

Bau, Wandlungen und Neubildungen der sekundären Rinde der Cupressineen.

Von PAUL SINZ (Innsbruck).

EINLEITUNG.

„Der anatomische Bau der Coniferen kann, dank zahlreichen wertvollen Untersuchungen, als am besten bekannt gelten“, schreibt STRASBURGER (1) zu Beginn seines Werkes über die Leitbahnen in den Pflanzen und er durfte auch hinzufügen: „im Folgenden noch zur Vertiefung dieser Kenntnisse beitragen zu können“. Dennoch sind die Bauverhältnisse der Coniferen noch keineswegs befriedigend klargestellt. Mein verehrter Lehrer, Herr Hofrat Prof. Dr. HEINRICHER (2) wurde durch das Studium von *Arceuthobium* gewahrt, dass unsere Kenntnis der Rinde von *Juniperus communis* nicht die erwünschte ist und forderte zu einer neuen Prüfung auf. Ich unternahm es, die sekundäre Rinde von *Juniperus communis*, um die es sich zunächst handelte, eingehender zu untersuchen, dehnte dann die Untersuchung auch auf andere verwandte Arten und Gattungen aus. Es ergab sich, dass der Bau der sekundären Rinde der Cupressineen durchaus nicht so einfach ist, wie es vielfach dargestellt wird. Wenn angegeben wird, dass er durch die regelmässige Aufeinanderfolge der Bastelemente in einfachen tangentialen Bändern gekennzeichnet sei, so ist damit zwar etwas richtiges ausgesagt, insofern als aus den kambialen Mutterzellen mit einer gewissen Regelmässigkeit in gleichen Zeitpunkten gleiche Rindenelemente hervorgehen, die sich zu 1 regelmässig ausgeprägten tangentialen Zellbinden anordnen. Ein flüchtiger Blick auf die Querschnitts-Übersichtsbilder (Tafel I, Fig. 1 - 8) zeigt indes schon, dass da bedeutende sekundäre Verwandlungs-Vorgänge eingesetzt haben müssen, die eine Verwirrung in das geordnete und wohl ausgerichtete Zellenheer gebracht haben: Veränderungen, die umso durchgreifender sind, je peripherer die betroffenen Gewebe liegen. Es ist zwar gesagt worden (1), dass gewisse Elemente, so die stärkeführenden Parenchyme, beonders aber die Siebröhren und die Eiweiss-haltigen Parenchyme, die beiden letzteren infolge Funktions-Verlustes, morphologischen Veränderungen unterliegen, wodurch das Bild der dem Kambium proximalen (3) Rindenzone gestört wird. Die dadurch bedingten geweblichen Veränderungen sind aber sehr untergeordneter Natur. BÜSGEN (4), der sich im allgemeinen an MOELLER (5) hält, schreibt, dass mit der Kork- und Borkenbildung einerseits, mit dem Zuwachs vom Kambium her andererseits „anderweitige Wachstumsprozesse, aber auch Zusammenpressungen ganzer Gewebekomplexe bis zur Unkenntlichkeit Hand in Hand gehen“. Das ist ein Hinweis auf die hysterogenen Prozesse, die an der sekundären Rinde gestaltend wirken, bleibt aber ohne genauere genetische Deutung und ohne jede Versuche einer morphologisch-physiologischen Definierung der fraglichen Um- und Neubildungen, auf deren Untersuchung das Hauptgewicht der vorliegenden Arbeit ruht. Es muss gesagt werden, dass Bau und Funktion der sekundären Rinde der Cupressineen vielleicht in ihren wesentlichen Zügen erkannt und hinreichend beschrieben worden sind, dass ihre Gesamt-Kenntnis hingegen für ein „so gut und best studiertes Objekt“ als mangelhaft bezeichnet werden darf. Dass beispielsweise Gewebe, die ein ganz bedeutendes Areal innerhalb der sekundären Rinde einnehmen, kaum der Erwähnung, geschweige denn einer Erklärung wert befunden wurden, schien mir erst vollkommen unwahrscheinlich, bis ich durch reichliches Literatur-Studium den tatsächlichen Mangel aufdeckte. Freilich kann ich nicht behaupten, die gesamte einschlägige Literatur zu überblicken; dafür klage ich die Zeit ob ihrer Ungunst an. - Dass so manches übersehen werden konnte, schreibe ich neben der relativen Schwierigkeit des Objektes dem auch von HEINRICHER gerügten Mangel an Abbildungen zu. Auf HARTIG (6) und N.J.C. MÜLLER (7) darf schon deshalb nicht mehr Bezug genommen werden, weil sie ihre mangelhaften Zeich-

nungen zudem noch zum Teil falsch interpretierten. Ausser dem De BARY'schen (8) Querschnittsbild von *Juniperus communis* finden sich selbst bei MOELLER (9) nur 2 Zeichnungen: Querschnitt durch ein älteres Internodium vom einjährigen Trieb von *Juniperus communis* und Querschnitt durch den Bast der lebenden Rinde von *Thuja occidentalis*. Bei beiden Autoren ist nur der proximale Rindenstreifen abgebildet; ein Ringsektor aus der Rinde ist totofehl, und gerade er hätte uns so viel gesagt. Aus eben diesen Gründen halte ich es nicht für überflüssig, erst die bisher bekannten und beschriebenen Verhältnisse auch bildlich darzustellen und dadurch jenen Mangel etwas auszugleichen. Gleichzeitig schicke ich eine kurze Darstellung der "normalen", besser proterogenen Bastzone den nachfolgenden Erörterungen voarans.

VORBEMERKUNGEN.

Zur Untersuchung gelangten die wichtigsten Gattungen und Arten der Gruppe der Cupressineen; von einer vollständigen Durcharbeitung sämtlicher wichtigeren Gattungen und Arten konnte abgesehen werden, weil es nicht sosehr auf eine monographische Darstellung ankam, als vielmehr darauf, gewisse Verhältnisse einer vergleichenden Prüfung unterziehen zu können, wozu folgende Objekte ausreichend waren:

<i>Juniperus communis</i>	Anfang März	1923	Frisch, u.	Alk.-Mat.
" <i>Sabina</i>	Ende	"	"	"
<i>Cupressus funebris</i>	"	"	"	"
" <i>sempervirens</i>	Mitte	Mai	"	"
<i>Thuja occidentalis</i>	Ende	März	"	"
" <i>pliocata</i>	"	"	"	"
<i>Callitris quadrivalvis</i>	Mitte	Mai	"	"
<i>Chamaecyparis sphaerooides</i>	Ende	März	"	"

Nur die Rinde des Stammes (bzw. Sprosses) wurde untersucht. Sämtliches Material stammt aus einem Jahr, gehört aber verschiedenen Perioden an. Das anfangs März gewonnene zeigt durch den reichen Ölgehalt im Parenchym die Winterperiode an. Ende März weist die Rinde schon sehr abweichende Inhaltsverhältnisse auf, das Öl ist zum grössten Teil in Stärke umgewandelt, also in die Speicherform der Sommerperiode, die durch 10 warme Frühlingstage eingeleitet wurde. Das Material vom Mai gehört der Sommerperiode an.

Es wurde frisches und in Alkohol fixiertes Material verwendet. Jenes spottet leicht aller Schneidetechnik, und doch waren auch frische, unbehandelte Schnitte zur Beurteilung gewisser Dinge nötig. Schnitte von fixiertem Material mussten ebenfalls mit der Hand hergestellt werden; die Sprödigkeit der Rinde führt unter dem Mikrotom zu unliebsamen Zerreissungen und Störungen. Schnitte von fixierten Stücken sind nicht schon ohne weiteres brauchbar; oft, besonders an radialen Längsschnitten, erscheint das ganze Objekt von Kristallsand überschüttet. Erst eine Entkalkung stellt die Gewebe übersichtlicher und deutlicher dar; dabei kann aber eine solche neue Täuschungen hervorrufen und ich bin ihnen unterlegen, wo ich mit dem Gegenstand schon gut vertraut zu sein glaubte. Eine gute Wahl entsprechender Aufhellungs- und Färbemittel macht das an sich schwierige Objekt der Untersuchung zugänglich und die baulichen Verhältnisse der Rinde erschliessen sich auf Grund solcher Präparate sowie einer vergleichenden Betrachtung von Schnitten verschiedener Richtung und verschiedener Vertreter nicht allzu schwer. Die Zeichnungen wurden mittels Zeichenapparates angefertigt. Um den Bildern die Übersichtlichkeit, die an den Schnitten durch Entkalkung mühsam errungen wurde, nicht zu nehmen, wurden die Kalkoxalat-Kristalle gewöhnlich nicht eingezeichnet. Ich mache darauf aufmerksam, weil man versucht sein könnte, besonders an Querschnitten (Tafel II, em) in den Radialwänden Interzellularen zu sehen.

DIE PROTEROGENE SEKUNDÄRE RINDE.

Zur Klarlegung der Verhältnisse der sekundären Rinde erscheint mir eine grundlegende Unterscheidung in Bildungen primärer und sekundärer Natur notwendig. Da aber die Ausdrücke "primär" und "sekundär" schon anderweitig vergeben sind und ihr Gebrauch hier nur Verwirrung hervorriefe, möchte ich den Vorschlag machen, von proterogenen und hysterogenen Geweben oder Gewebeteilen zu sprechen; diese Termini sind nicht neu und können richtig und bequem auf jene Begriffe ausgedehnt werden.

Sonach verstehe ich unter *proterogen* alle jene Bildungen der sekundären Rinde, die ihren Ursprung unmittelbar vom Cambium genommen haben und noch keine wesentlichen histologischen Veränderungen eingegangen sind; als *hysterogen* aber fasse ich jene Bildungen der sekundären Rinde zusammen, die durch erneute Teilungsvorgänge entstanden und nur mittelbar vom Cambium herzuleiten sind. Durch eine gewisse Erweiterung des Begriffes möchte ich auch von hysterogenen Erscheinungen dort reden, wo proterogene Gewebe und Gewebselemente durch hysterogene Einflüsse verändert und deformiert sind.

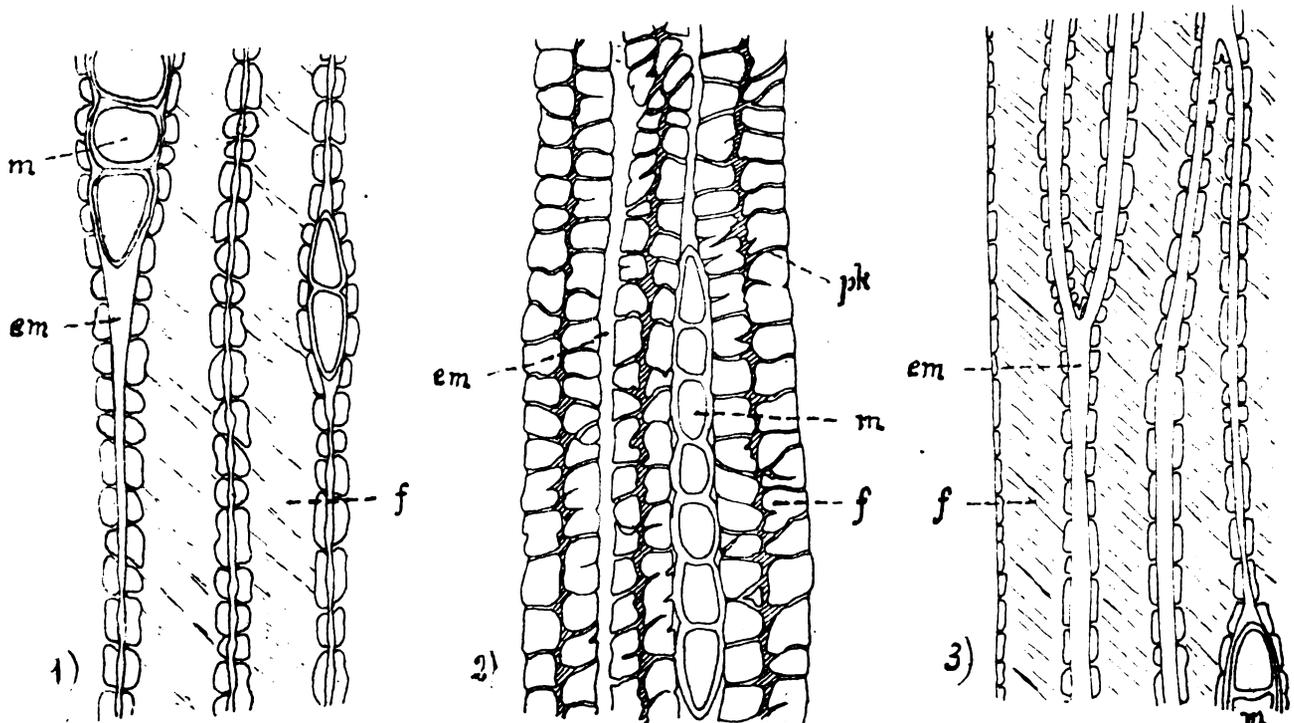


Fig. 1. Bastfaserbänder: Proximale Tangentialschnitte Vergr. 540:1. - 1) *Thuja plicata*. - 2) *Juniperus Sabina* (verdickte Faser). - 3) *Chamaecyparis sphaeroidea*. - f: Faser; em: entkalkte Membranen, Interzellularen vortäuschen; pk: Porenkanäle (Tüpfel); M: Markstrahl.

Die proterogenen Rindengewebe decken sich in ihrem Umfang ungefähr mit dem, was von den Autoren als sekundäre Rinde der Cupressineen beschrieben und abgebildet worden ist. Er ist der jüngste, durch kürzere oder längere Kambiumtätigkeit differenzierte, dem Cambium anliegende, regelmässig gebaute Rindenstreifen, der sich aus tangential isomorphen und radial periodisch heteromorphen Zellreihen zusammensetzt und von einschichtigen Markstrahlen durchzogen wird (Tafel II). Der proterogene Rindenkörper besteht also (am Querschnitt gesehen) aus tangentialen Zellbändern, deren Elemente sich radial in regelmässiger Folge ablösen: Bastfa-

ser - Siebröhre - Parenchym - Siebröhre - Bastfaser . . . Zur Orientierung können folgende Bilder verglichen werden:

Querschnitte: Tafel II, Fig. 1 - 6; Tafel III, Fig. 1; Tafel VIII, Fig. 1.

Radialschnitte: Tafel IV, Fig. 1; Tafel VIII, Fig. 2; Textfigur 2.

Tangentialschnitte: Textfigur 1, Tafel V, Fig. 2, 32 Tafel VI, Fig. 1.

Ich referiere kurz aus der Literatur: Die mechanischen Fasern sind lange, bandförmige, ungekammerte, bald verdickte bald unverdickte, gekreuzt-getüpfelte Zellelemente mit radial einseitig zugespitzten Endigungen und "Porenkanälen in den Ecken, für die Kalkoxalatablagerung in den zwischengelegenen Wänden ausgespart" (10). - Siehe Textfigur 1. - Die ihnen beiderseits radial anliegenden Siebröhren stellen ebenfalls einfache, langgestreckte Zellelemente dar; ihre dünnen

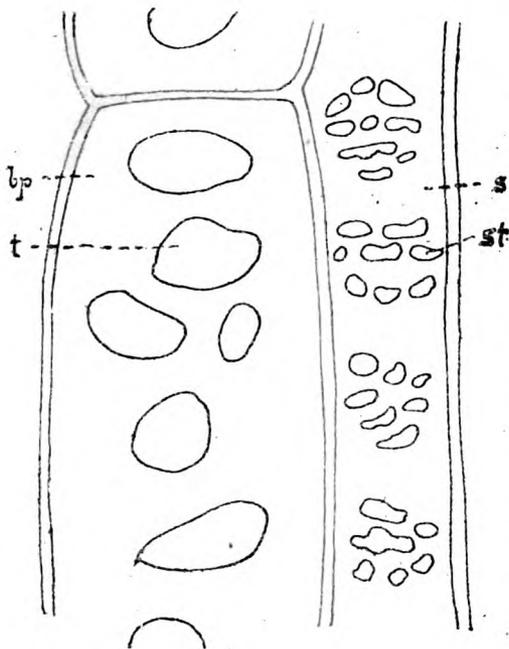


Fig. 2. *Juniperus communis*, Rad. Längsschnitt. Bastparenchymzelle (bp) mit Tüpfel (t); Siebröhre (s) m. Siebtüpfel (st).

Wände sind ausschliesslich radial und zwar in ganzer Länge, besonders reich aber an den radial einseitig zugespitzten Enden mit Siebtüpfeln (Textfigur 2, st) versehen; der Ausdruck für eine vorwiegend longitudinale Stoffleitung. Ihre Funktion stellen die Siebröhren schon im zweiten Jahre mit Fertigstellung der Calli ein, die ihrerseits sämtlich, aber erst allmählig wieder abgebaut werden. Die Zellen selbst sinken indessen radial mehr und mehr zusammen. "Jedes Siebröhrenglied kommt mit mindestens einem Markstrahl in Berührung" (11). Zwischen den Siebröhren verstreicht ein Band parenchymatischer Zellen; aus einer Kambium-Mutterzelle durch Fächerung entstanden, charakterisieren sie sich als verhältnismässig dünnwandige, radial getüpfelte (Textfigur 2, t) längliche Zellgebilde mit quer gestellten, getüpfelten oder ungetüpfelten, sehr dünnen Basen. Ursprünglich etwa prismenförmig und ungefähr gleichen Lamens mit den Siebröhren, nehmen sie zentrifugal an Umfang zu, werden erst zylindrisch, dann tonnenförmig erweitert (in Radialansicht), den Raum erobernd, den die kollabierenden Siebröhren frei lassen. Das gilt wenigstens für das stärkeführende Bastparenchym. Davon wird ein eiweisshaltiges Parenchym unterschieden, dem von STRASBURGER (12) die Funktion von Siebröhren-Geleitzellen zugeordnet wird, das daher auch das Loos der Siebröhren über sich ergehen lassen mis-

se und zusammenschrumpfe. "Alle parenchymatischen Elemente der Siebteile bilden longitudinal fortlaufende Zellreihen" (13). Der Rindenkörper wird durchzogen von Markstrahlzellen, die sich zu vertikal gestellten, einschichtigen Platten anordnen; sie können ein-, wenig- oder vielstöckig sein, erreichen oft eine Höhe von 8, 9 und noch mehr Zellen. Bei einem Teile der Cupressineen werden auch im Markstrahl eiweissführende, Geleitzellen ersetzende Elemente neben stärkeführenden unterschieden. Während das stärkeführende und das eiweisshaltige System der Rinde, also des Bast- und Markstrahlparenchyms, durch flache Tüpfel unter sich kommunizieren, fehlt jede Tüpfelung zwischen dem einen und dem andern System" (14).

Das ist kurz zusammengefasst der Stand der bisherigen Kenntnis, Einzelheiten und Unregelmässigkeiten im Bau ausser Acht gelassen.

DIE HYSTEROGENE SEKUNDÄRE RINDE.

Sehr spärlich sind die Angaben der Literatur über die hystero gene sekundäre Rinde, das ist jenen Teil, der weitgehende Veränderungen und Neuerwerbungen aufzuweisen hat und auf den ersten Blick nicht so leicht zu analysieren ist. Sie umfasst die älteren Jahresringe des sekundären Rindenzuwachses und hebt sich von

dem proterogenen, regelmässig gebauten Rindenstreifen dadurch ab, dass sie (am Querschnitt betrachtet) in schmalere oder breitere, nach der Peripherie hin spitz auslaufende Strahlen - im folgenden kurz Rindenstrahlen genannt - aufgelöst erscheint, zwischen die sich Keile eines fremdartigen parenchymatischen Gewebes einschoben, das wir zunächst als eine Art Füllgewebe auffassen können. Hysterogen nenne ich diesen Rindenabschnitt, weil er, wie schon oben bemerkt, Gewebe jüngerer Deszendenz und Erscheinungen abgeleiteter Form in sich begreift. So lässt sich der Reihe nach handeln von:

- I. Hysterogenen Geweben oder Neubildungen,
- II. hysterogenen Veränderungen an den einzelnen Gewebselementen.

I. HYSTEROGENE GEWEBE.

1. Speichergewebe.

Als auffälligste Differenzierung der sekundären Rinde tritt uns ein durch Weitlumigkeit und Dünnwandigkeit der Zellen ausgezeichnetes parenchymatisches Gewebe entgegen, das die Risse und Lücken der infolge des Dickenwachstums tangential gestreckten Rinde zu füllen hat. Ob dies seine einzige oder doch Haupt-Funktion sei, bleibe einstweilen dahingestellt. Die Autoren haben dieses Gewebe kaum erwähnt. Bei STRASBURGER findet man nichts davon. Die oben zitierte Stelle: "Alle parenchymatischen Elemente der Siebteile bilden longitudinal verlaufende Zellreihen" (15) ist in ihrer allgemeinen Fassung unrichtig; sie hat nur Gültigkeit für die proterogenen Rindenteile, berücksichtigt aber nicht das in Frage stehende Gewebe, das doch auch in den Siebteil eingebettet ist. Es muss ihm also entgangen sein. Auch die aus BÜSGEN in der Einleitung angeführte Stelle (16) ist nichts mehr als eine Andeutung desselben. Die "anderweitigen Wachstumsprozesse", von denen die Rede ist, müssen wohl hauptsächlich auf dieses Füllgewebe bezogen werden. Was es aber damit für eine Bewandnis habe, die Genesis, die morphologischen und physiologischen Verhältnisse desselben, werden nicht erörtert. Bei MOELLER (17) finden sich ebenso unbestimmte wie unglückliche Angaben. Die rein deskriptive Behandlung des Gegenstandes führte ihn zu folgenden geradezu falschen Äusserungen: "Die Bastfasern treten anfangs vereinzelt in tangentialen Reihen auf, schliessen allmählig enger zusammen, bis sie in älteren Rinden ununterbrochene konzentrische Reihen zwischen stets einreihigen, niemals sklerosierenden Markstrahlen bilden". Was zwischen diesen anfangs vereinzelt auftretenden Bastfasern liegt, ist nicht gesagt; jedenfalls kann nur das fragliche Gewebe gemeint sein. Dann erweckt es den Anschein, als handelte es sich hier um etwas Primäres und das Auftreten geschlossener Bastfaser-Bänder sei das Sekundäre. Wo MOELLER (18) von *Thuja occidentalis* spricht, heisst es: "Die ersten Bastfasern treten unregelmässig zerstreut in dem grosszelligen Parenchym auf und ordnen sich in den tieferen Lagen zu tangentialen, selten unterbrochenen, sehr genäherten Reihen". Hier geschieht eine Andeutung des Füllgewebes als eines grosszelligen Parenchyms. Im Übrigen dieselbe Unklarheit. Hatte MOELLER richtig beobachtet und wollte er richtig verstanden werden, hätte er anders schreiben müssen. Eine genetische Betrachtung der Dinge hätte gezeigt, dass die Bastfasern nicht erst "in älteren Rinden ununterbrochene konzentrische Reihen bilden", sondern bereits nach einer 1- bis zweijährigen Cambiumtätigkeit, dass die Lücken in den Reihen der Bastfasern nichts Ursprüngliches, sondern Späteres sind, Folgeerscheinungen des Dickerwachstums.

Das "grosszellige Parenchym" der älteren Rindenteile ist tatsächlich eine hysterogene Bildung; es nimmt seinen Ursprung vom Bastparenchym, aus dem es durch Quer-, Radial- und Tangentialteilung entsteht, und hat wohl zunächst die Aufgabe, die Klüfte des auseinander gezerrten Rindenkörpers auszufüllen. Eine ähnliche, freilich nicht homologe Erscheinung liegt bei *Aristolochia Siphon* in der Sprengung des mechanischen Ringes vor.

Verfolgen wir diese Verhältnisse zunächst an Trieben verschiedenen Alters, so lassen sich mit zunehmendem Alter der Rinde Fortschritte in der Ausbildung des

Füllselgewebes bemerken. In Textfigur 3 sehen wir einen Querschnitt durch einen zweijährigen Trieben von *Cupressus sempervirens*; schon am zweiten Jahresring können wir konstatieren, dass die Bastfasern (es werden jährlich zwei Bastfaser-Bänder gebildet) in geschlossenen tangentialen Bändern angeordnet sind. Die äusseren

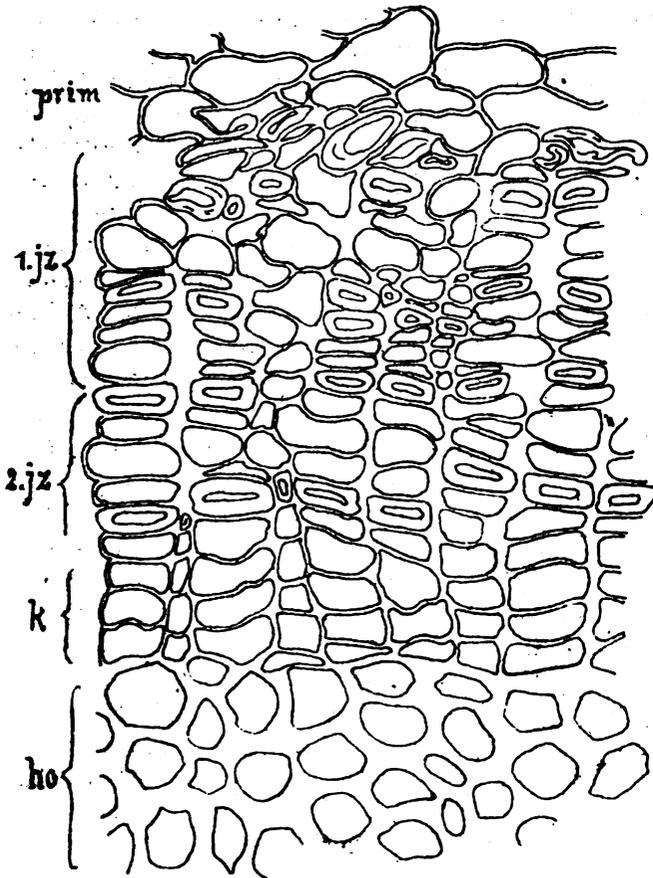


Fig. 3. *Cupressus sempervirens*, Querschnitt durch d. zweijährigen Trieb (Vergr. 540). prim. = primäre Rinde; jz = Jahreszuwachs; k = Cambium; ho = Holz.

sich in älteren Zonen seitlich und wölbt sich über die radialen Nachbarn hervor (Tafel III, 2), was einerseits mit dem erhöhten tangentialen Zug, andererseits mit dem Umstand zusammenhängt, dass nach der bereits erfolgten Zerdrückung der anliegenden Siebröhren bei der geringen Elastizität und Streckbarkeit der radialen Kalk-Zellulosewände die weitere Ausdehnung in radialer Richtung gehemmt wird. In einem weiteren Stadium (Tafel III, 3) sind d. Einheiten durchbrochen. Neue, meist weitlumige Zellen treten auf, hystero gene Bildungen, die sich in das proterogene Gefüge nicht einordnen lassen; es erscheint sofort wahrscheinlich, dass man es mit Abkömmlingen des (stärkeführenden) Bastparenchyms zu tun hat. Schliesslich sieht man die neuen Elemente zu einem Gewebe heranwachsen, das den grössten Teil des Areals der äusseren sekundären Rinde einnimmt und oft nur von dünnen Strahlen "normal" gebauter Rinde durchzogen wird (Taf. III, 4). Es stellt eine Art Füllselgewebe dar, das, wie schon erwähnt, die Folgen des Dickenwachstums ausgleicht und selbst noch deutlich den Ausdruck des tangentialen Zuges an sich trägt. In Tafel III, 4. soll

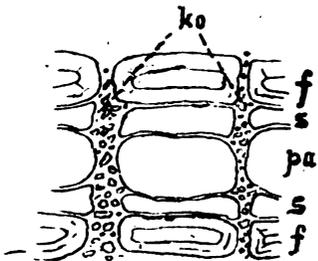


Fig. 4. Morphologische Rindeneinheit. f=Bastfaser; s=Siebröhre; pa=Bastparenchymz.; ko=Oxalat, d, rad. Wänden eingelag.

Reihen sind bereits durchbrochen und ihre Lücken von einem parenchymatischen Gewebe erfüllt, das vom eigentlichen Bastparenchym nach Bau und Inhalt abweicht. Die Untersuchung aufeinander folgender Jahresringe zeigt klar, wie ursprünglich geschlossene Tangentialbänder unterbrochen werden, wie allmählich die Parenchymwucherung scheinbar (19) gegen das Cambium hin um sich greift. Die Tatsache, dass es sich um eine hystero gene Neubildung handelt, steht unbedingt fest.

Bei Untersuchung der Frage nach d. Herkunft des Füllselgewebes stellt man seine Beobachtungen bequemer an einem mehrjährigen Zweig- oder Stammstück an. Tafel III. veranschaulicht verschiedene aufeinander folgende Rindenzonen v. *Cupressus funebris* im Querschnitt.

Taf. III fig. 1 zeigt die dem Holzkörper und Cambium zunächst liegende Partie der Rinde in ihrem "normalen" Bau. Man kann sich die sekundäre Rinde zusammengesetzt denken aus morphologischen Einheiten, bestehend aus je zwei Siebröhren und einer dazwischen geschobenen Parenchymzelle, radial von Bastfasern und tangential von dircken, kalkreichen Wänden umrahmt (Textfigur 4). Jeder dieser Gewebeeinheiten entspricht normal ein parenchymatisches Element. Wie längst bekannt, nimmt dasselbe (wenigstens das stärkeführende) zentrifugal an Umfang zu, rundet sich mehr und mehr ab (Tafel III, 1), dehnt

durch die fett ausgezogenen Membranen die ungefähre Ausdehnung des Füllselgewebes hervorgehoben werden; die ungefähre Ausdehnung, denn im einzelnen ist es nicht immer leicht, das richtige Element der Rindeneinheit zuzuweisen.

Was am Querschnitt bereits wahrscheinlich geworden ist, erhebt das Studium der Längsschnitte zur Gewissheit. Das grosszellige Gewebe nimmt seinen Ursprung wirklich vom Bastparenchym.

An radialen Längsschnitten beobachten wir, wie in mehrjährigen, bei manchen Vertretern noch in jüngeren Zonen das Bastparenchym da und dort zur Teilung schreitet. Tafel IV, 2 zeigt in cambialer Richtung Tonnenzellen von ursprünglicher Längsausdehnung, gegen die Peripherie hin kollabierte, ebenfalls unverkürzte (eiweiss-haltige?) Parenchymzellen; darauf folgen ein- bis zweimal quergeteilte Tonnenzellen, Tafel IV, 3 bringt ein weiteres Stadium, wobei eine bereits dreimal horizontal geteilte Tonne eine tangentiale Längsteilung erfährt und mit ihren Deszendenten die wüchsernde Tätigkeit beginnt. Tafel IV, 4 gibt in geringerer Vergrößerung einen Überblick über die Ausdehnung des entstandenen Gewebes. Es dringt mindestens sechs Jahresringe weit in die Tiefe, durchwuchert nach scheinbar unbestimmten Gesetzen die Rinde, wobei Bastfasern mit Siebröhren in ihrem Längsverlauf tangential, seltener auch radial verschoben und verdrängt werden. Es erübrigt noch eine Betrachtung der tangentialen Längsschnitte.

Wenden wir uns dabei *Thuja* zu, die durch besondere Weitlumigkeit der Füllselgewebszellen ausgezeichnet ist. Zur Darstellung der in Rede stehenden Verhältnisse eignen sich vor allem Schnitte, welche die Bastfasern treffen, weil sich hier die Gewebe am schönsten voneinander abheben (Tafel V). Während die proximalen Fasern noch eine geschlossene, nur von den Markstrahlen durchbohrte mechanische Platte vorstellen (Tafel V, 3), lichten sich die Reihen der Fasern distal mehr u. mehr; die Faserplatte löst sich in breitere, dann schmalere Faserstränge auf (tangentialer Zug!), die aber netzartig miteinander verflochten bleiben. Neben den Markstrahlzellen, die sich etwas erweitert haben, aber doch gut an ihrer relativen Englumigkeit und Dickwandigkeit, sowie an ihrem reichlichen Inhalt erkennbar sind, erscheinen in den Lichtungen wachsende Bezirke eines grosszelligen Füllselgewebes (Tafel V, 4). Noch weiter distal (Tafel V, 5) haben sich die mechanischen Stränge in einzelne Fasern zerlegt, die oft auf weite Strecken hin die gegenseitige Fühlung verloren haben. Das hystero-gene parenchymatische Gewebe dominiert (vergl. Tafel VI, 4). Tangentialschnitte geben aber nicht nur ein Bild über die allmähliche Ausbreitung des hystero-genen Parenchyms. Zwar sind sie für das unmittelbare Studium der Teilungsvorgänge weniger günstig, da die Bastparenchymzellen gerade in peripheren Gegenden der Rinde aus technischen Gründen äusserst schwer zur Anschauung kommen und meist durch die in gleicher radialer Flucht liegenden Bastfasern verdeckt werden. Andererseits gewähren aber gerade Tangentialschnitte den Vorteil, Neubildungen nach dem Fehlen oder Vorhandensein, nach der schwächeren oder stärkeren Ausprägung der Tüpfelung infolge deren Profilstellung besonders leicht diagnostizieren zu können (Tafel V, 2). Jüngere Membranen werden weniger tiefe Tüpfel aufweisen, ältere umgekehrt. In unserm Falle fehlt die Tüpfelung bestimmten Gewebsteilen vollkommen, nicht allen neuen Zellgebilden, aber einem grossen Teil davon. Ob das mit einer weiteren Funktion zusammenhängt, wird uns später noch interessieren. Tafel VI zeigt Tangentialschnitte von *Cupressus funebris*. Tafel VI, 2 weist nur ungetüpfelte Teilungswände auf (stark vergrössert). An Tafel VI, 4, die eine Übersicht über das Gewebe der peripheren Zone gibt, lassen sich die einzelnen Elemente kaum noch als Teile des ursprünglich in Längsreihen angeordneten Bastparenchyms erkennen, dessen getüpfelte Membranen in Taf. VI, 3 hervorgehoben sind.

Für eine vergleichende Betrachtung des hystero-genen Parenchyms bei den verschiedenen Vertretern der Cupressineen tun einfache Querschnitts-Übersichtsbilder, wie sie auf Tafel I geboten sind, ihren Dienst. Bei *Callitris quadrivalvis* (Tafel I, 1) dringen nur kürzere Gewebekette in den sekundären Rindenkörper ein und oft kommt es nicht einmal zur Sprengung der Peripherie, sondern es entstehen nur kleine Inseln von Füllselgewebe; es ist hier am spärlichsten entwickelt. Es folgt *Chamaecyparis sphaeroidea* (Tafel I, 4), deren Rinde sich bereits einer be-

deutend grösseren Zerklüftung und damit eines umfangreicheren hysteroenen Parenchyms erfreut. *Juniperus Sabina* (Tafel I, 2) hat breite, kräftige Rindenstrahlen, zwischen denen das grosszellige Gewebe bis in die mittleren Jahresringe vordringt. Von ihrer Gattungsgenossin weicht *Juniperus communis* (Tafel I, 3) fast nur durch die schmaleren Rindenstrahlen ab. Tiefe Keile senken sich in die Rinde von *Cupressus funebris* (Tafel I, 7) ein. Proximal sind die Rindenstrahlen breit und mit Inseln versehen, distal verzweigen sie sich mehrfach. Der Querschnitt durch einen siebenjährigen Trieb von *Cupressus sempervirens* (Tafel I, 8) ohne Harzgänge und Schnitte durch einen 15-jährigen mit Harzgängen (Tafel VII, 1, 2) weisen ziemlich dasselbe Bild wie *Cupressus funebris* auf; die Keile dringen aber weniger tief. Am reichsten ausgebildet ist das hysteroene parenchymatische Gewebe bei *Thuja* (Tafel I, Fig. 5, 6). Hier tritt das Bastparenchym schon im dritten Jahre in Teilung; das hysteroene Parenchym reicht bis an den zweiten Jahresring heran, breite, bei *Thuja plicata* (Tafel I, 5) stumpf eindringende Keile darstellend. Die Zellen selbst sind auffallend weitlumig. Es lassen sich also bezüglich der Ausbildung des Füllselgewebes je nach Art und Gattung quantitative Unterschiede aufzeigen, worauf wir in anderem Zusammenhang zurückkommen werden.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, dass die Abkömmlinge des Bastparenchyms verschiedene morphologische Verhältnisse aufweisen. Das berechtigt zu der Frage nach einem physiologischen Grund. Wenn nun auch rein physiologische Fragen im Rahmen dieser Arbeit unerörtert bleiben müssen, glaube ich doch jene Frage nicht umgehen zu dürfen. Die Morphologie, soll sie fruchtbar sein, darf sich nicht auf die reine Beschreibung beschränken, sondern muss auch Leistung und Zweckmässigkeit eines Organs oder Gewebes ins Auge fassen. Die unmittelbaren Deszendenten des Bastparenchyms führen den gleichen Inhalt wie ihre Mutterzellen und teilen gewiss auch ihre Funktion in der Kohlenhydrat-Leitung. Der Übergang der zylindrischen und tonnenförmigen Zellen in mehr isodiametrische Elemente aber scheint dann einen Wandel der Leitungs-Aufgabe in die Funktion der Kohlenhydrat-Speicherung nach sich zu ziehen. Weiter gliedern sich dann Zellen ab, die ihre Zugehörigkeit zum eigentlichen Bastparenchym in bezug auf Gestalt und Lage nicht mehr erkennen lassen. Sie sind annähernd isodiametrisch, oft tangential gestreckt, sehr häufig um ein Mehrfaches grösser als ihre stärkeführenden Verwandten. Ihre dünnen, tüpfellosen Membranen werden von einem ebenfalls dünnen Plasma-belag ausgekleidet. Der Zellraum ist stärkefrei oder doch sehr stärkearm und von farblosem Saft erfüllt. Sämtliche Membranen sind, soweit sie nicht von den Mutterzellen übernommen wurden, kalkfrei und somit sehr formveränderlich. Wenn man nun noch Schrumpfungen der Zellen, Wellungen und Kräuselungen ihrer Wände (Textfig. 5) wahrnehmen kann, drängt sich der Gedanke mit der Häufung der Symptome auf, dass man es hier mit einem Wasserspeicher-Gewebe zutun hat. Das stimmt auch gut zu der xerophytischen Natur der Cupressineen. Ja, es lässt sich sogar verfolgen,

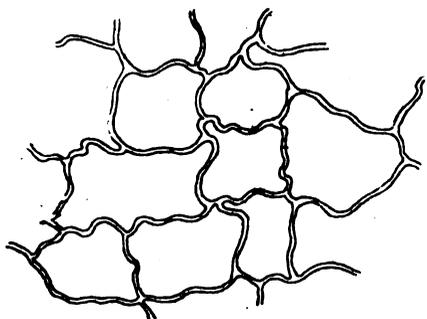


Fig. 5. Wasserspeicher-Gewebe von *Thuja plicata*. Rad. Längsschnitt. (Vergr. 154.)

dass dieses Wassergewebe zum Xerophytismus, dessen Gradmesser in der Rückbildung der assimilierenden Blattoorgane gegeben ist, in einem geraden Verhältnis steht und beispielsweise bei *Juniperus* (Tafel I, 2 und 3) mit den noch reich und kräftig entwickelten Nadeln einen geringeren Umfang besitzt als bei *Thuja* (Tafel I, 5 u. 6) deren Blattoorgane zu Schuppen reduziert erscheinen. Nur *Callitris* (Taf. I, 1) mit ihren den Zweigen eng anliegenden Schuppennadeln fügt sich scheinbar nicht in die Ordnung. Allein nur scheinbar; denn ihr schütteres, äusserst dürftiges Gezweige zeugt von grosser Genügsamkeit und Anspruchslosigkeit. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die Assimilation bei *Callitris* in erhöhtem Masse von den schön grünen Zweigen selbst übernommen wird. In anderer Hinsicht kann gerade *Callitris* mit dem spärlichen Wassergewebe als Beweis dafür gelten, dass die Ausbildung des Rinden-Füllselgewebes nicht schlechthin als Folge-Erscheinung des Dickenwachstums ange-

sprochen werden darf, sondern ein wirkliches Bedürfnis über seine Anlage entscheidet.

Die beiden Arten hysterogenen Parenchyms lassen sich nach Vorbehandlung mit Salzsäure durch eine Chlorzink-Jod-Reaktion gut auseinander halten. Die stärkespeichernden Zellen werden blau bis dunkelblau tingiert; man sieht an Tangential-schnitten, dass sie mit ihresgleichen durch Tüpfel in Fühlung sind. Nicht so die wasserspeichernden Zellen, deren Inhalt farblos geblieben ist. Die einfache Reaktion orientiert auch über die gegenseitige Lage der fraglichen Gewebe. Die beiden Speicher-systeme durchdringen sich gegenseitig, vielleicht ein Hinweis darauf, dass das Wasser-Reservoir nicht nur für die Wahrung der Assimilation, sondern auch für die Verflüssigung der Reservestärke angelegt wird.

2. Harzbehälter.

Zu den hysterogenen, im Verlaufe des Dickenwachstums in der sekundären Rinde neu auftauchenden Geweben gehört auch eine sekretorische Neuerwertung, die der Harzbehälter. Damit wird ein Kapitel berührt, das eines eingehenderen Studiums bedürfte, als es den hier mitgeteilten Beobachtungen zugrunde liegt. Ein abschließendes Urteil ist erst dann möglich, wenn durch zahlreiche Schnittserien von jüngeren und älteren Trieben der wichtigsten Cupressineen-Arten die allgemeinen und besonderen Beziehungen, wie Entstehung, Topographie, Ausdehnung, Mangel oder relative Häufigkeit, Bedeutung u. s. w. klarer und vollständiger erkannt werden. Folgendes kann daher nur als vorläufige Mitteilung gelten. Die an einzelnen Vertretern gefundenen Tatsachen erlauben noch keine kategorische Verallgemeinerung, u. ausgesprochene Vermutungen wollen nur zu weiteren Untersuchungen anregen.

Zur Orientierung über den Stand der Frage nach Verbreitung und Entstehung der Harzräume in der sekundären Rinde der Cupressineen habe ich mir eine reiche Literatur zusammengetragen. Es herrscht darin eine grosse Unklarheit. Der eine Autor findet bei dieser Gattung Harzbehälter, der andere findet sie nicht; hier ist von einer schizogenen, dort von einer lysigenen Entstehung die Rede; keine Klarheit bezüglich der Beteiligung der Gewebelemente an der Gangbildung, ebenso wenig als über die Ausdehnung. Daraus ein Bild vom tatsächlichen Verhalten zu bekommen, hält schwer, weshalb ich es unterlasse, eine Menge von Daten aus der Literatur zu bringen.

Lässt sich über Verbreitung und Entstehung der Harzgänge innerhalb der sekundären Cupressineen-Rinde überhaupt etwas Allgemeines aussagen, oder sind die Verhältnisse nach Gattung oder gar nach Art verschieden? Was zunächst die Verbreitung der Harzbehälter angeht, muss ich sagen, dass ich sie nicht überall da wiedergefunden habe, wo solche beschrieben worden sind, dass ich ihnen aber auch begegnet bin, wo sie bisher nicht bekannt waren, wie bei *Juniperus Sabina* (Tafel VIII, 3-5). Das scheint mir darauf hinzuweisen, dass, wo nicht der Zufall hilft, Harzbehälter erst bei gründlicherem Absuchen des Stammes aufgespürt werden; darum mag auch die Vermutung erlaubt sein, dass Harzbehälter in der sekundären Rinde der Cupressineen eine allgemeinere Erscheinung sind, als mancherorts behauptet wird. Eine systematisch darauf eingestellte Untersuchung dürfte diese Annahme erhärten. Bezüglich der Entstehung der Harzräume kann natürlich auch noch kein allgemein gültiges, letztes Wort gesprochen werden. In den von mir untersuchten Fällen, wo ich mit Rosanilinviolett und mit Alkanna-Tinktur Intrazellularen mit Harzinhalt nachgewiesen habe, bei *Juniperus Sabina* und *Cupressus sempervirens* (Tafel VII) handelt es sich um Bildungen hysterogener Natur, die meist in älteren, aber auch in jüngeren Jahresringen durch ein Auseinanderweichen der Membranen, also schizogen, entstehen. An der Bildung eines Harzraumes beteiligten sich in allen Fällen nur die Bänder eines Jahrgangs. Zwei benachbarte Parenchymbänder lösen sich von den dazwischen gelegenen Siebröhren los (Tafel VII, 3), erst nur auf eine tangentielle Strecke von wenigen Zellen - bei *Juniperus Sabina* (Tafel VIII, 3, 4) bleibt es dabei -, dann weiter fortschreitend über eine geringere oder beträchtlichere tangentielle Breite (Tafel VII, 4, 5, 1, 2); das bereits quergeteilte Parenchym tritt in tangentielle Teilung und schafft so ein zweiseichtiges Epithel -

Epithelzellen und Scheidenzellen nach HANNIG (20); nur die Epithelzellen beteiligen sich an der Sekretion -, aus dessen stärkereichem Inhalt Harz in den sich gleichzeitig radial erweiternden Raum ausgeschieden wird (Tafel VII,4). Im Lumen des Behälters liegt, meist intensiv gelb, das mittlere Bastfaserband des an der Gangbildung beteiligten Jahresringes mit den unzertrennlichen Siebröhren (Tafel VII,5, auch 6, 7). - Der Werdegang ist demnach typisch schizogen. Nun mag es freilich sein, oft scheint es wirklich so (Tafel VII,4), dass die im Harzraum liegenden toten Elemente der Auflösung anheimfallen. Es können fehlende Elemente mit grosser Genauigkeit nachgewiesen und gezählt werden. Doch lässt das noch nicht den Schluss auf natürliche Gewebe-Zerstörung zu. Man wird durch die Unzulänglichkeit der Technik irre geführt. Die Sprödigkeit des Objekts spottet des Mikrotoms, dünneren Handschnitten aber entfallen leicht die lose in die Harzlücken eingeschlossenen Bastfasern, dickere Schnitte hinwiederum sind äusserst schwer analysierbar. Wenn ich mich nach meinen Beobachtungen dennoch für eine teilweise Auflösung genannter Elemente entscheide, so ändert das an der schizogenen Natur nichts, die lysigenen Vorgänge tragen nicht wesentlich zu ihrer Bildung bei, sondern treten ganz in den Hintergrund. Immerhin kann ein erster Blick oft so beredt für eine lysigene Entstehung sprechen, dass ich bei jenen Autoren, die eine solche angeben, die Möglichkeit eines Irrtums annehme. Es mag angehen, von schizolysigen Harzgängen zu sprechen, falls man nur an der wesentlich schizogenen Entstehung festhält. Eine systematische Prüfung dürfte wohl auch hier eine Übereinstimmung im Werdegang der Harzbehälter der sekundären Rinde sämtlicher Cupressineen aufdecken, eine Vermutung, die durch die Tatsache gestützt wird, dass die verschiedenen Vertreter der Gruppe im Rindenbau die grösste Übereinstimmung aufweisen und nur durch ein Plus oder Minus, was das Wesen nicht berührt, voneinander abweichen. Die von mir an verschiedenen Gattungen untersuchten Harzbehälter zeigen trotz dem sehr verschiedenen Ausmass und den damit zusammenhängenden Erscheinungen dasselbe typische Bild: immer sind es schizogene Geweblücken, immer im Bereiche zweier Halbjahrringe, immer - wenigstens im fertigen Zustande - von einem zweischichtigen Epithel umgeben, immer mit einem Zellstreifen von Bastfasern und kollabierten Siebröhren als unaufgelöstem Inhaltsrest. Verschiedenheiten sind gegeben im wechselnden tangentialen und longitudinalen Ausmass. Die Harzbehälter von *Juniperus Sabina* (Tafel VIII,4,5) durchziehen als schmale Gänge von elliptischem Querschnitt in bedeutender Länge ältere und mittlere Teile der sekundären Rinde. Auch bei *Cupressus sempervirens* trifft man Harzbehälter gleichen Massstabes an. Hier erreichen sie indessen oft eine ganz ungeahnte Ausdehnung. Bei einer Haupt-Ausdehnung in der Längsrichtung erweitern sie sich tangential sehr stark, in einem Falle bis zu einem Sechstel des Kreisumfanges, während die radiale Breite nicht erheblich wächst und nie weitere Bänder in die Interzellularbildung einbezogen werden. Der Harzbehälter legt sich hier als kleine Gewebelücke an (Tafel VII,3); die Trennung der Parenchymzellen und Siebröhren schreitet longitudinal und tangential fort (Tafel VII,4,5,6,7), es kommt zur Bildung mächtiger Harztaschen. So ausgedehnte Zell-Zwischenräume müssten aber allen radialen Stoffverkehr zwischen den inneren und äusseren Partien unterbinden, wenn die Gewebetrennung nicht dort sistiert würde, wo sie auf Markstrehlen stösst. Die Markstrahlen werden denn auch wirklich verschont. Die Harztaschen werden durchsetzt von den Markstrahlen, welche die beiden Ufer verbinden und als Verkehrsbrücken und mechanische Pfeiler zugleich fungieren; ihre Festigungsfunktion wird noch dadurch erhöht, dass sie meist noch mit Epithel umkleidet sind und häufig mit interzellularen Bastfasern verwachsen bleiben (Tafel VII,5,7). Diese Abweichungen, wie bemerkenswert sie an sich sind, sind lediglich Folgeerscheinungen der grösseren tangentialen Ausdehnung und ändern nichts an dem grundsätzlichen Aufbau und an der Entstehungsweise der Harzbehälter der Cupressineen-Rinde.

II. HYSTEROGENE VERÄNDERUNGEN DER EINZELNEN GEWEBEELEMENTE.

1. Parenchym.

a Stärkeführendes Bastparenchym. - Schon in den jüngsten Zonen der Rinde

lassen sich fortschreitende Veränderungen des Bastparenchyms feststellen. Die mit dem Alter auf Kosten der Siebröhren zunehmende radiale Breite und die mit der tangentialen Dehnung der Rinde Hand in Hand gehende gleichsinnige Erweiterung des (Stärke-)Parenchyms ist indes nach der gegebenen Definition noch keine hystero-gene Erscheinung zu nennen. Hysterogene Veränderungen sind erst in jener Rindenzone gegeben, in der zunächst horizontale Teilungen des vorwiegend der Längsleitung dienenden, zylindrischen und tonnenförmigen Parenchyms auftreten und den mehr kugeligen Deszendenten eine neue Funktion, nämlich die der Stärkespeicherung zuweisen (Tafel IV, 2, 3). Hysterogen ist ferner der Verlust der tangentialen Verbindung durch Tüpfel an Stellen, wo die tangentiale Streckung des Parenchyms mit der gleichgerichteten Dehnung der Rinde nicht Schritt hält und durch Einschlebung mächtiger Kalk-Zellulose-Mauern die gegenseitigen wirtschaftlichen Beziehungen abgebrochen werden. Dadurch wird oft auf weitere Strecken hin jeder tangentialer Stoffverkehr eingestellt. Diese Tatsachen, die teilweise Unterbindung des tangentialen und Herabsetzung des longitudinalen Stoffaustausches durch Einschaltung von Mauern dort (vergl. Textfig. 4, ko) und von Querwänden hier sind deutliche morphologische Hinweise, dass die betreffenden Gewebeteile nicht mehr dem Leitungssystem angehören; der zytologische Befund weist sie dem Speichersystem zu. Sie dienen vorwiegend der Stärke-Speicherung, wodurch natürlich eine Leitfähigkeit für die Abfuhr der Reservestoffe nicht ausgeschlossen sein kann. Ein weiteres Umwandlungsprodukt des Bastparenchyms haben wir in dem durch Quer- und tangentialer Längsteilung entstandenen, meist zweischichtigen Epithel der Harzbehälter kennen gelernt. Die Verwandlungskünste des Parenchyms erreichen ihren Höhe-

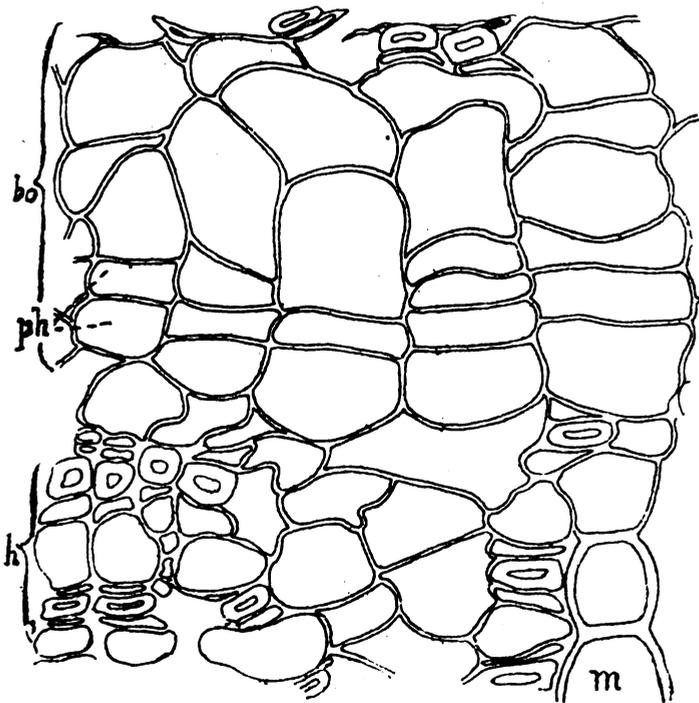


Fig. 6. *Juniperus communis*, Querschnitt. Sekundäres Phellogen (Vergr. 540). h = hystero-gene Rinde; ph = Phellogen; bo = Borke; m = Markstr.

punkt im Wasserspeichergewebe, zu dessen Bildung Zellteilungen in allen Richtungen des Raumes zusammengreifen. Schließlich taucht der Proteus der Rindenelemente bei der sekundären Peridermbildung als Phellogen auf (Textfigur 6, ph) und beschliesst mit dem Schicksal der Ringelborke (bo) sein abenteuerliches Leben.

b. Eiweisshaltiges Bastparenchym. - Ob und inwieweit das eiweisshaltige Bastparenchym in die eben geschilderten Vorgänge einbezogen oder überhaupt verändert wird, ob ein vollständiger und allgemeiner Funktionsverlust nach dem von STRASBURGER (21) aufgestellten Gesetze den wirklichen Verhältnissen entspricht, oder ob auch hier echte, hystero-gene, einen Funktionswechsel einleitende Vorgänge obwalten, soll einer Spezialuntersuchung vorbehalten sein. Es sollen aber schon hier die massgebenden Gründe angegeben werden, die eine Revision der STRASBURGERschen Anschauungen bezüglich der eiweissführenden Parenchymzellen der Cupressineen-Rinde als erwünscht er-

scheinen lassen. STRASBURGER weist bekanntlich dem eiweisshaltigen Bast- und Markstrahlparenchym die Funktion der Siebröhren zu. Natürlich kann nur die Funktion, nicht der gemeinsame Ursprung dabei in Frage kommen, denn Geleitzellen im entwicklungsgeschichtlichen Sinne gibt es bei Cupressineen nicht. Die Funktionen der Siebröhren-Geleitzellen sind nun aber sehr umstritten, und es dürfte schon des-

halb die Behauptung, dass das Eiweissparenchym in unserem Falle deren Leistung übernehme, angefochten werden. STRASBURGER bleibt denn auch den direkten Beweis dafür schuldig und stützt seine Annahme darauf, dass die Siebröhren und eiweiss-haltigen Zellen zugleich auf dem Höhepunkt ihrer Tätigkeit seien und zugleich ausser Dienst gesetzt würden und kollabierten. Ob dies schon zu einem sicheren Schluss berechtigt, jene funktionellen Beziehungen festzustellen, die zwischen Siebröhren und eigentlichen Geleitzellen vermutet werden? Dagegen lassen sich laute Bedenken vorbringen. Die eigentlichen Geleitzellen sind, wo sie vorkommen, reichlicher entwickelt als die fraglichen Eiweisszellen, sind sie doch, wie ihr Name sagt, die ständigen Begleiter der Siebröhren. In unserm Falle entbehren aber viele Siebröhren der eiweisshaltigen Nachbarn und könnten nur auf grösseren Umwegen zu ihnen in Beziehung treten. In der Region der nicht tätigen Siebröhren, wo mit diesen nach STRASBURGER auch die Eiweiss-Zellen kollabieren müssten, kann man oft (am Querschnitt) lange nach entleerten Parenchymzellen suchen. Entweder sind also die eiweisshaltigen Zellen verhältnismässig gering an Zahl, oder aber sie teilen das Loos der Siebröhren in Wirklichkeit nicht; in beiden Fällen gerät ihre Geleitzellen-Natur ins Schwanken. Dass zwischen den Siebröhren und den eigentlichen Geleitzellen ein reger Substanz-Austausch stattfindet, wird unzweideutig durch die stark ausgeprägte Tüpfelung ihrer gemeinsamen Wände erwiesen. Diese reiche Tüpfelung kann als ein wesentliches morphologisches Merkmal gelten. Nun aber sind die Cupressineen gerade durch den völligen Mangel einer Tüpfelung der tangentialen Membranen gekennzeichnet, wodurch jeder regere radiale Stoffwechselverkehr ausserhalb der Markstrahlen, also auch jener zwischen Siebröhren und eiweisshaltigen Zellen des Bastparenchyms ausgeschlossen wird. Nach all dem muss die Geleitzellenfrage der Cupressineen in Frage gestellt und einer Nachprüfung unterzogen werden.

c. Markstrahlparenchym. - Gegenüber dem Bastparenchym verhält sich das Markstrahl-Parenchym sehr konservativ, ganz entsprechend den Verhältnissen, die auch bei zunehmendem Dickenwachstum keine neuen Anforderungen an dasselbe stellen. Seine Aufgabe bleibt nach wie vor die Vermittlung des radialen Stoffverkehrs. Eine diesbezügliche Entlastung älterer Elemente, wie sie für die älteren Bastparenchymzellen durch den beständigen Nachwuchs junger, lebensfrischer Elemente ermöglicht wird, geht hier nicht an. Der ganze Stoff-Transport zwischen Zentrum und Peripherie lastet auf den Markstrahlen und muss bewältigt werden. Somit ist an keinen Funktionswechsel und auch an keine wesentlichen Veränderungen im Bau zu denken. Ihre Zellen bleiben daher deutlich in der Hauptverkehrs-Richtung gestreckt, wenn sie sich auch nach dem Austritt aus dem Holzkörper oft stark tangential verbreitern (Tafel II, 4, 5). Die tangentiale Dehnung peripherer Markstrahlzellen ist lediglich Folge der gleichwirkenden Spannkkräfte der Rinde und nicht Ausdruck einer anders gerichteten Verkehrslinie. Da die wirtschaftlichen Beziehungen zwischen Peripherie und Stamm-Innerem unbedingt aufrecht erhalten werden müssen, weichen die Harzkanäle den Markstrahlen grundsätzlich aus (Tafel VIII, 4) und wo sich weite Harztaschen entwickeln, werden diese von den Markstrahlen einfach durchquert. Dabei erleiden aber ihre Zellen oft eine radiale Streckung (Tafel VII, 7). Mysterogene Zellteilungen lassen sich nicht feststellen. Es kommt vor, dass Zellen des Speichergewebes auch in die Markstrahl-Platten eindringen und sie durchbohren; so kann eine Markstrahlparenchym-Wucherung vorgetäuscht werden. Man überzeugt sich indes durch den Vergleich verschieden geführter Schnitte unschwer, dass die Markstrahlen sich an der Bildung des Speichergewebes nicht beteiligen (Tafel V, 6, auch 5).

2. Siebröhren.

Die Siebröhren haben schon im dritten Jahre die Tätigkeit eingestellt, auch der Kallus wird bald abgebaut, und in älteren Zellen bleiben die freien Siebplatten zurück (22). Gleichzeitig schwindet das Zell-Lumen mehr und mehr. Die Angabe STRASBURGERS (23), dass der protoplasmatische Wandbelag dauernd erhalten bleibe, ist dort sicher nicht zutreffend, wo das Zell-Lumen überhaupt verschwindet, was

in der hysteroenen Rinde sehr häufig der Fall ist. Sehr oft zeigen die Siebröhren (an Querschnitten) noch kleine seitliche Zwickel, die noch die ursprüngliche Zelle erkennen lassen; fast regelmässig aber verschmelzen die Zellulosemembranen der ausgedienten Siebröhren mit den anliegenden Bastfasern gewissermassen zu einer Einheit, ich möchte sagen zu einer physiologischen Einheit. Fürderhin teilen die Siebröhren das Loos der Bastfasern; ganz mit ihnen verschmolzen, werden sie mit ihnen verdrängt und verkrümmt, werden gemeinsam bei der schizogenen Harzgang-Bildung vom Parenchym isoliert (Tafel VII, 4-7, VIII, 4), und noch in der Borke findet man sie als Schicksalsgenossen vereint (Textfigur 6). Ihre Verbindung ist eine so innige, dass die anfängliche Zweifelt oft nur schwer wiederzufinden ist. Es liegt auf der Hand, dass durch diese Verschmelzung, ähnlich wie durch eine Zelluloseablagerung von innen heraus, so hier durch eine Bereicherung von aussen her die mechanische Bedeutung der Bastfasern eine Steigerung erfährt, die denn auch tatsächlich mit dem peripher gelockerten mechanischen System korrespondiert. Man kann in dieser Art Funktionswechsel der Siebröhren eine hysteroene Erscheinung erblicken. Eine Verwendung der Siebröhren zum Aufbau des Speichergewebes findet nirgends statt, hysteroene Teilungen lassen sich wenigstens in keinem Falle nachweisen.

3. Bastfasern.

Darf unter dem Titel "hysteroene Wandlungen" auch von Bastfasern die Rede sein? Wie wir wissen, gehören sie zum Dauerndsten und Dauerhaftesten von dem, was unter den Begriff Dauergewebe fällt. Neben den Veränderungen, die in der von verschiedenen Faktoren abhängigen, im allgemeinen mit dem Alter zunehmenden Membranverdickung gegeben sind, lassen sich aber tatsächlich auch hysteroene bedingte Deformationen aufzeigen. Wir sind ihnen schon zum Teil beim Studium des hysteroenen Parenchyms an tangentialen Längsschnitten begegnet. Dort haben wir gesehen, dass die ursprünglich in konzentrischen Zylindermänteln angeordneten Bastfasern (Tafel V, 3) bei Verlängerung des Radius infolge tangentialer Spannungen zerrissen und erst in breiten Streifen (Tafel V, 4), später in dünne Bänder und endlich in einzelne Fasern (Tafel V, 5; VI, 4) aufgelöst werden, und zwar so, dass dadurch ein erst dichteres, dann weiteres mechanisches Maschennetz entsteht, dessen Felder von hysteroenem Gewebe erfüllt sind. Die Bastfasern erleiden dabei die mannigfachsten radialen und tangentialen Zerrungen und Biegungen. Das mechanische Netz, wie es sich an peripheren Tangentialschnitten darstellt, ermöglicht einerseits dem Wassergewebe die nötige Spielfreiheit für Ebbe und Flut, andererseits wird den lokalmechanischen Bedürfnissen Genüge getan, indem die weichen Rindenelemente sich in den festen Maschen verankern können. Es soll auf eine Wahrnehmung noch aufmerksam gemacht werden. An Tangentialschnitten, etwa aus der Mitte der hysteroenen Rinde (Tafel V, 4), sehen wir die Markstrahlen in die Faserstränge eingebettet. Die Faserplatten lockern sich fast ausnahmslos an den zwischen den Markstrahlen gelegenen Partien. Ein vollständig aufgeschlossener Bastfasermantel, wie er an ganz oberflächlichen Tangentialschnitten zur Anschauung kommt (Tafel V, 5) zeigt, wie die Markstrahlen den Bastfasern anliegen. Das erweckt den Eindruck, als suchten in dem weichen Füllselgewebe alle stärkeren Elemente (die Markstrahlzellen sind ziemlich dickwandig, weil von einem Kalk-Zellulosemantel umschlossen) sich gegenseitig zu halten und zu stützen. Diese Tatsache bleibt bestehen, mag man sie auch mit jener anderen begründen, dass die mit den Fasern in gleicher radialer Flucht stehenden stärkeführenden Parenchyme des Basts eine Verbindung mit den Markstrahlzellen funktionell erheischen. Dem Zwecke einer innigen Fühlungnahme und gegenseitigen Verankerung dienen ausser den oben angeführten passiven hysteroenen Veränderungen sehr häufig solche, die schon vor der aktiven, lebenden Faser gebildet werden, also von der proterogenen Rinde übernommen sind. Hier im hysteroenen mechanischen System scheinen sie erst eine tatsächliche Bedeutung als Klammervorrichtungen zu gewinnen. Tafel VI (5a-f) zeigt einige Proben davon. In Tafel VI, 6a wird der Anschluss einer Bastfaser an den Markstrahl durch eine kleine "Hilfsfaser" erreicht, die kaum einer Cambium-Mutterzelle unmittelbar ent-

stammt, sondern wohl hystero-gen aus einer Parenchymzelle entstanden ist. Besonders häufig ist der Fall von Tafel VI, 5b, wo eine mechanische Faser den einzelligen Markstrahl nach Art einer Zange umgreift. Oft sitzen die Fasern mit verbreitertem oder, wie in Tafel VI, 5c, mit gegabeltem Ende dem Markstrahl auf. Tafel VI, 5d zeigt, wie dem Festigungsbedürfnis durch kleine Verzweigungen gedient wird. Ungemein zahlreich sind die Fälle, wo die Fasern mit tangential eingebogenen Endigungen an ihresgleichen oder an einem Markstrahl Halt suchen oder sich mit geschlängelten Spitzen denselben anschmiegen. Dazu stimmt es schlecht, wenn MCELLER (24) die mechanischen Fasern der Cupressineen geradläufig nennt; dieses Attribut eignet wohl den Fasern der proterogenen, nicht aber der oft weit umfangreicheren hystero-genen Rindenteile.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. In der sekundären Rinde der Cupressineen ist eine proterogene und eine hystero-gene Zone zu unterscheiden; jene umfasst den innern, regelmässig gebauten Teil, wie er unmittelbar aus dem Cambium hervorgeht, diese die durch Umgestaltung und Neubildung aus jener abgeleiteten Gewebe der äusseren Schicht der sekundären Rinde.

2. Das hystero-gene Bastparenchym entsteht durch spätere Teilungen aus dem proterogenen unter dem Einfluss des Dickenwachstums und eines obwaltenden physiologischen Bedürfnisses; es hat nicht lediglich die Aufgabe, die Klüfte des gesprengten proterogenen Rindenkörpers auszufüllen, sondern dient zugleich der Stärke- und Wasserspeicherung.

Die hystero-gene Rinde erstreckt sich auf mehr Jahresringe als die proterogene; nur bei *Callitris* nicht.

Das Wassergewebe ist in seiner Ausbildung dem Xerophytismus proportional; es steht in umgekehrtem Verhältnis zur Ausbildung der assimilierenden Organe.

3. Auch die Harzgänge der Cupressineen-Rinden sind Erzeugnisse hystero-genen Ursprungs. Sie entstehen schizogen aus dem Bastparenchym. Der Umstand, dass die interzellulären Gewebreste teilweise der Auflösung anheim zu fallen scheinen, berechtigt kaum, von einer schizo-lysisigen Entstehung zu sprechen, weil diese Gewebe-Auflösung mehr zufällig und ohne entscheidenden Einfluss auf die Gangbildung ist.

Neu ist der Nachweis von Harzgängen für die sekundäre Rinde von *Juniperus Sabina*; sie wurden bisher wohl ob ihrer Englumigkeit übersehen.

Die Harzräume der sekundären Rinde von *Cupressus sempervirens* sind mächtige Harztaschen von so grosser longitudinaler und tangentialer Ausdehnung, dass sie von den Markstrahlen durchsetzt werden müssen, um nicht den radialen Stoff-Verkehr empfindlich zu schädigen.

4. Das hystero-gen sehr gelockerte mechanische System der sekundären Rinde bewahrt sich eine relative Festigkeit, indem die Bastfasern sich zu einem Netzwerk verflechten, das dem lokalmechanischen Bedürfnisse der zwischenliegenden Gewebe einerseits, dem Bewegungsbedürfnis des Wassergewebes andererseits Rechnung trägt¹⁾.

5. Bei Betrachtung der Wandlungen und Neu-Erwerbungen der sekundären Rinde während und infolge des Dickenwachstums, der proteusartigen Verwandlungskünste d. Bastparenchyms, der Veränderungen, die sogar die mechanischen Fasern ergreifen, erscheint der Begriff Dauergewebe in eigenartig schiefem Lichte. Es wohnt demselben, auf die verschiedenen Gewebelemente ungleich verteilt, eine so grosse Wandelbarkeit und, ich möchte sagen, Schöpferkraft inne und eine so vielseitige Ausgestaltungsmöglichkeit und Verwendbarkeit, dass es nach Bedarf zu jeder Leistung herangezogen und zweckdienlich umgebaut werden kann. Die mitgeteilten Ergebnisse sind weitgehend geeignet, diese Erkenntnis zu vertiefen.

1) Befriedigt scheint das mechanische Bedürfnis allerdings erst zu werden durch d. Hinzutreten der gerade gegen die Peripherie hin mächtig anwachsenden, radialen Kalziumoxalat-Zellulosemauern. Eine diesbezügliche Untersuchung, die zu bemerkenswerten Ergebnissen geführt hat, harret bereits der Veröffentlichung.

LITERATURVERZEICHNIS UND ANMERKUNGEN.

(1) STRASBURGER, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitbahnen i. d. Pflanzen, 1891. - (2) HEINRICHER, Das Absorptionssystem d. Wachholdermistel, in Sitzber. Akad. Wien XXXII, I, 1923. - (3) Die Ausdrücke "proximal" und "distal" werden hier stets auf die geringere oder grössere Entfernung vom Cambium bezogen. - (4) BUSGEN, Bau u. Leben unserer Waldbäume, Jena 1897, p. 83. - (5) MOELLER, Anatomie d. Baumrinden. - (6) HARTIG, Die forstl. Kulturpflanzen, zitiert in (7). - (7) N.J.C. MÜLLER, Unters. über d. Verteilung d. Harze etc., in Pringsh. Jahrb. 1867, V, p. 387. - (8) De BARY, Vergl. Anatomie p. 509, Fig. 209. - (9) MOELLER, l.c. Fig. 1, 2. - (10) STRASBURGER, l.c. p. 80. - (11) STRASBURGER, l.c. p. 64. - (12) STRASBURGER, l.c. p. 55 ff. - (13) STRASBURGER, l.c. p. 91. - (14) STRASBURGER, l.c. p. 60. - (15) STRASBURGER, l.c. p. 91. - (16) BÜSGEN, l.c. p. 83. - (17) MOELLER, l.c. p. 11 ff. - (18) MOELLER, l.c. p. 15. - (19) Nur scheinbar, infolge des Dickewachstums. Tatsächlich tritt das neu gebildete Gewebe mehr vom Cambium zurück und überschreitet in mehrjährigen Trieben selten den drittjüngsten Jahreszuwachs. - (20) HANNIG in Ztschr. f. Bot. XIV, 1922. - (21) STRASBURGER, l.c. p. 55. - (22) STRASBURGER, l.c. p. 70. - (23) STRASBURGER, l.c. p. 71. - (24) MOELLER, l.c. p. 12.

TAFEL - ERKLÄRUNG.

Tafel I. Cupressineenrinden, Querschnitts-Ubersichtsbilder, halb schematisch. Fig. 1. *Callitris quadrivalvis* (10-jährig); Fig. 2. *Juniperus Sabina* (12-jährig); Fig. 3. *Juniperus communis* (15-jährig); Fig. 4. *Chamaecyparis sphaeroidea* (15-jährig); Fig. 5. *Thuja plicata* (10-jährig); Fig. 6. *Thuja occidentalis* (11-jährig); Fig. 7. *Cupressus funebris* (10-jährig); Fig. 8. *Cupressus sempervirens* (7-jährig, ohne Harzgänge). - p = proterogene, d.h. regelmässig gebaute sekund. Rinde; h = histerogene, d.h. später umgewandelte bzw. neu gebildete Gewebe der sekund. Rinde; hp = histerogenes Parenchym; rs = Rindenstrahlen "normal" gebauter Rinde; b = Borke; ha = Harzgänge.

Tafel II. Querschnitte durch die proterogene sekundäre Rinde (Vergr. 540). Fig. 1. *Juniperus communis*; Fig. 2. *Chamaecyparis sphaeroidea*; Fig. 3. *Callitris quadrivalvis*; Fig. 4. *Cupressus sempervirens*; Fig. 5. *Thuja plicata*; Fig. 6. *Thuja occidentalis*. - ho = Holz; k = Cambium; p = proterogene Rinde; m = Markstrahl; em = entkalkte Membranen. - Sämtliche Schnitte entkalkt.

Tafel III. *Cupressus funebris*, Querschnitt (Vergr. 540). Fig. 1. Proterogene sekundäre Rinde; Fig. 2. Erweiterung d. Parenchyms in grösserer Entfernung vom Cambium; Fig. 3. Erste histerogene Teilungen des Parenchyms in noch älterer Zone; Fig. 4. Histerogenes Gewebe noch mehr peripher dominierend, nur von schmalen Rindenstrahlen durchzogen. - ho = Holz; k = Cambium; p = proterogene Rinde; m = Markstrahl; f = mechanische Faser; s = Siebröhre; pa = Bastparenchym; hp = histerogenes Parenchym; em = entkalkte Membran; pe = Peripherie.

Tafel IV. *Juniperus communis*, radiale Längsschnitte; Fig. 1. Proterogene sekundäre Rinde (Vergr. 540); Fig. 2 - 4. Forstschreitende Entwicklung des histerogenen Parenchyms in Regionen zunehmenden Alters; Fig. 2. Beginnende Querteilungen (Vergr. 540); Fig. 3. Quer- und Längsteilungen, beginnende Wucherung (Vergr. 540); Fig. 4. Ausdehnung des histerogenen Parenchyms (Vergr. 120). - tr = Tracheiden; k = Cambium; f = Bastfasern (Fig. 2 bis 4 schematisiert); s = Siebröhren; ks = kollabierte Siebröhren; pa = Bastparenchym (to = Tonnenzellen); kp = kollabiertes Eiweissparenchym; ht = histerogene Teilungswände; w = Wucherung; m = Markstrahl; em = entkalkte Membranen; b = Borke; pe = Peripherie.

Tafel V. *Thuja plicata*. - Fig. 1. Querschnitt, veranschaulicht die grosse Ausdehnung und die Weiträumigkeit des histerogenen Parenchyms. Die übrigen, proterogenen Gewebsteile nur durch die mechanischen Fasern markiert. Fig. 2 bis 6 Tangentialschnitte. Fig. 2. Proterogenes parenchyband (Vergr. 540); Fig. 3. Proterogenes Bastfaserband (Vergr. 95); Fig. 4. das mechanische System in Faserstränge aufgelöst, das histerogene Parenchym entwickelt sich (Vergr. 95); Fig. 5. Hys-

Taf. I.

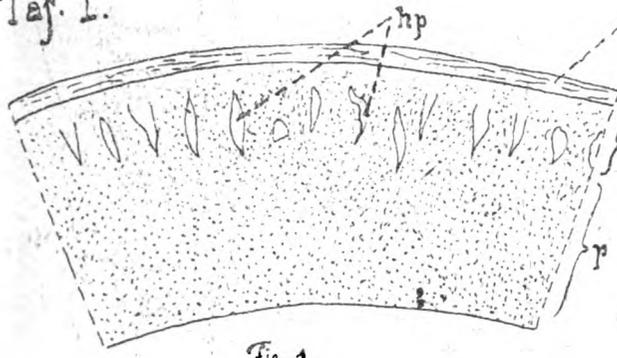


Fig. 1.

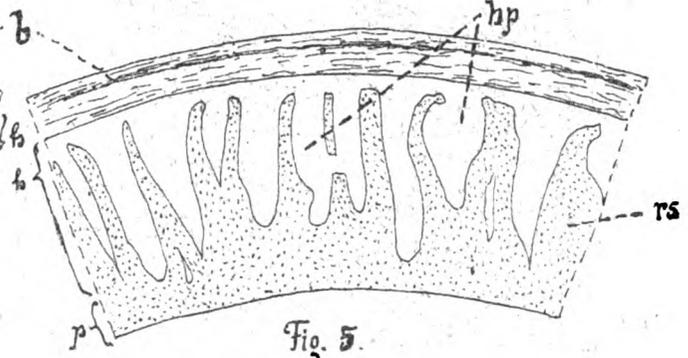


Fig. 5.

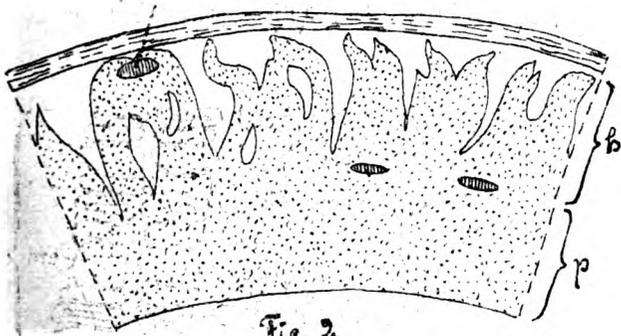


Fig. 2.

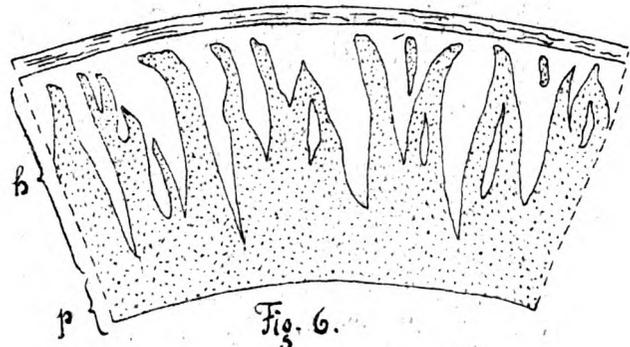


Fig. 6.

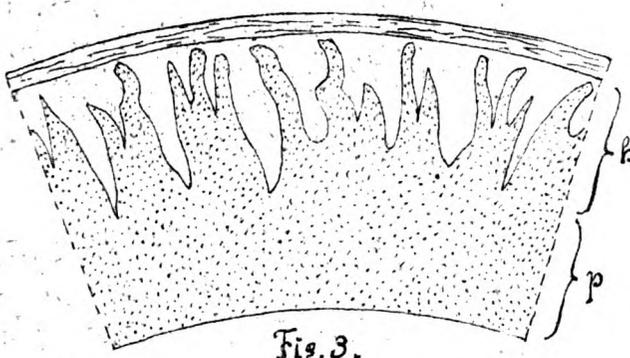


Fig. 3.

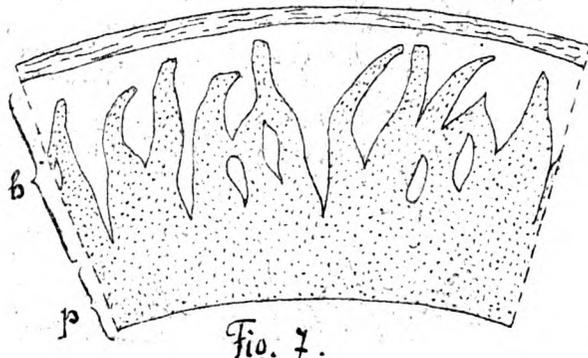


Fig. 7.

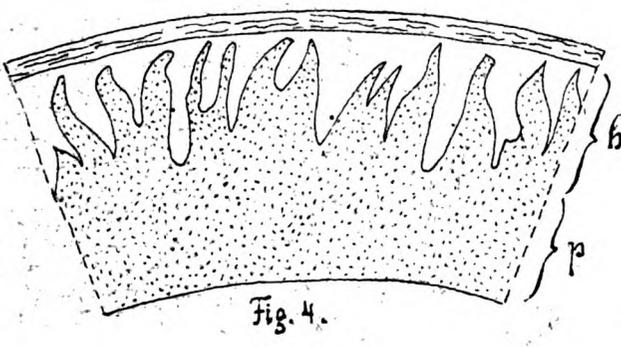


Fig. 4.

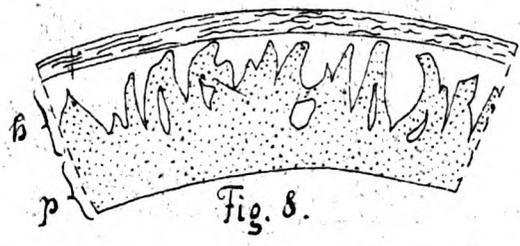


Fig. 8.

Taf. II.

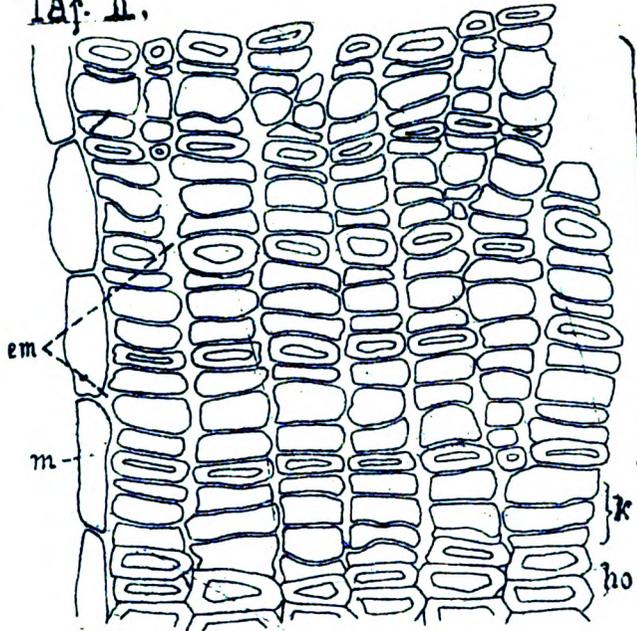


Fig. 1.

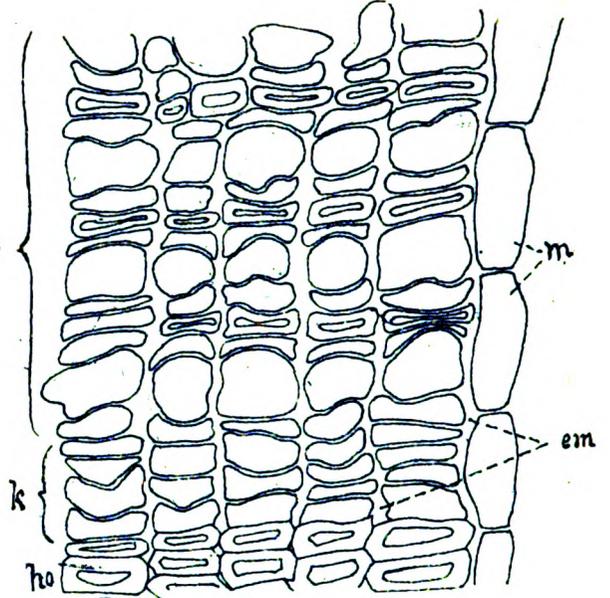


Fig. 2.

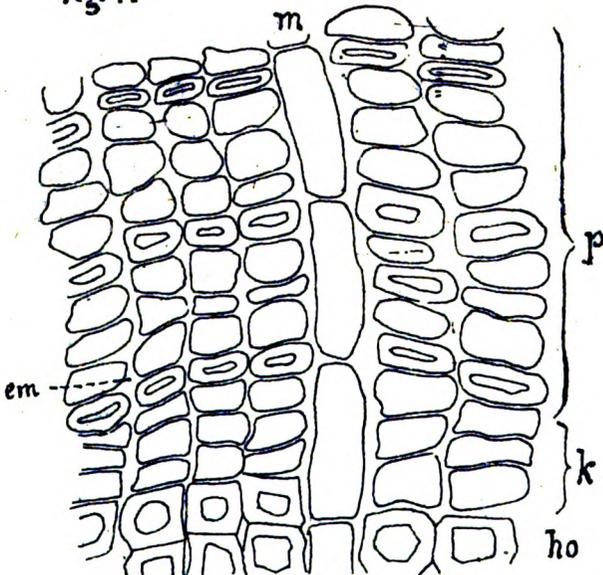


Fig. 3.

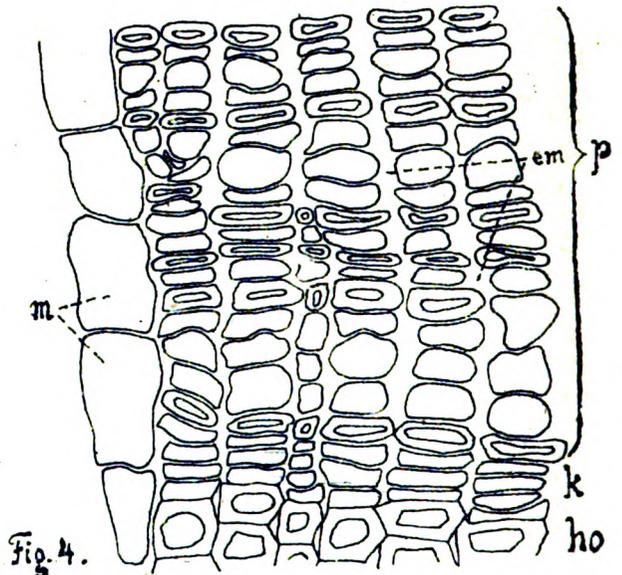


Fig. 4.

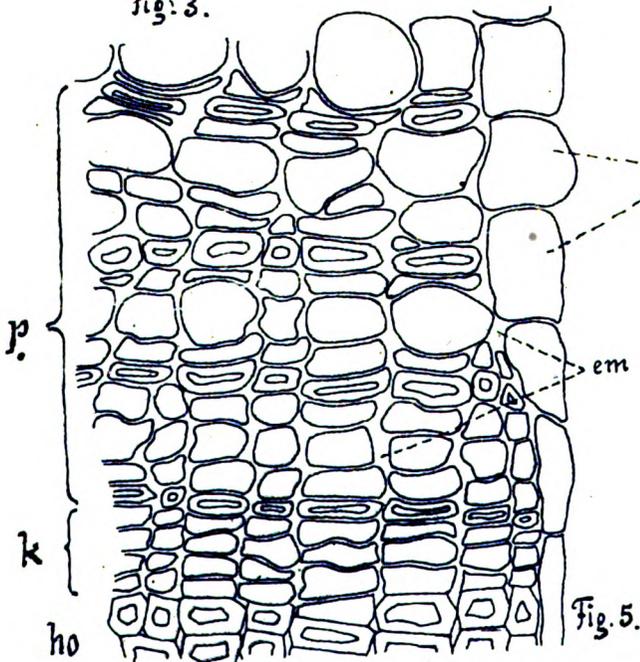


Fig. 5.

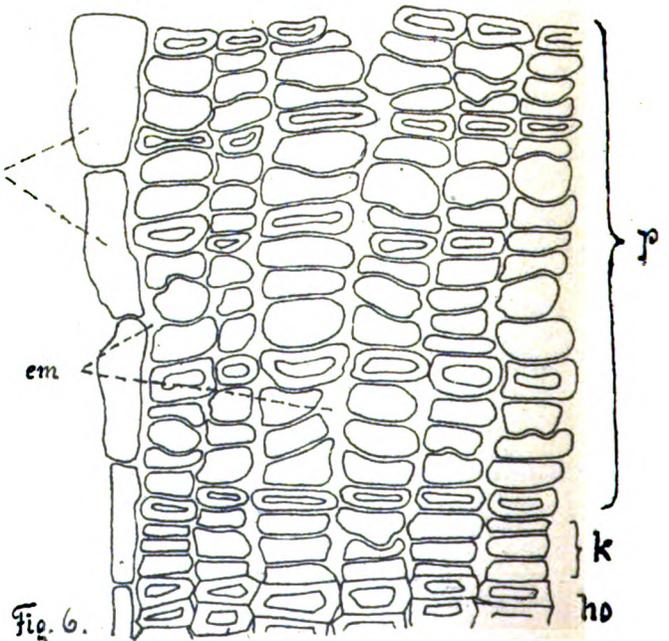


Fig. 6.

Taf. III

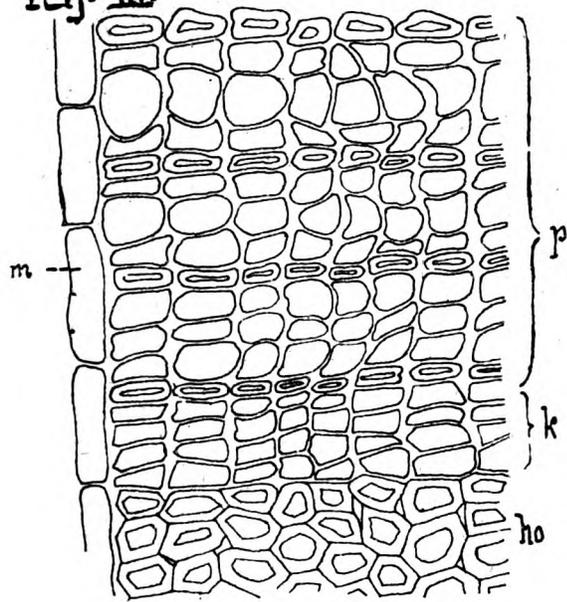


Fig. 1.

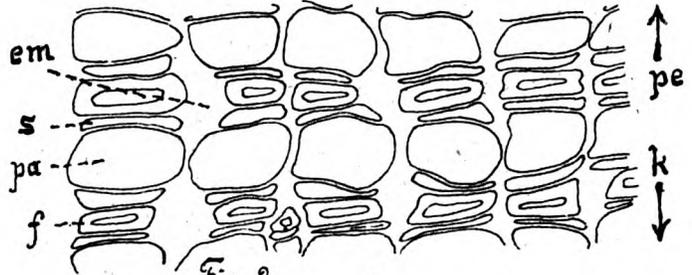


Fig. 2.

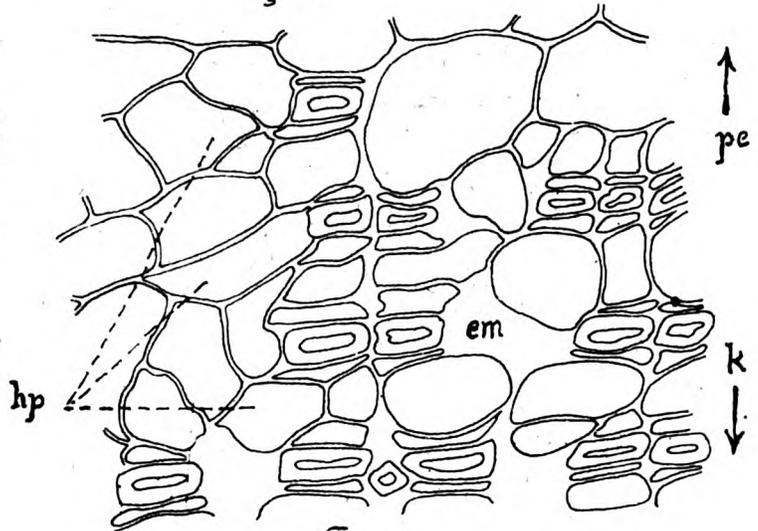


Fig. 3.

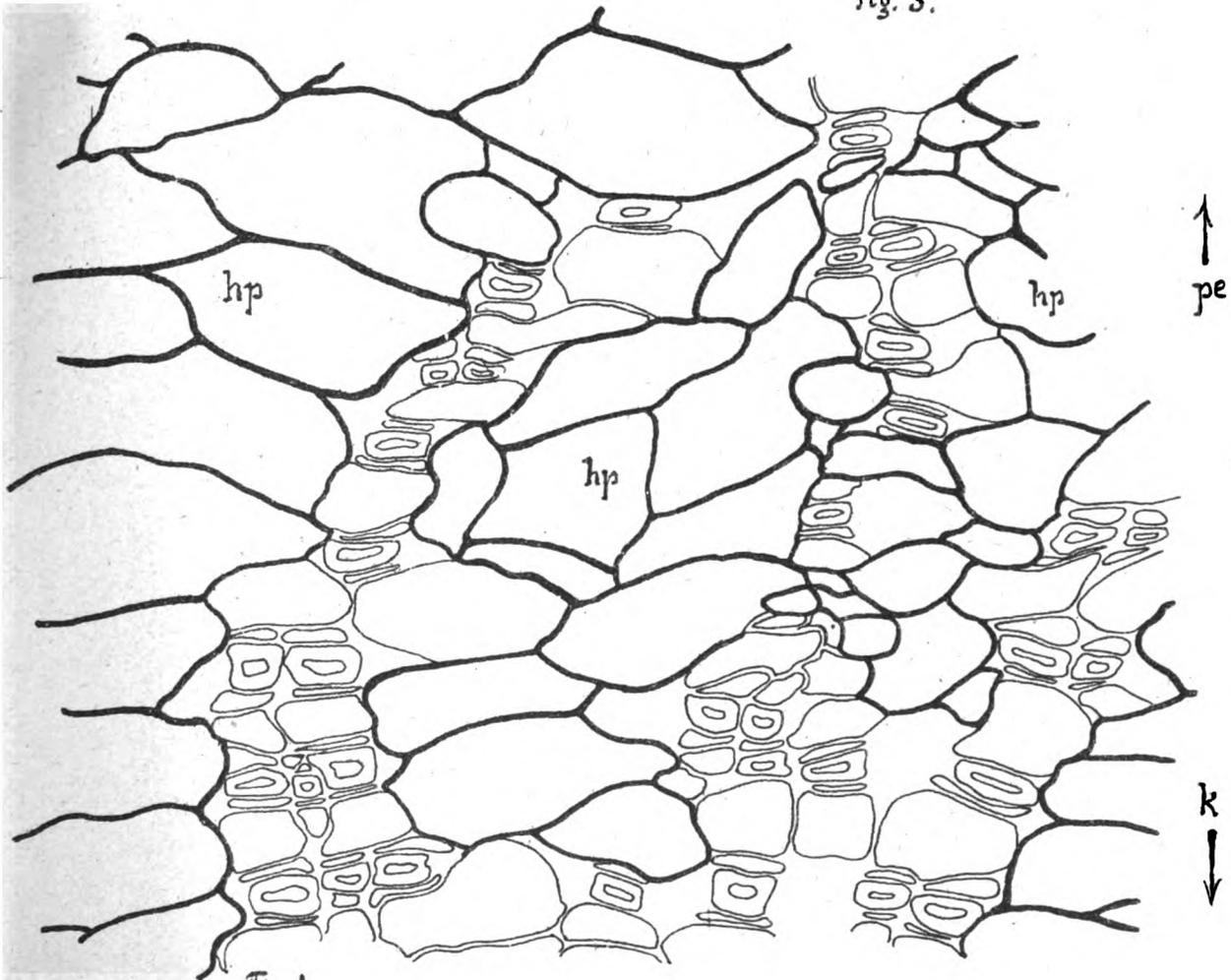


Fig. 4.

Taf. IV.

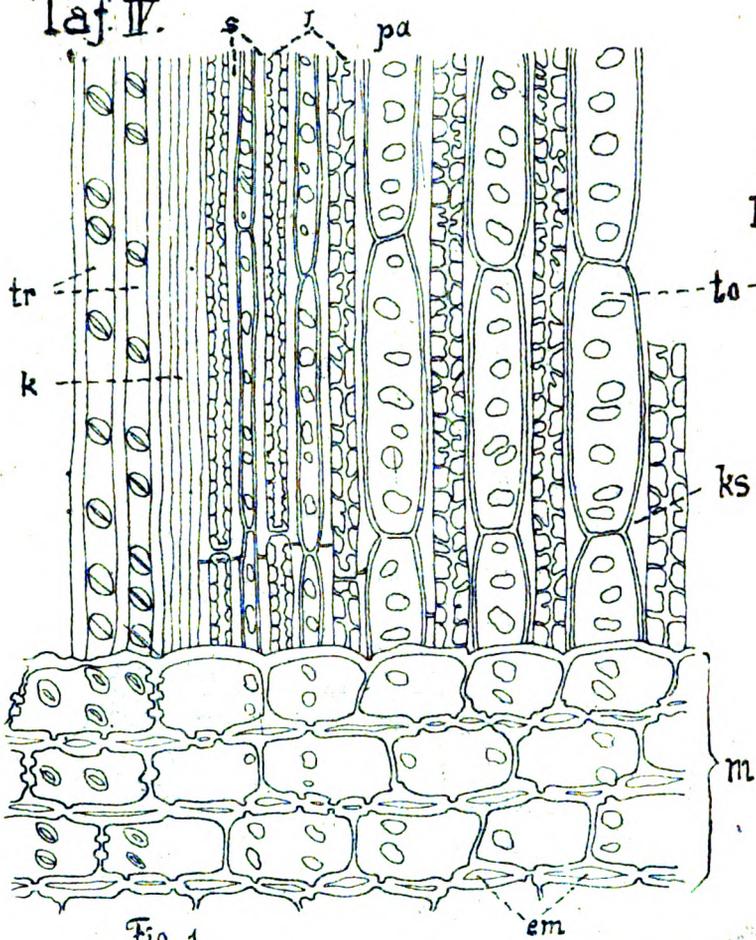


Fig. 1.

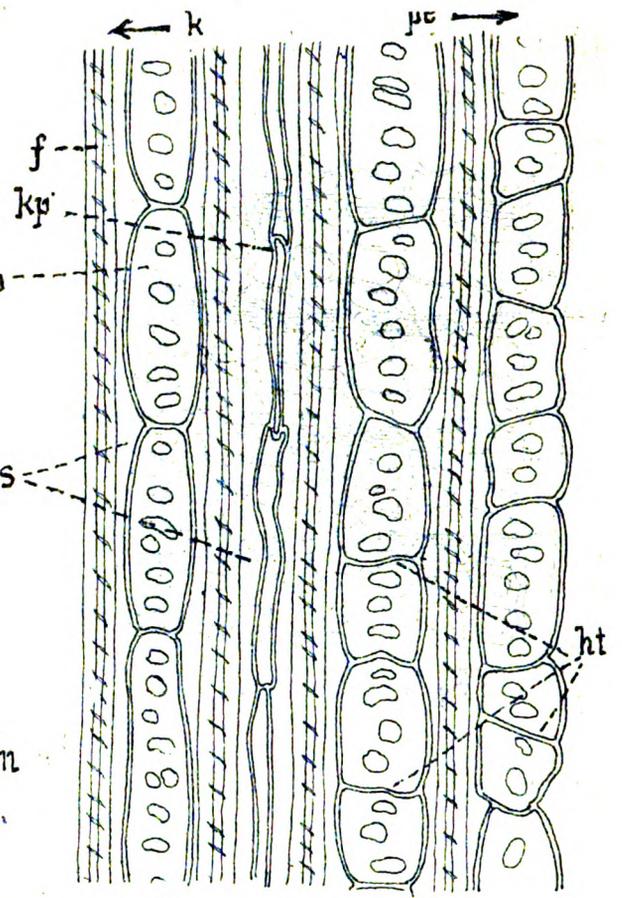


Fig. 2.

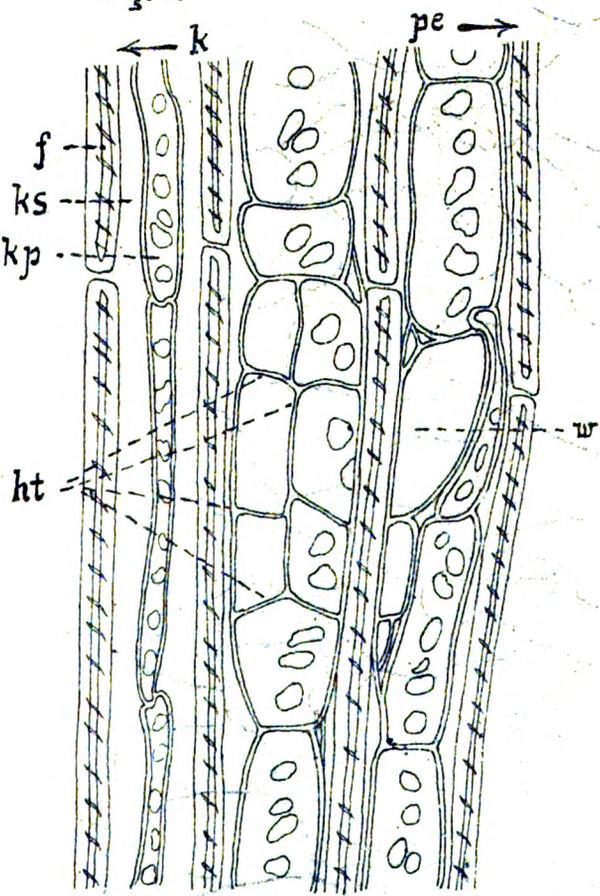


Fig. 3.

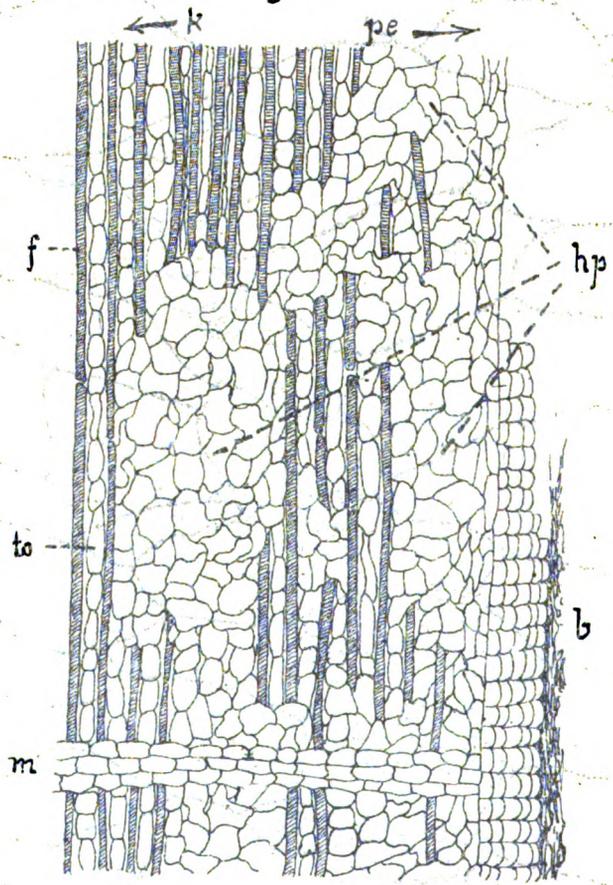


Fig. 4.

Taf. V.

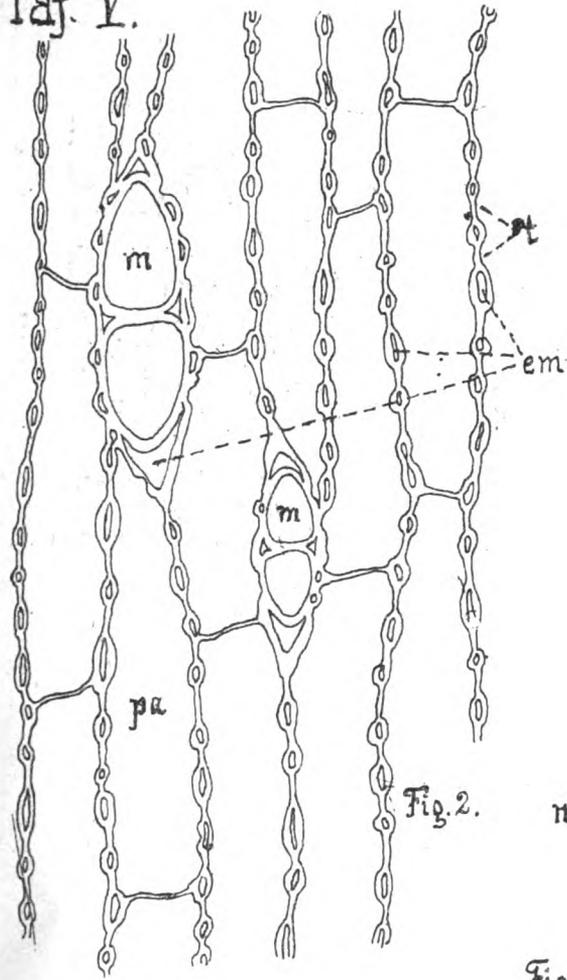


Fig. 2.

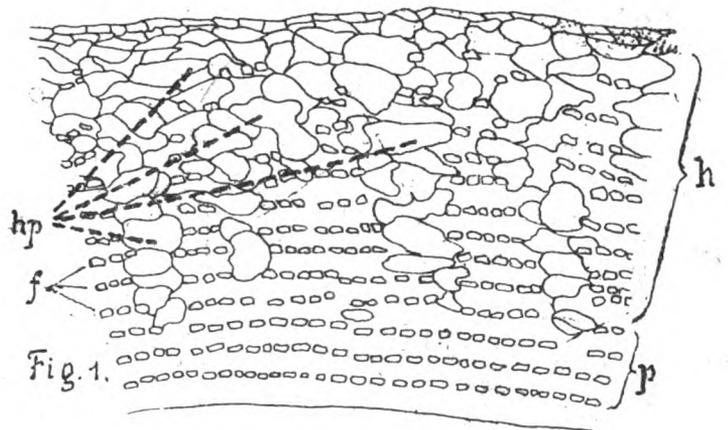


Fig. 1.

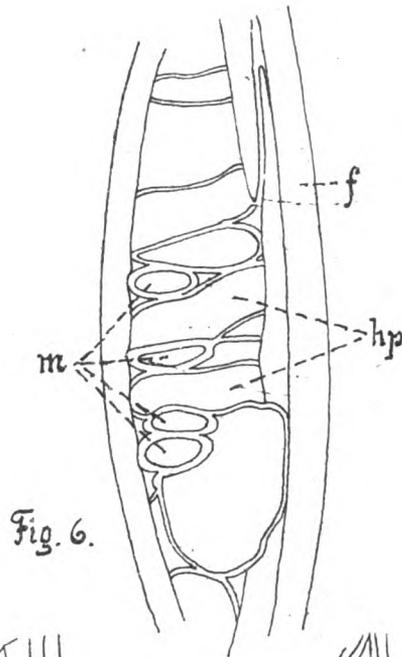


Fig. 6.

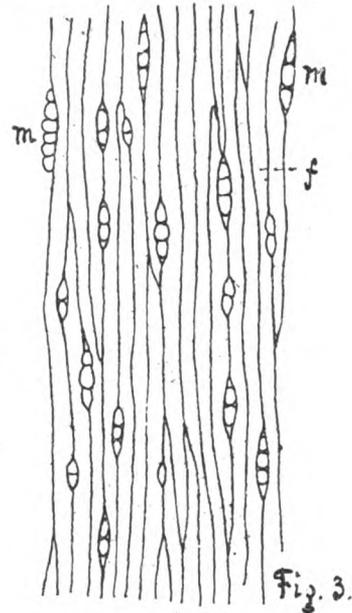


Fig. 3.

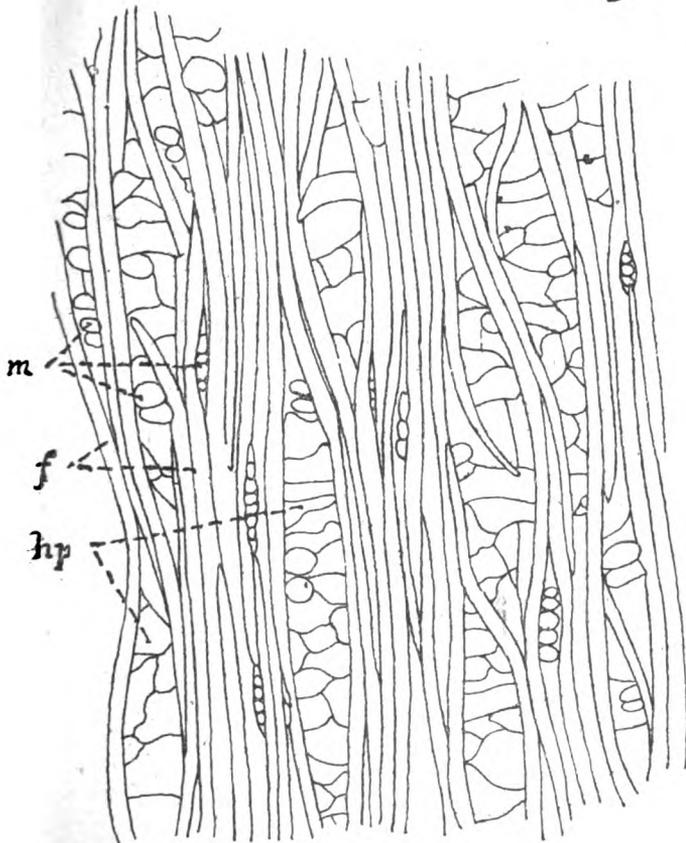


Fig. 4.

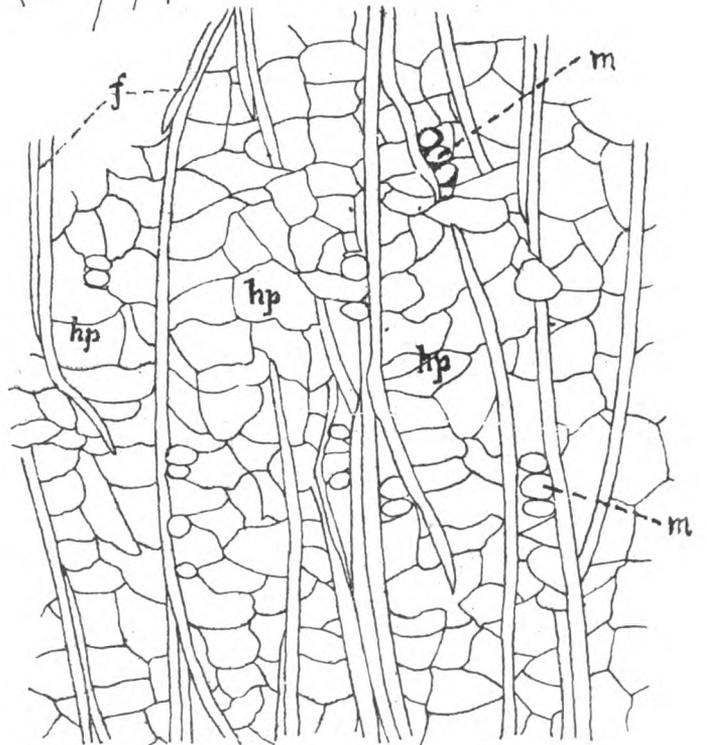


Fig. 5.

Taf. VI.

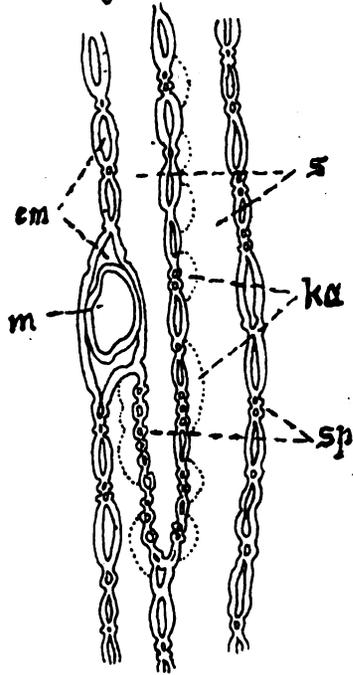


Fig. 1.

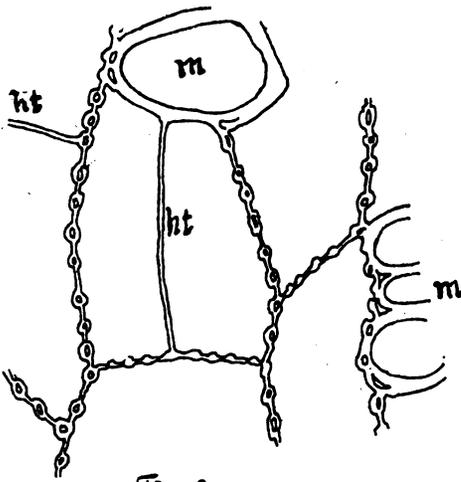


Fig. 2.

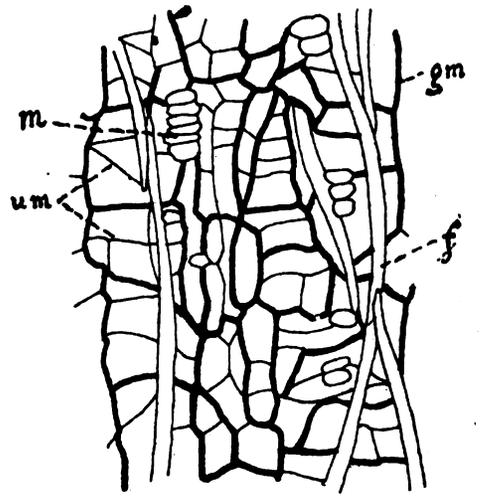


Fig. 3.

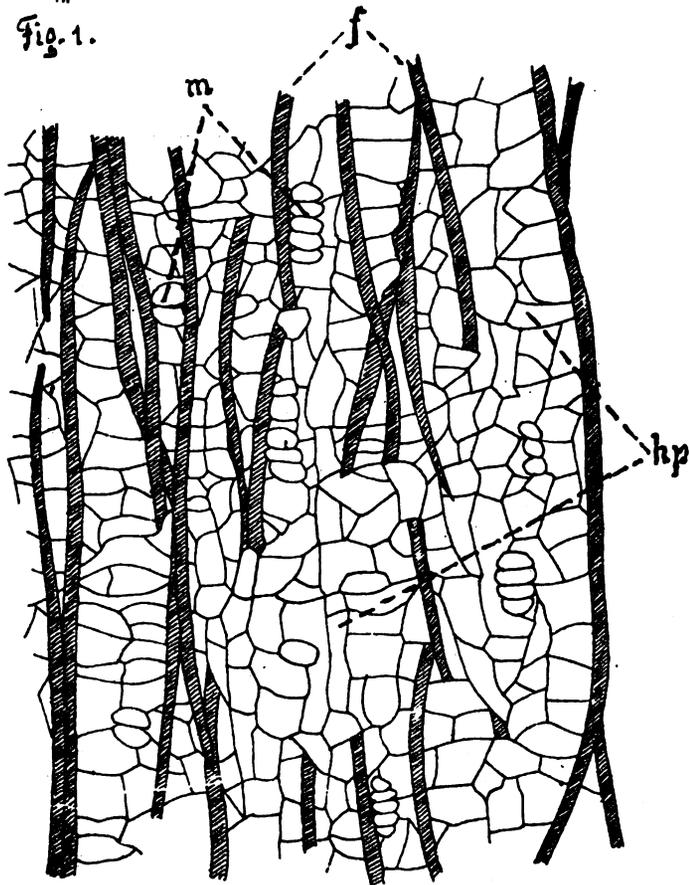


Fig. 4.

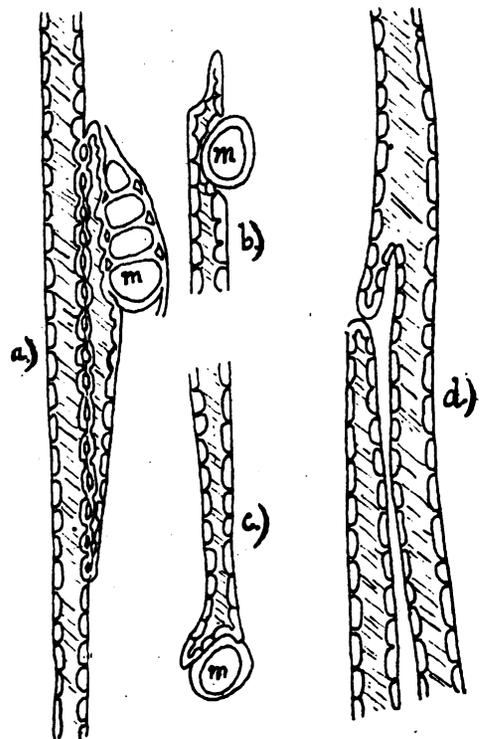


Fig. 5.

Taf. III.

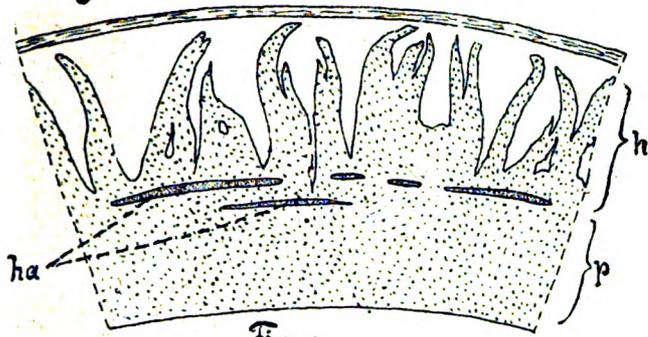


Fig. 1.

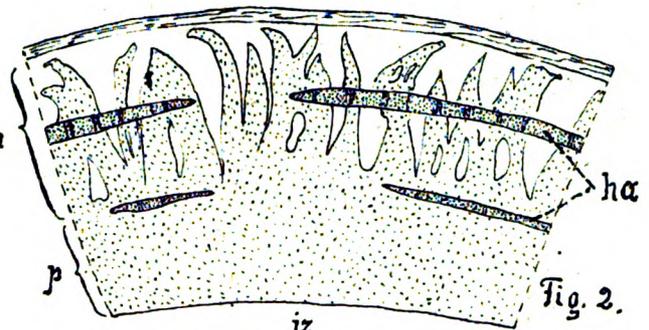


Fig. 2.

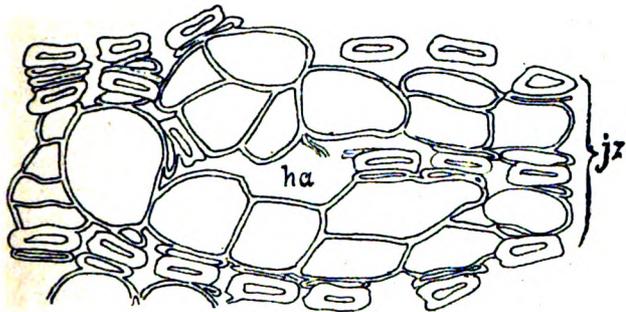


Fig. 3.

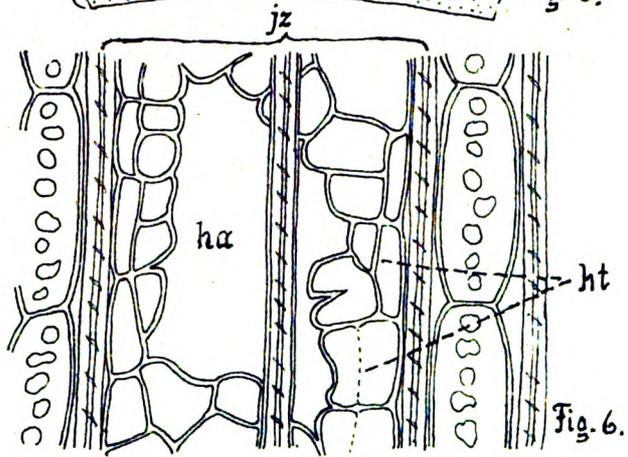


Fig. 6.

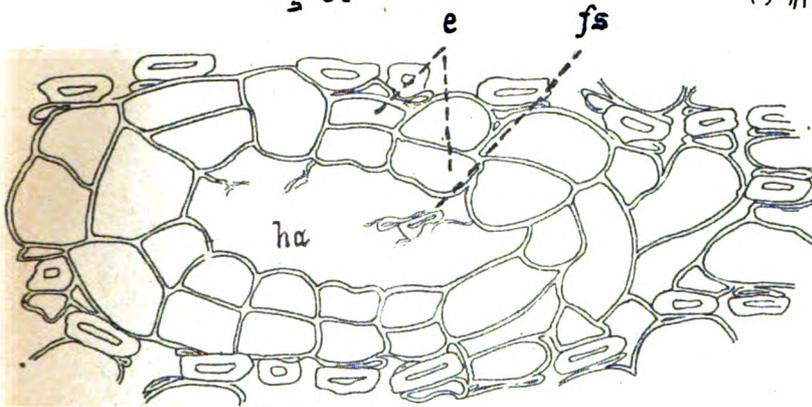


Fig. 4.

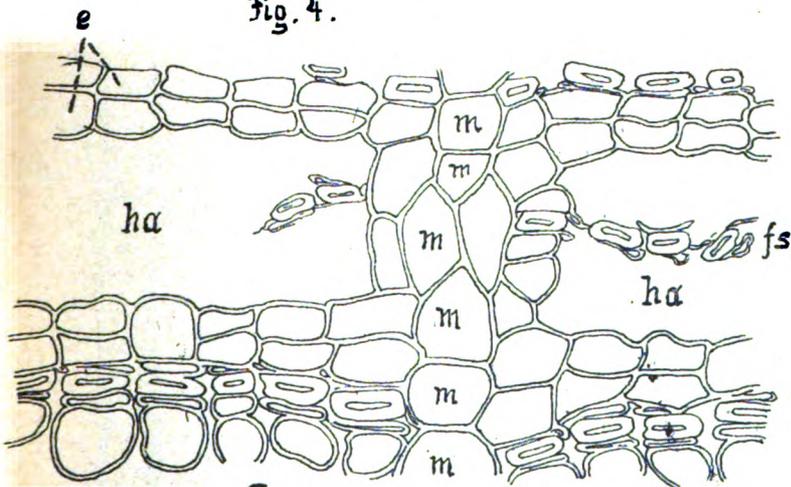


Fig. 5.

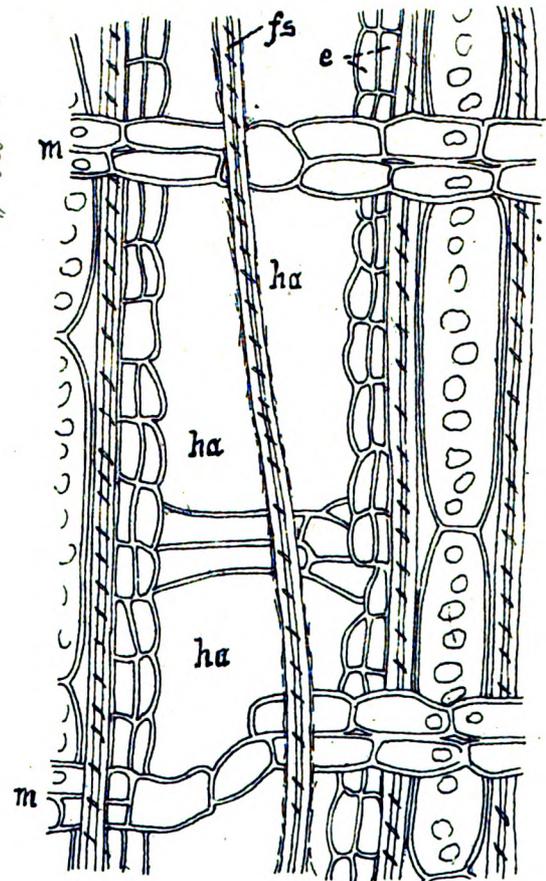


Fig. 7.

Taf. VIII.

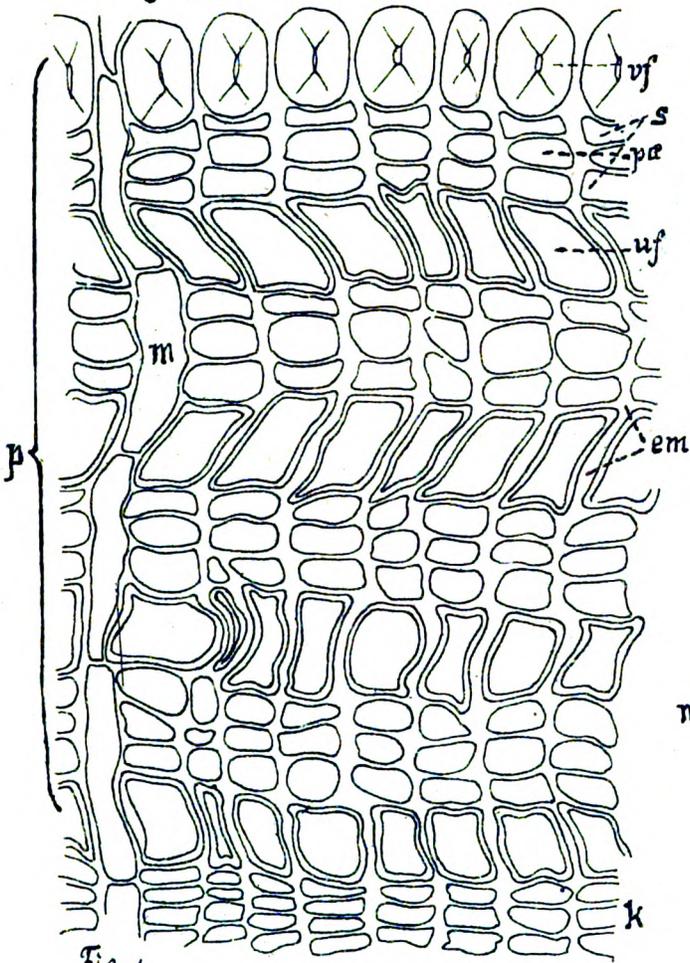


Fig. 1.

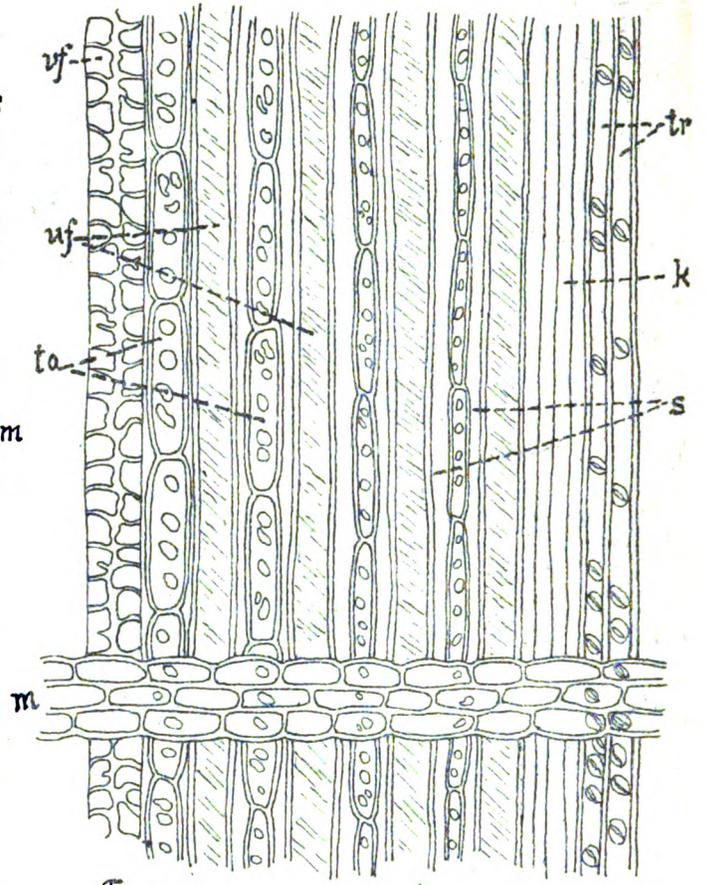


Fig. 2.

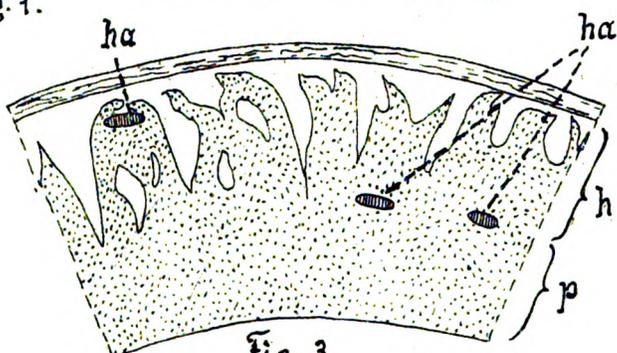


Fig. 3.

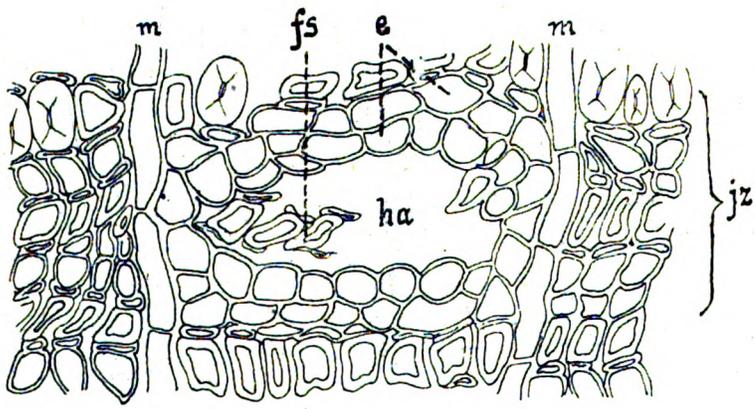


Fig. 4.

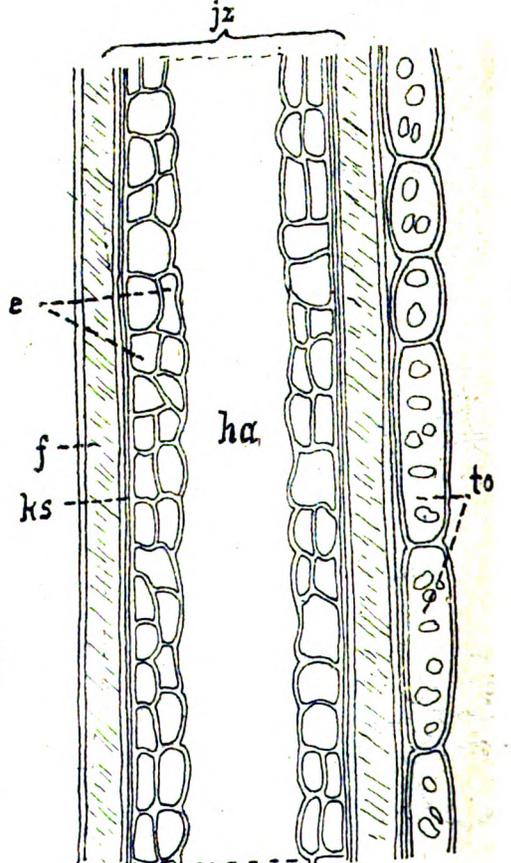


Fig. 5.

terogenes Parenchym in maximaler Ausbildung in der peripheren Region (Vergr. 95); Fig. 6. Markstrahl von hystero-genem Parenchym durchwuchert (Verg. 154). - Sämtliche Schnitte entkalkt. - p = proterogene Rinde; h = hystero-gene Rinde; hp = hystero-genes Parenchym; f = Bastfasern; pa = Bastparenchym; em = entkalkte Membranen; m = Markstrahl; t = Tüpfel.

Tafel VI. *Cupressus funebris*, Tangentialschnitte. - Fig. 1. Siebröhrenband aus der jüngsten Rindenzone (Vergr. 540); Fig. 2. Hystero-gene Teilung des Parenchym (Vergr. 335); Fig. 3 und 4. Periphere hystero-gene Rinde, in Fig. 3. ältere, getüpfelte Membranen fett ausgezogen (Vergr. 95); Fig. 5. Klammervorrichtungen an Bastfasern (Vergr. 300). - Sämtliche Schnitte entkalkt. - e = Siebröhren; ka = Kallus; sp = Siebplatten; m = Markstrahl; em = entkalkte Membranen; ht = hystero-gene Teilungswände; gm = getüpfelte, um = ungetüpfelte Membranen; f = Bastfaser; hp = hystero-genes Parenchym.

Tafel VII. *Cupressus sempervirens*. - Fig. 1 - 5. Querschnitte: Fig. 1, 2. 15-jährige Rinde mit Harztaschen; Fig. 3. Entstehender Harzgang, beginnende Epithelbildung (Vergr. 540); Fig. 4. Fortgeschrittenes Stadium der Gangbildung, zweischichtiges Epithel (Vergr. 540); Fig. 5. Teil einer grossen Harztasche, von einem Markstrahl durchsetzt; Figg. 6, 7. entsprechende Radialschnitte zu Figg. 4, 5 (Vergr. 540). - Sämtliche Schnitte entkalkt. - ha = Harzraum; p = proterogene, h = hystero-gene Rinde; jz = Jahreszuwachs; ht = hystero-gene Teilungswände; e = Epithel; fs = Bastfaser und Siebröhren miteinander verbunden, als Inhaltsreste bei der Interzellularbildung; m = Markstrahl.

Tafel VIII. *Juniperus Sabina*. - Fig. 1. Querschnitt durch die proterogene Rinde (Vergr. 540); Fig. 2. Radialer Längsschnitt durch die proterogene Rinde (Vergr. 190); Fig. 3. Querschnitts-Übersichtsbild mit Harzgängen; Fig. 4. Harzgang im Querschnitt (Vergr. 190); Fig. 5. Radial-Längsschnitt zu Fig. 4 (Vergr. 190). - Sämtliche Schnitte entkalkt. - p = proterogene, h = hystero-gene Rinde; k = Cambium; m = Markstrahl; pa = Parenchym; s = Siebröhre; f = Bastfaser; uf = unverdickt; vf = verdickt; em = entkalkte Membranen; to = Tonnenparenchym; tr = Tracheiden; ha = Harzräume; e = Epithel, zweischichtig; fs = Bastfasern mit Siebröhren; ks = kollabierte Siebröhren; jz = Jahreszuwachs.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Sinz Paul

Artikel/Article: [Bau , Wand Inngen und Neubildungen der sekundären Rinde der Cupressineen
40-63](#)