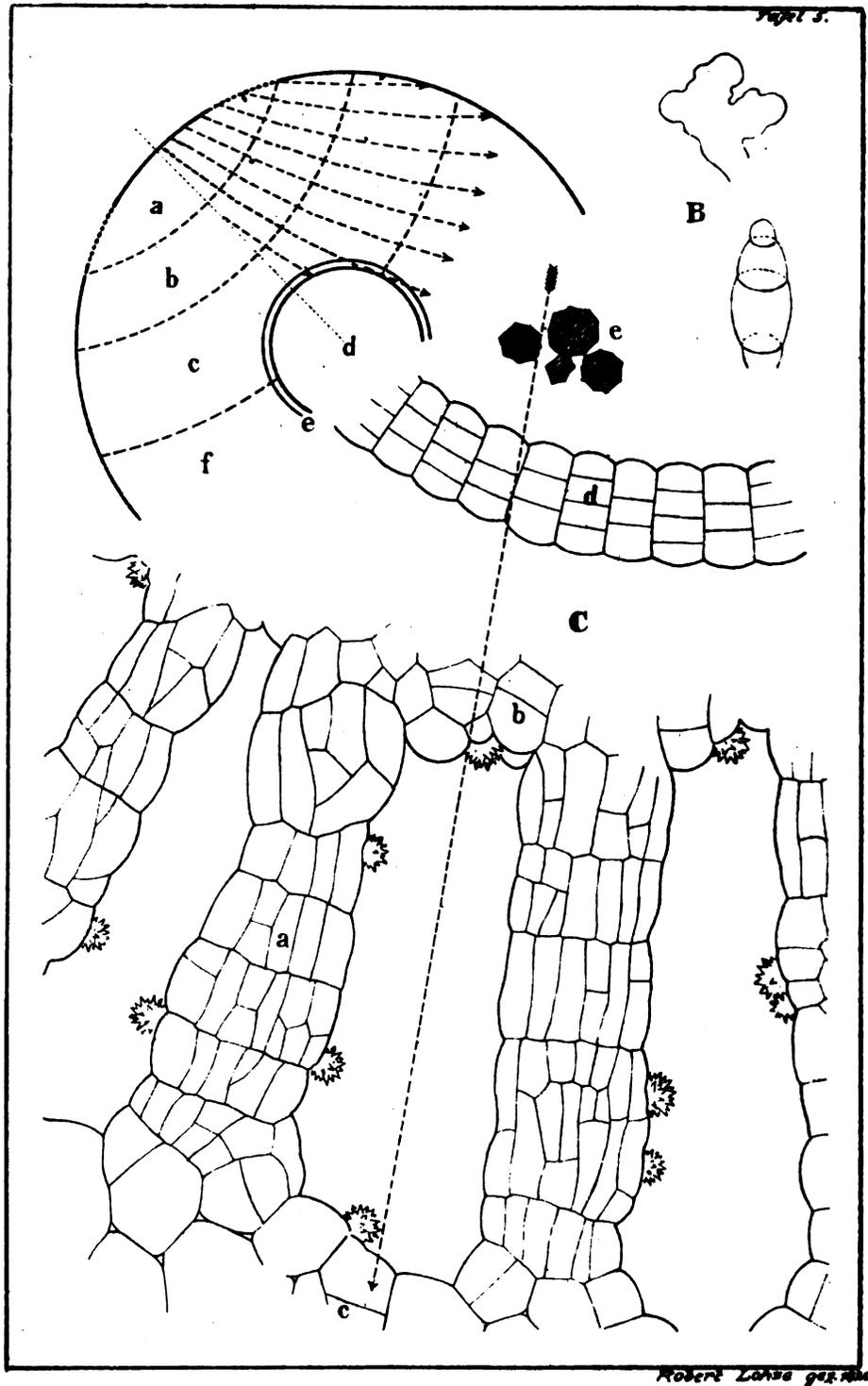


Robert Lohse gez 1919

*Hippuris vulgaris*. - A. Querschnitt durch ein Internodium 7 Tage nach teilweiser Entfernung der Epidermis; dampfgesättigter Raum. - a = Zentralzylinder; b = abgestorbene Zellen und Zellreste; c = Wundthyllen; d = unverändert gebliebener Luftgang. - B. Das ganze Internodium mit seitlich sichtbarer Wucherung (a).



- A. *Philodendron erubescens*: "Schleinkugeln", von Armpalissadenzellen ausgehend.
- B. *Philodendron Imbe*: "Normal"-Thylle.
- C. *Philodendron eximium*: Zwei Wundthyllen, Umriss des Luftganges.
- D + E. *Philodendron Imbe*: "Normal"-Thyllen, eine davon septiert.
- F. *Philodendron erubescens*: "Normal"-Thylle.
- G. *Philodendron erubescens*: "Schleinkugel"; das Rasiermesser hat zufällig zwei Kallotten weggeschnitten.
- H. *Philodendron eximium*: Längsschnitt durch den "normalen" Blattstiel. Kleinzelliges, Chloroplasten führendes Gewebe hat thylloide Zellen entwickelt.



- A. *Hippuris vulgaris*: Schematischer Querschnitt durch ein Internodium einige Tage nach Betupfung des zwischen den beiden punktierten Bögen liegenden Epidermisstückes mit schwacher Säurelösung. a = Zone abgestorbener, unkenntlich gewordener Elemente; b = Zone unverändert gebliebener Zellen; c = Reaktionszone einschliesslich Endodermis (e); d = Zentralzylinder; f = ungereizt gebliebene Zone.
- B. *Myriophyllum scabratum*: Zwei Wundthyllenformen.
- C. *Myriophyllum proserpinacoides*: Halbschematisches Querschnittsbild in der Nähe der queren Wundebene; Unterwasserende. a = Verdickung des Luftgangsmauer durch radiale Teilungen in den ursprünglich eine Zellschicht starken Wänden; b + c: = nachträgliche Teilungen in den Elementen des innern und äusseren Parenchymmantels; d = tangentielle Septierungen der Endodermis; e = vergummete Gefässe; der Pfeil zeigt ungefähr radial von innen nach aussen.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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): Lohse Robert

Artikel/Article: [Entwurf einer Kritik der Thyllenfrage mit Ergebnissen eigener Versuche 345-380](#)