

Die Streifung der Tracheidenmembran im Koniferenholz.¹⁾

Von

Walther Krieg

cand. rer. nat., Bern.

Mit Tafel IX bis XII.

Die Streifung von Zellmembranen ist eine weit verbreitete Erscheinung und öfter Gegenstand der Untersuchung gewesen. In neuerer Zeit haben sich mit dieser Frage Dippel, Correns und Gothan eingehender beschäftigt. Die Ergebnisse dieser sowie älterer Forscher weichen aber in wesentlichen Punkten von einander ab, so daß weitere Untersuchungen nicht überflüssig schienen. Besonders die im letzten Jahr erschienene Arbeit Gothans, die das Wesen der Streifung von einem durchaus neuen Gesichtspunkt erfaßt, fordert eine Nachprüfung, die ich auf Anregung des Herrn Geheimrat S. Schwendener, dem ich an dieser Stelle für seine wertvolle Unterstützung den wärmsten Dank ausspreche, an die Hand genommen habe. Meine Untersuchungen beschränken sich auf einige unserer verbreitetsten Nadelhölzer. Um allfällige Abweichungen festzustellen, habe ich noch ein paar fremde Arten herbeigezogen. Daß sich meine im folgenden mitgeteilten Befunde in manchen Teilen fast ausschließlich gegen die Ausführungen Gothans wenden, ist in dessen Ausnahmestellung begründet. Nichtsdestoweniger muß seine Arbeit eine verdienstliche genannt werden, da sie ein bisher unberücksichtigtes Element, nämlich die Spaltenbildung, zur Geltung gebracht hat. In der allzu starken Betonung dieser Erscheinung, die Gothan, unter völliger Vernachlässigung aller übrigen, für die Erforschung des Wesens der Streifung bisher beigebrachten Tatsachen, geradezu als die einzige Ursache der Streifung bezeichnet, erblicke ich gerade die Schwäche von Gothans Streifungstheorie und hoffe diese meine Ansicht genügend begründen zu können.

¹⁾ Diese Arbeit wurde unter der Leitung des Herrn *Prof. Dr. S. Schwendener* im Winter 1905/6 im bot. Institut der Universität Berlin gemacht.

Bevor des nähern auf die Streifung eingegangen wird, erscheint es geboten, mit ein paar Worten die Natur dieser Erscheinung auseinanderzusetzen, und dadurch dem Leser die Möglichkeit zu bieten, eine Vorstellung von der Sache zu gewinnen. Obschon die Streifung so typisch ist, daß man glauben sollte, sie könne mit etwas anderem nicht verwechselt werden, ist dies doch vielfach geschehen. Aber auch abgesehen davon ist das, was mit Streifung bezeichnet zu werden pflegt, von den Autoren verschieden beurteilt worden. Nach den einen ist die Streifung eine Lamellierung der Membran senkrecht zur Schichtung (Nägeli), nach anderen eine Spiralverdickung (Dippel); eine dritte Gruppe von Autoren, vor allem Correns, erkennt in der Streifung eine Kombination dieser beiden Faktoren; einzig nach Gothan beruht sie auf Spaltenbildung.

Vorkommen der Streifung bei Nadelhölzern.

Es war mir nicht darum zu tun, die Verbreitung der Streifung unter den Gymnospermen festzustellen, weil dies für die Erkenntnis der Natur dieser Erscheinung, die ich mir zur Aufgabe gestellt hatte, nicht von Belang ist. Man findet bei Gothan Angaben über das Vorkommen der Streifung und kann schon daraus ersehen, daß sie eine unter den Gymnospermen sehr verbreitete Erscheinung ist. Als Objekte für meine Untersuchung wählte ich vor allem *Pinus silvestris*, ferner *Picea excelsa*, *Larix europaea*, *Taxus baccata* (letzteres Holz, um daran eine für die Beurteilung des Wesens der Streifung wichtige, mit ihr oft verwechselte Bildung zu studieren, die sog. „Spiralverdickung“), *Pseudotsuga taxifolia* und einige andere Koniferen-Spezies.

Lokalisierung der Streifung innerhalb des Holzkörpers.

Die Streifung findet sich ganz vorwiegend auf der Unterseite (Druckseite) mehr oder weniger horizontaler Zweige, die im Wachstum meist zugleich die geförderte ist (Hyponastie). Gothan nennt dieses größtenteils aus gestreiften Tracheiden sich aufbauende Holz, das durch rötliche Färbung ausgezeichnet ist und deshalb schon lange als Rotholz bezeichnet wurde, „verkerntes Holz“, weil es in seinen Eigenschaften mit dem bekannten Kernholz übereinstimmen soll. Eine genaue Untersuchung lehrt, daß häufig auch auf der Zweigoberseite vereinzelte schmale Zonen gestreifter Tracheiden auftreten, die makroskopisch ebenfalls an der rötlichen Färbung kenntlich sind. Es zeigt sich dann, daß innerhalb dieser Rotholzpartien dem Frühholz und oft auch den letzten Herbstzellen die Streifung fehlt, daß sie dagegen im allgemeinen am schönsten in der Mittelschicht des Jahrringes ausgebildet ist. Letzteren Umstand betont Gothan ganz besonders und verwendet ihn zur Begründung seiner Spaltheorie, wie ich kurz seine Theorie über das Wesen der Streifung bezeichnen will. Seine Behauptung aber, daß die Streifung den dickwandigsten Tracheiden fehlt, kann ich

nicht bestätigen. Oft erweisen sich gerade die dickwandigsten Zellen gestreift, während die Streifung dünnwandigeren abgeht.

Von größerer Bedeutung ist die Frage nach dem ersten Auftreten der Streifung. Zur Beantwortung eignet sich am besten die Betrachtung von Längsschnitten (ob radial, ob tangential, ist vollkommen gleichgültig), da auf Querschnitten die Streifung mit bedeutend geringerer Sicherheit sich nachweisen läßt. In vielen Fällen vermochte ich die Streifung mit aller Bestimmtheit in der dritten Tracheidenreihe (vom Cambium an gezählt) zu erkennen, in einem Fall, nämlich an einem achtjährigen Zweig von *Pinus silvestris*, schon in der zweiten Reihe. Es mag gleich hier betont werden, daß mit wenigen Ausnahmen die Hoftüpfel mit „Tüpfelrissen“ (Gothans Bezeichnung), auf die ich später ausführlich zu sprechen komme, und die Streifung in denselben Zellen sich finden. — In einem vierjährigen Zweig von *Pinus silvestris* schlossen sich an das Cambium 18—20 ungestreifte Tracheiden mit runden Hoftüpfelporen an, auf die eine gestreifte und mit „Tüpfelrissen“ versehene Zone folgte.

Auch an *Picea excelsa* konnte ich einmal die Streifung in der vorletzten Tracheidenreihe nachweisen. Auch hier treten, wie bei *Pinus*, nicht selten zwischen deutlich gestreiften und mit „Tüpfelrissen“ versehenen Tracheiden schmale Zonen mit schwacher oder fehlender Streifung und mit rundporigen Hoftüpfeln auf. *Pseudotsuga taxifolia*, die nebst der Streifung die später zu behandelnde „Spiralverdickung“ aufweist, zeigte ebenso in einem Fall von der jüngsten Tracheidenreihe an Streifung; die an das Cambium sich anlehnende Zellreihe besaß Ringverdickung. Die Zweigoberseite, die durch helle Färbung von der rötlichen Unterseite scharf unterschieden ist, enthält außer dünnwandigen weithumigen Frühzellen mit rundporigen Hoftüpfeln nur Tracheiden mit Ring-, Schrauben- und Netzleisten, also mit „Spiralverdickung“. Ausnahmen hiervon können vorkommen. Auf der Unterseite dagegen herrschen bei weitem die gestreiften Tracheiden vor, nur schmale Streifen der letzten Herbstzellen besitzen Verdickungsleisten. Die Membranen der gestreiften und der mit Verdickungsleisten ausgestatteten Tracheiden sind in Bezug auf Dicke von einander nicht verschieden.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Frage nach dem zeitlichen ersten Erscheinen der Streifung; denn es ließe sich ja denken, daß an älteren Zweigen durch Prozesse, die mit der Verkernung zusammenhängen, auch schon das jüngste Holz Veränderungen erleidet. Solchen teils mechanischen, teils chemischen Einwirkungen schreibt gerade Gothan die Entstehung der Streifung zu, die nach ihm nichts anderes als eine Spaltenbildung ist. Er hebt darum auch wiederholt hervor, daß Streifung und „Tüpfelrisse“ dem Splint abgehen und nur im trockenen Kern sich finden, was nach obigen Beispielen unrichtig ist. Daß diese Behauptung nicht ganz zutrifft, konnte übrigens auch Gothan nicht verborgen bleiben. Er gibt an, daß *Taxodium* „meist ein außerordentlich starkes Kernholz besitzt und die Streifung hier auch im „Splint“ öfters ziemlich stark

zu Tage tritt“. Ein ähnliches Beispiel führt er von einem *Pseudotsuga*-Zweig an. Späterhin bekennt er, daß es zunächst noch unklar bleibe, weshalb z. B. bei Ästen die untere Seite oft fast bis zum Cambium verkernt.

Die folgenden Tatsachen werden erweisen, daß von einem kausalen Zusammenhang zwischen Verkernung und Streifung im Sinne Gothans nicht die Rede sein kann. Ich will an dieser Stelle hervorheben, daß meine sämtlichen Beobachtungen an frischem Material gemacht worden sind. Ich habe mir das Holz selber in der Umgebung Berlins, sowie im neuen und alten botanischen Garten geholt und jeweilen die Zweige während der Dauer der Untersuchung in Wassergefäßen gehalten.

An *Pseudotsuga taxifolia* stellte ich fest, daß in den jüngsten Trieben deutlich gestreifte Tracheiden vorkommen und zwar, wie auch in älterem Holz öfter beobachtet, fand sich die Streifung sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Markes. In einem Fall schlossen sich auf der Zweigunterseite an das Cambium zunächst acht Reihen „spiralverdickter“ Zellen an, auf welche gestreifte Zellen folgten. Dies hängt damit zusammen, daß bei *Pseudotsuga*, wie bei anderen Koniferen, gegen das Ende der Vegetationsperiode Tracheiden mit Verdickungsleisten angelegt werden. — Die Oberseite enthielt nur wenige schwach gestreifte Tracheiden. Später fand ich auch bei *Thuja occidentalis*, *Th. orientalis*, *Juniperus virginiana*, *Chamaecyparis Lawsoniana* in den jüngsten, also einjährigen Trieben das Herbstholz der Unterseite zum Teil gestreift. Vermutlich gilt das gleiche auch für andere Koniferen mit Streifung; ich habe die übrigen mir zur Verfügung gestellten Arten daraufhin nicht untersucht.

Streifung und Spaltenbildung.

Nachdem wir über das Vorkommen der Streifung uns orientiert haben, müssen wir diese Erscheinung selbst ins Auge fassen. Ein Längsschnitt durch Rotholz, etwa von *Pinus silvestris*, trifft unfehlbar eine ganze Menge von gestreiften Tracheiden vom Aussehen der Figur 1. Wir sehen schmale helle und dunkle Streifen mit einander abwechseln, die in den verschiedenen Zellen ungleiche Neigung haben können. Immer aber sind sie in linksschiefen Schraubenlinien angeordnet. Wo daher ein Stück der Zellwand weggeschnitten ist, so daß man auf die Innenfläche der unteren Membranhälfte blickt, sieht man die Streifen rechtsschief ansteigen. [Die Skizze in Gothan, S. 79, ist nach der Beschreibung unrichtig.] Der Winkel, den die Streifen mit der Längsachse der Tracheiden bilden, ist für eine bestimmte Zelle konstant, für die verschiedenen Zellen innerhalb ziemlich weiter Grenzen variabel. Die von mir vorgenommenen Messungen an *Pinus silvestris* haben im Durchschnitt rund 41° ergeben. Der kleinste gemessene Winkel betrug 37° , der größte 48° . Selbstverständlich können ausnahmsweise noch kleinere, resp. größere Winkel vorkommen. Die folgenden

Beispiele zeigen, daß die Neigung der Streifen innerhalb der verschiedenen Spezies erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Die mitgeteilten Ziffern beziehen sich auf die Winkel, welche die Streifen mit der Längsachse der Tracheiden bilden. Die erste Ziffer gibt jeweilen den aus ca. zehn Messungen erhaltenen Durchschnitt der Neigungswinkel an, die zweite den kleinsten gemessenen Winkel. Die Genauigkeit der Angaben für die durchschnittliche Neigung steigert sich natürlich mit der Zahl der gemachten Messungen. Für unsern Zweck genügt es, damit zu beweisen, daß die Neigung der Streifen sehr verschieden sein kann.

<i>Juniperus virginiana</i>	30°; 26°
<i>Thuja orientalis</i>	40°; 34°
<i>Chamaecyparis Lawsoniana</i>	24°; 21°
<i>Taxodium distichum</i>	34°; 25°.

Die steilsten Streifen und Hoftüpfelporen habe ich bei *Larix europaea* gefunden. In einem Fall betrug der Neigungswinkel eines stäbchenförmigen Porus in einer ungestreiften Zelle 16°, die Neigung der Streifen einer anderen Zelle 17°. Die Angabe Gothans, die offenbar nur auf Schätzung beruht, daß der Winkel der Streifen mit der Längswand ca. 25° betrage, hat demnach keine allgemeine Gültigkeit. Jedenfalls steht sie unter dem Mittelwert.

Die Winkel der Streifen und Hoftüpfelporen sind zugleich ein Maß für die Neigung der Micellarreihen, denn eine Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop lehrt, daß Streifen und Pori immer parallel mit den Micellarreihen verlaufen, was für die Verdickungsleisten, wie wir später sehen werden, in der Mehrzahl der Fälle nicht gilt. — Die hellen Streifen sind meist breiter als die dunklen.

Näheren Aufschluß über die Natur der Streifung erhält man durch dünne Querschnitte, und zwar liefern aus geometrischen Gründen senkrecht zur Streifung geführte Schnitte die besten Bilder. Einen günstigen horizontalen Querschnitt durch eine gestreifte Tracheide von *Pinus* stellt Fig. 2 dar. Die Streifen sind radial gestellt und reichen, wenigstens in den Ecken, nicht bis zur Mittellamelle heran. Die abwechselnd hellen und dunklen Lamellen scheinen die beiden inneren Verdickungsschichten der Membran zu durchsetzen und jede dieser Schichten scheint für sich gestreift zu sein, doch so, daß ihre Streifen gleichsinnig verlaufen. Ich muß aber hervorheben, daß ein zweites derartiges Bild sich nicht mehr fand. Alle übrigen Querschnitte, besonders gut die senkrecht zur Streifung hergestellten, zeigten deutlich nur eine innerste Zone gestreift. Die Streifen gehen nie bis zur Mittellamelle, sondern meist nur wenig über die Mitte der Membran hinaus, zuweilen kaum bis an die Mitte heran (Fig. 3a, b). Die hellen Lamellen ragen mit glänzend weißen Köpfen etwas ins Zelllumen hinein. Die vorgewölbten Endabschnitte machen den Eindruck von Knötchen. Die starke Lichtbrechung derselben ist ein Beweis für die größere Dichte. Die dunklen Streifen ziehen sich von den Buchten aus bis in gewisse Tiefe der Membran hinein und setzen dort in scharfer Linie ab. Sie sind überall gleich breit und unterscheiden sich darin deutlich von den Spalten, wenn solche vorhanden sind

(Fig. 3b). Der Wechsel von hellen und dunklen Lamellen auf dem Querschnitt beruht auf deren ungleichem Wassergehalt, und zwar sind die hellen dichteren Partien wasserarm, die dunklen Streifen wasserreich. Es ist aber nicht allein dieser Unterschied im Wassergehalt, der die Streifungserscheinung hervorruft, was schon aus dem Vergleich des Querschnittbildes mit der Ansicht eines Längsschnittes folgt. Auf dem Querschnitt ist es einzig der Wechsel im Wassergehalt der aufeinanderfolgenden Lamellen, der die Streifung hervorbringt. Darum steht sie an Deutlichkeit sehr bedeutend hinter der Flächenstreifung zurück, die, wie wir darlegen werden, hauptsächlich von der Membranskulptur bedingt ist. An gewöhnlichen Querschnitten senkrecht zur Längsachse der Tracheiden ist auch an günstigen Präparaten die Streifung sehr undeutlich erkennbar. Ein schärferes Bild bieten Schnitte, die annähernd rechtwinklig zum Verlauf der Streifen hergestellt sind. Vergleicht man solche Bilder mit Flächenansichten gestreifter Membranen, so stellt sich trotzdem ein bedeutender Unterschied in der Schärfe der Zeichnung zu Ungunsten der Querschnittsbilder heraus. Somit spielt der Wechsel im Wassergehalt der aufeinanderfolgenden Lamellen oder die innere Differenzierung der Membran bei der Erzeugung der meist sehr scharf ausgeprägten Streifungsbilder auf den Membranflächen nur eine untergeordnete Rolle. Der Hauptanteil am Zustandekommen der Streifung fällt den durch das Vorspringen der dichten Lamellen ins Zelllumen hinein erzeugten Rillen zu. Man begreift deshalb, daß das, was die Streifung scharf von der „Spiralverdickung“ unterscheidet, nämlich die innere Differenzierung der Membran, so oft übersehen worden ist. Nägeli allein hat diese als die einzige Ursache der Streifung betrachtet. Fast alle übrigen Forscher stellen sich in Gegensatz zu ihm und sehen in der Streifung nichts weiter als eine Membranverdickung, oder, was denselben optischen Effekt hervorruft, als eine Rißbildung, wie Gothan. Nur wenige nehmen eine Mittelstellung ein, vor allem Correns, dessen auf gründlichen Untersuchungen basierende Anschauung ich im wesentlichen teile. Nach Correns beruht die Streifung außer im Wechsel des Wassergehaltes der Lamellen in der Wellung des Innenhäutchens. Da nach ihm aber die innere Differenzierung am Zustandekommen der als „Streifung“ bekannten Erscheinung, wie sie uns an Flächenansichten der Membran entgegentritt, nicht beteiligt ist, letztere vielmehr ausschließlich in einer feinen spiraligen Verdickung beruht, möchte er den Namen Streifung für die innere Differenzierung reservieren und von der an Längsschnitten einzig sichtbaren „Spiralverdickung“ trennen. Seine Ansicht deckt sich in diesem Punkt also vollständig mit derjenigen Dippels. Ich möchte dagegen an der bisherigen Nomenklatur aus folgenden Gründen festhalten. Die Streifung unterscheidet sich nicht nur äußerlich sehr leicht von der „Spiralverdickung“, sondern die beiden Erscheinungen müssen auch ihrem Wesen nach auseinandergehalten werden. Die die Streifung wesentlich bedingende Rillung der Membran ist nicht zufällig stets mit der inneren Differenzierung verbunden, sondern von ihr abhängig. Es sind immer nur die

dichteren Lamellen, die ins Lumen vorspringen und zwischen sich die feinen Kanäle bilden. Nach meinen Beobachtungen ist ein besonderes kontinuierliches Häutchen nicht vorhanden, denn auf Querschnitten sieht man, daß die dunklen Streifen unmittelbar bis ans Zelllumen heranreichen, und es ist nirgends eine trennende Schicht zwischen ihnen und dem Lumen zu beobachten, die durch Fältelung die Streifung hervorbrächte. Wäre dies der Fall, so müßte es möglich sein, durch Einlegen von Längsschnitten in ein Medium von gleichem Brechungsexponenten die Streifung zum Verschwinden zu bringen, weil die ohnehin schwache Wirkung der inneren Differenzierung kaum durch das Innenhäutchen hindurch zur Geltung kommen könnte, was übrigens Correns auch annimmt. Nun geben zwar alle, die mit stark lichtbrechenden Medien operiert haben, an, daß es ihnen gelungen sei, die Streifung ganz oder fast ganz zum Verschwinden zu bringen, was Dippel bewogen hat, anzunehmen, sie beruhe auf der Anlage von Verdickungsleisten und unterscheide sich von der Spiralverdickung der Gefäße nur durch die starke Zusammendrängung der Leisten. Bei meinen Versuchen mit Nelkenöl ist es mir aber nie gelungen, die Streifung aufzuheben, auch dann nicht, wenn ich die Schnitte vor dem Zusatz von Öl einige Zeit in absoluten Alkohol gelegt hatte, um möglichst alles Wasser auszuziehen. Immer blieben noch Spuren der Streifung erhalten. Es ist anzunehmen, daß das Wasser in den weicheren Lamellen durch molekulare Kräfte so stark festgehalten wird, daß es ihnen nicht vollständig entzogen werden kann. Es kann dagegen eingewendet werden, daß ein unvollkommenes Verschwinden der Streifung möglicherweise darin seinen Grund hat, daß der Brechungsexponent des verwendeten Öles nicht ganz mit dem der Zellulose übereinstimmt.¹⁾ Die Berechtigung dieses Einwandes ist zuzugeben. Aber auch ein Unsichtbarwerden der Streifung scheint mir nichts zu beweisen. Wenn man bedenkt, daß sie an und für sich oft undeutlich ist und daß dieser Gesamtwirkung gegenüber der eine der beteiligten Faktoren, nämlich die innere Differenzierung, sehr stark zurücktritt, so ist leicht einzusehen, daß bei Eliminierung des Hauptfaktors die Erscheinung derart abgeschwächt wird, daß sie für uns verschwindet. Es darf daher dieser Untersuchungsmethode nicht allzu großer Wert beigelegt werden. Sie beweist nur, daß irgend eine Skulptur der Membran vorhanden und daß ihr die Hauptwirkung beim Hervorbringen der Streifung zuzuschreiben ist. Auf welche Weise die Vertiefungen der Membran zustande kommen, ob durch schraubige Verdickung oder durch Spalten, darüber gibt diese Methode keinen Aufschluß. Um festzustellen, ob tatsächlich Spalten vorkommen und welche Bedeutung sie, wenn vorhanden, für die Streifung haben, gibt es nur ein Mittel, die Herstellung von Profilansichten der Membran. Aus Flächenansichten lassen sich keine sicheren Schlüsse ziehen, da auf solchen das optische Bild einer engen Spalte von dem einer wasserreichen Lamelle nicht verschieden ist.

¹⁾ Ich ließ nachträglich im physik. Institut der Universität Bern den Brechungsexponenten des Nelkenöls bestimmen. Er ist für die Natriumlinie 1,5351.

Es ist das Verdienst Gothans, auf die Spaltenbildung aufmerksam gemacht zu haben. Er hat aber aus der Tatsache, daß in den gestreiften Tracheiden Spalten entstehen können und oft vorhanden sind, durch Deutung verschiedener anderer Erscheinungen den Beweis erbringen wollen, daß Streifung und Spaltenbildung identisch sind. Dieser Versuch muß als mißlungen bezeichnet werden. Die abgebildeten Querschnitte durch gestreifte Tracheiden (Fig. 2 und 3a) zeigen unzweifelhaft, daß hier keine Spalten vorhanden sind. Stellten die dunklen Linien Spalten dar, so müßten sie ganz anders beschaffen sein, sie würden ungleiche Breite haben, nämlich nach außen sich verengern und nach dem Lumen auseinanderklaffen. Ferner müßten sie, wenn man nicht durch innere Differenzierung vorgebildete Stellen für die Rißbildung annehmen will, in ungleiche Tiefe der Membran reichen, die größeren offenbar tiefer als die engen. Denn die Molekularstruktur allein vermag eine Rißbildung nicht zu erklären, sonst müßten alle mechanischen Elemente Spalten besitzen, weil ohne Ausnahme in ihnen die Micelle in linksschiefen Schraubenlinien angeordnet sind. — Es treten allerdings in den gestreiften Zellen des lebenden Holzes Spalten auf, was natürlich ein Kontraktionsbestreben der betreffenden Membranschicht voraussetzt; aber die Ursache und die physiologische Bedeutung dieser Veränderungen sind gänzlich unbekannt. Sich in Vermutungen darüber zu ergehen, ohne bestimmte Anhaltspunkte zu haben, ist wertlos. Ich halte mich deshalb bloß an die Tatsachen.

Die Spalten bilden sich nur in den gestreiften Tracheiden und zwar ausschließlich in den wasserreicheren Lamellen. Wenn wir auch nicht wissen, was für Kräften sie ihren Ursprung verdanken, so bietet doch diese Tatsache nichts Auffallendes; denn Risse müssen an Stellen geringsten Widerstandes entstehen, und als solche können nur die wasserreichen Lamellen in Betracht kommen, deren Micelle infolge der dickeren Wasserhüllen gegenüber denjenigen der dichten Lamellen einen lockeren Verband darstellen. Über das erste Auftreten der Spalten läßt sich nichts Bestimmtes sagen, weil sie nur an günstigen Stellen des Präparates zu sehen sind. Ich habe sie hauptsächlich an Radialschnitten untersucht und konnte sie öfter an Stellen beobachten, wo der Schnitt nur eine halbe Zelle dünn war, so daß die Membran sich im Profil darstellte. Nicht selten habe ich Stadien gefunden, wo einzelne dichte Lamellen gerade im Begriff waren, sich zu trennen (Fig. 4). In anderen Fällen hatte sich die Trennung zwischen sämtlichen dichten Lamellen vollzogen. Dieses Schicksal erleiden mit der Zeit wohl alle Tracheiden. Besonderes Interesse beanspruchen jene Fälle, in denen wir wahrscheinlich eine Andeutung über den äußeren Vorgang der Rißbildung vor uns haben (Fig. 5). Danach scheint es, als ob die weicheren Lamellen nicht an ihrer Oberfläche aufreißen, sondern daß die Spaltenbildung vom Innern der Membran ausgehe. Freilich stellen andere Beobachtungen (Fig. 6) dies in Frage. An letzterer Abbildung sind vor und zu Beginn der Spaltenbildung die wasserreichen Lamellen als dunkle Linie noch zu erkennen. Sind die

Spalten fertig, so ist von den weichen Lamellen keine Spur mehr zu sehen.¹⁾

Ein auffallender Unterschied besteht gewöhnlich zwischen macerierten und im Verbande befindlichen Zellen. In ersteren treten die Spalten, wenn sie nicht vor der Maceration schon gebildet waren, in größeren unregelmäßigen Abständen auf (Fig. 7 und 8), was an letzteren nur selten beobachtet wird. Wahrscheinlich sind die Spalten durch die Maceration entstanden, und die unregelmäßige Verteilung ist als eine Folge der Loslösung der Membran aus dem festen Verbande mit der Mittellamelle anzusehen, wodurch die Spannungen durch Bildung einer relativ geringen Anzahl von Rissen ausgeglichen wurden. Bei den im festen Zellverbande stehenden Tracheiden dagegen können die zwischen sämtlichen dichten und weichen Lamellen bestehenden Spannungen durch lokale Risse nicht ausgeglichen werden; die Spaltenbildung gelangt erst nach der Zerreißung aller weichen Lamellen zum Abschluß. Es verdient noch darauf aufmerksam gemacht zu werden, daß die Spalten nach dem Lumen zu sich erweitern (Fig. 4), was mit der Annahme eines größeren Wasserreichtums der innersten Partien der weichen Schichten zu erklären sein wird. Die Spalten durchsetzen ohne Ausnahme nur die wasserreichen Lamellen, reichen also innerhalb einer und derselben Zelle in gleiche Tiefe der Membran und daher niemals bis zur Mittellamelle. — Ich habe an verschiedenen Hölzern, z. B. an *Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Thuja* Spalten in noch jungen Zweigen gefunden.

- Die Quellungserscheinungen beanspruchen kein großes Interesse, weshalb sie nur kurz erwähnt werden sollen. Durch Zusatz von schwach verdünnter Schwefelsäure wird die Streifung allmählich undeutlicher. Dann findet stellenweise eine Verbiegung und ein Auseinanderreißen der dichten Lamellen statt (Fig. 9). In konzentrierter Schwefelsäure quellen die Lamellen so stark auf, daß die Streifung sehr undeutlich wird, stellenweise überhaupt nicht mehr zu erkennen ist.

Es brauchte eigentlich nach dem Vorausgegangenen nicht betont zu werden, daß Spalten da, wo sie nicht durch die Streifung gleichsam vorgebildet sind, künstlich erzeugt werden können. Weil aber Gothan behauptet, die Streifung, die nach ihm ja gleichbedeutend ist mit Ribbildung, künstlich hervorgebracht zu haben, so muß mit einigen Worten darauf eingegangen werden. Gothan kochte ein Holzstückchen aus dem Splint der *Sequoia gigantea* in verdünnter Kalilauge, ließ es austrocknen und klopfte es sodann mit einem kleinen Hammer. „Davon entnommene Schnitte zeigten die Streifung in einer der natürlichen kaum nachgebenden Schönheit.“ Einen ähnlichen Erfolg will auch Mohl gehabt haben. Für mich unterliegt es keinem Zweifel, daß die Streifung schon vorhanden war. Ich habe an vielen Beispielen gezeigt, daß die Streifung dem Splint durchaus nicht abgeht. Wenn daher die Unter-

¹⁾ Die Spalten und die wasserreichen, als dunkle Querstriche gezeichneten Lamellen sollten bedeutend regelmäßiger gehalten sein (vgl. für die Spalten Fig. 4).

suchung des Splintstückes nach dem Experiment Streifung zutage förderte, so darf man nicht schließen, sie sei künstlich hervorgerufen worden. Diese Annahme Gothans erklärt sich aus seiner irrümlichen Meinung, der Splint besitze keine Streifung. Ich habe den gleichen Versuch mit einigen Holzstückchen von der Zweigoberseite von *Pinus silvestris* gemacht, nachdem ich sie zuvor einer gründlichen Untersuchung unterzogen, die das Vorhandensein einer schmalen Zone mit gestreiften Zellen herausgestellt hatte. Die nach dem Experiment vorgenommene Untersuchung stellte nicht die geringste Veränderung fest, wenn man von einer leichten Bräunung des Holzes absieht.

Zum Schluß dieses Abschnittes gebe ich eine Zusammenstellung der Koniferenarten, die mir zugänglich waren und bei denen ich Streifung fand. Es sind außer den früher genannten noch *Pinus Laricio*, *Larix americana*, *Cedrus Libani*. Über *Taxodium distichum*, von Gothan als besonders günstiges Objekt bezeichnet, möchte ich noch einiges nachtragen. Ich untersuchte einen zirka 16jährigen Zweig. Im Vergleich zu anderen Arten war hier die Streifung oft ganz schwach erkennbar. Auffallend war ferner die sehr geringe Breite insbesondere der äußeren Jahrringe, die nebst dem Frühholz nur wenige Lagen von Herbstholz aufwiesen. Trotzdem war oft der ganze Jahrring gestreift.

Es ließe sich vielleicht hier am zweckmäßigsten die Behandlung der sog. „Tüpfelrisse“ anschließen, die Gothan als den Beginn der Streifung betrachtet und die eine der Hauptstützen seiner Spaltentheorie darstellen. Ich ziehe aber aus Gründen der Übersichtlichkeit vor, sie im Zusammenhang mit den Hoftüpfeln zu besprechen, die ich zum Gegenstand des folgenden Abschnittes machen will.

Die Hoftüpfel.

Der Saftverkehr im Holzkörper der Koniferen vollzieht sich bekanntlich fast ausschließlich durch Vermittlung der Hoftüpfel. Die sämtlichen wasserleitenden Elemente mit Einschluß der als „primäre Spiraltracheiden“ bezeichneten Primordialzellen besitzen Hoftüpfel, die in ihrem Bau mannigfache Abweichungen darbieten. Einzig in denjenigen Tracheiden, die mit Zellen des Holzparenchyms kommunizieren, werden die Hoftüpfel durch unbehöftete Tüpfel vertreten, ebenso teilweise in den Tracheiden, die die lebenden Markstrahlzellen kreuzen. (Beispiel: *Pinus*.) In anderen Fällen sind auch diese Tracheiden behöft, und es kommen so die einseitig behöfteten Tüpfel zustande, weil die Wände der parenchymatischen Markstrahlzellen stets des Hofes entbehren. Für die Lösung der Streifungsfrage kommen vor allem die Hoftüpfel mit den Gothanschen „Tüpfelrissen“ in Betracht, deren eigentümliches Aussehen auch den älteren Autoren aufgefallen ist. Die bei oberflächlicher Betrachtung spaltenförmig erscheinenden Poren werden von den Autoren bald als „geschwänzte Poren“, bald als „lang schwanzförmig ausgezogene innere Tüpfelkonturen“ bezeichnet. Über den

Bau dieser Hoftüpfel gibt die Literatur keine Auskunft. Die Anatomen haben sich darüber nicht Rechenschaft gegeben, sondern sich mit der Beschreibung der äußeren Erscheinung begnügt. Die Flächenansichten der betreffenden Hoftüpfel, die man in einigen anatomischen Werken findet (Beisp.: Dippel, Mikroskop II; Hartig) sind selten richtig gezeichnet. De Bary dagegen bildet sie in seiner „Vergleichenden Pflanzenanatomie“ richtig ab. Es fehlt in den ersterwähnten Abbildungen gewöhnlich der Porus, dessen Umrisse freilich manchmal erst bei starker Vergrößerung deutlich hervortreten, und man ist dann bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen versucht, entweder einen spaltenförmigen Porus oder einen nachträglich entstandenen „Tüpfelriß“ anzunehmen, wie dies Gothan tut. Bei einiger Überlegung ergibt sich aber das Unwahrscheinliche einer solchen Auffassung von selbst, ohne daß man nötig hätte, erst durch nochmalige genaue Beobachtung den Irrtum aufzudecken. Denn die „Tüpfelrisse“ gehen oft weit über den Hof hinaus; wären sie wirkliche Spalten, so müßten sie also nicht nur die Membran der zugehörigen Zelle, sondern auch die der anstoßenden durchsetzen. Das ist bei der Dicke dieser Zellwände undenkbar; woher sollten auch die zu ihrer Bildung erforderlichen Kräfte kommen! Man bedenke, daß die Tracheiden mit „Tüpfelrissen“ in den jüngsten Trieben, und in älteren Zweigen häufig unmittelbar neben dem Cambium vorkommen. Seiner Theorie zuliebe bestreitet dies Gothan zwar, indem er sagt, daß die „spaltenförmigen Erweiterungen“ der Tüpfelpori nur im getrockneten Splint auftreten, dem lebenden Splint dagegen ganz oder fast ganz fehlen. Man sieht daraus, wie eine vorgefaßte Meinung das Urteil trübt, denn tatsächlich besitzen die Tracheiden des lebenden wie des getrockneten Splintes, sowie auch die des Kernholzes meist zugleich mit den Streifen auch diese „spaltenförmigen Tüpfelpori“. Gothans Argumentation ist nun die folgende: Die auf den getrockneten Splint und auf das Kernholz im weiteren Sinne beschränkten „Tüpfelrisse“ sind weiter nichts als die Anfänge der Streifung. „Denn es ist klar, daß die Hoftüpfelpori, d. h. Löcher in der Zellmembran, einen bequemen Ausgangspunkt für eine Rißbildung in der Zellwand bilden und daß Risse immer zuerst hier entstehen werden. Man findet daher diese „Tüpfelrisse“ unter geeigneten Bedingungen für sich allein, die eigentliche Streifung jedoch, d. h. also: Risse in der Zellmembran zwischen den übereinander stehenden Hoftüpfeln, stets mit jenen vergesellschaftet, nie ohne sie.“ In dem beinahe ausnahmslosen Zusammenfallen von Streifung und „Tüpfelrissen“ (dies ist so zu verstehen, daß in gestreiften Zellen fast immer auch „Tüpfelrisse“ vorhanden sind, nicht umgekehrt) erblickt Gothan also eine Hauptstütze seiner Spaltentheorie. Wir werden aber gleich sehen, daß dieser Schluß auf einer falschen Voraussetzung basiert, nämlich auf der Auffassung der „Tüpfelrisse“ als wirkliche Spalten. Dem ist aber nicht so. Die „Tüpfelrisse“ sind Rinnen, die von den Hoftüpfelporen aus in Richtung der Micellarreihen verlaufen, welche die Tracheidenmembran kennzeichnen. In den gestreiften Zellen gehen sie immer über den

Hof hinaus, in anderen Fällen endigen sie innerhalb des Hofes. Es sind zwischen den Tüpfeln ohne Rinnen und denjenigen mit lang spaltenförmigen Rinnen, wie die gestreiften Tracheiden sie besitzen, alle Übergänge vorhanden. Aufschluß über den Bau der Hoftüpfel mit Porus-Rinne geben Schnitte parallel oder senkrecht zur Streifung (Fig. 10). Da die Rinnen zweier korrespondierender Hoftüpfel einander kreuzen, so durchschneidet ein parallel oder senkrecht zur Streifung geführter Schnitt, der den Porus trifft, die eine Rinne längs und geht an derjenigen des korrespondierenden Tüpfels vorbei, weil sie vom Porus unterbrochen wird. Wir sehen deshalb vom einen Tüpfel nur den Porus, vom anderen außer diesem das Längsprofil der Rinne. Die Rinne senkt sich beiderseitig in gleichmäßiger Neigung zum Porus hinunter. Ein vollständiges Bild der Rinne erhalten wir erst, wenn wir den Längsschnitt mit Querschnitten kombinieren (Fig. 10 a b und c). Solche sind bedeutend leichter zu bekommen; denn jeder Schnitt, der in nicht zu großer Entfernung neben dem Porus vorbeigeht, liefert ein Querprofil der Rinne. Statt einer weiteren Beschreibung mögen die Skizzen (Fig. 10 a, b und c) die Verhältnisse veranschaulichen. Die Flächenansicht stimmt mit den Befunden vollständig überein. Die vom Porus auslaufenden hellen Streifen, welche die Rinne darstellen, werden nach den Enden hin immer unschärfer, bis schließlich die Grenzlinien verschwimmen. Ich habe dies in der Fig. 10 durch Dünnerwerden der Kontur angedeutet. Die geschilderten Verhältnisse gelten für alle „spaltenförmigen Hoftüpfel“. Ich habe sie an *Pinus* und *Picea* genau untersucht. Bei letzterer Gattung ist es wegen der geringen Breite der Rinnen nicht leicht, gute Schnitte zu bekommen.

Es ist nun wichtig hervorzuheben, daß, entgegen Gothan, Hoftüpfel mit langausgezogenen Tüpfelrinnen auch in Zellen mit „Spiralverdickung“ vorkommen, die, wie auch Gothan betont, niemals Streifung aufweisen. Solche Tüpfel finden sich z. B. zahlreich auf der Unterseite von *Taxus*-zweigen. Merkwürdigerweise ist die Richtung der Verdickungsleisten im Gegensatz zur Streifung von der Molekularstruktur der Membran meist unabhängig. Die Tüpfelrinnen dagegen verlaufen ausnahmslos in Richtung der Micellarreihen, wie die Untersuchung im polarisierten Licht erweist. Die schraubigen Verdickungsleisten sind gewöhnlich weniger stark geneigt als die Tüpfelrinnen. Nur bei steilem Verlaufe stimmt ihre Richtung genau mit der Membranstruktur und also auch mit den Tüpfelrinnen überein (Fig. 11). Ich habe nie gefunden, daß die Leisten steiler ansteigen als letztere. — Die Tüpfelrinnen sind manchmal von außerordentlicher Feinheit, so daß der Porus erst bei Betrachtung mit Immersion sichtbar wird. Ihre Winkel mit der Längswand sind durchschnittlich sehr klein, der kleinste gemessene betrug 21° . Eine Besonderheit im Bau der Hoftüpfel besteht bei *Taxus* darin, daß die Verdickungsleisten sehr oft auch über die den Hofraum begrenzende Membranpartie sich hinwegziehen (Fig. 12 und 13), und es ist dann oft recht hübsch zu sehen, wie die Leisten unmittelbar neben den Tüpfelrinnen vorbeigehen und im erweiterten Porus eine entsprechende Krümmung seinem

Rande entlang beschreiben. Daß das Überschreiten der nach dem Zelllumen gekehrten Seite der Hofwand durch die Verdickungsleisten nicht nur scheinbar ist und hervorgerufen wird durch das bei Einstellung des Mikroskops auf die Mitte des Lumens gleich scharfe Erscheinen der gegenüberliegenden Membran mit den ihr angehörigen Leisten, ist schon auf Flächenschnitten bei sorgfältiger Verschiebung der Einstellung zu erkennen. Sicherem Aufschluß geben Tangentialschnitte (Fig. 13a und b).

Es soll noch eine dritte Form der Hoftüpfel kurz charakterisiert werden, nämlich diejenige, die für die „Spiraltracheiden“ von *Larix* typisch ist (Fig. 14). Der meist steil gestellte Porus ist mehr oder weniger lang stäbchenförmig und an den Enden gerundet. An Tracheiden, die einen Markstrahl kreuzen, reicht er nicht selten bis an den Rand des Hofes. Die Spalte erweitert sich gewöhnlich nach dem Hofraum ein wenig, wodurch die doppelte Begrenzungslinie zustande kommt. Die Wände an den Enden des Porus sind immer mehr oder weniger schief gestellt. Die Markstrahltüpfel sind einseitig behöft, weshalb der Hof von der Fläche unscharf erscheint.

Der Tüpfel der Markstrahlzelle (Fig. 14a und b) ist bald enger, bald ebenso weit wie der Hof in der Tracheidenmembran. Solche Hoftüpfel, wie sie als typisch für die „Spiraltracheiden“ von *Larix* beschrieben wurden, finden sich auch bei verschiedenen anderen Koniferen, z. B. bei *Taxus* und *Pseudotsuga*. Nicht selten laufen die stäbchenförmigen Poren, deren quere Grenzflächen schon immer etwas schief gestellt sind, in kurze Rinnen aus. Es sind also zwischen Hoftüpfeln ohne Rinnen und solchen mit langspaltenförmigen Rinnen alle Übergänge vorhanden.

Die Tatsache, daß die letzten Herbsttracheiden auch auf den Tangentialwänden Tüpfel besitzen, ist von verschiedenen Autoren, unter anderem von Strasburger und Gothan, erwähnt worden. Ich konnte dies besonders schön an *Larix europaea*, *Pseudotsuga taxifolia* und *Picea excelsa* beobachten.

Was die Verbreitung der Hoftüpfel mit Porusrinne betrifft, so habe ich schon erwähnt, daß sie fast ausnahmslos im Verein mit der Streifung auftreten. Immerhin habe ich wiederholt bei *Pinus silvestris* gestreifte Zellen mit kreis- oder länglichrundem Porus ohne Rinne gefunden, was deshalb Erwähnung verdient, weil es nebst den übrigen dafür beigebrachten Beweisen gegen die Gothansche Auffassung der Tüpfelrinnen als Risse spricht. Im übrigen geht aus den früheren Mitteilungen hervor, daß die gerinnten Hoftüpfel eine noch größere Verbreitung haben als die Streifen; denn sie finden sich nicht nur in den letzten Herbstzellen, denen gewöhnlich die Streifung fehlt, sondern in großer Zahl auch in „spiralverdickten“ Tracheiden, vor allem von *Taxus*.

Die Tatsache, daß vielfach die unmittelbar dem Cambium anliegenden Tracheiden sehr stark ausgeprägte Tüpfelrinnen besitzen, spricht dafür, daß letztere nicht sekundär entstehen, sondern ein Produkt des Plasmas darstellen, wie ich es auch für die Streifung

annahme. Es folgt dies unzweifelhaft aus dem Bau dieser Bildungen, für den keine andere Erklärung möglich ist.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß die gestreiften Tracheiden bedeutend weniger Tüpfel aufweisen als die ungestreiften Frühzellen. Ich will an dieser Stelle auch bemerken, daß ich mit Schwendener die von Russow herrührende und von vielen akzeptierte Auffassung des Hoftüpfeltorus als eines Klappenventils für ein Phantasiegebilde halte. Ich habe bei meinen Untersuchungen nicht ein einziges Mal den Torus an den Tüpfelkanal aspiriert gefunden.¹⁾

Die „Spiralverdickung“.

Sie ist von der Streifung scharf unterschieden durch das Fehlen einer inneren Differenzierung und wird einzig und allein bedingt durch die Anlage von Verdickungsleisten, die mit den Hervorragungen der dichteren Lamellen bei der Streifung nicht zu verwechseln sind. Die Leisten kommen durch lokale Verdickungen der innersten Membranschicht, des Innenhäutchens, zustande und haben durchaus nicht immer, wie die übliche Bezeichnung glauben macht, die Form von „Spiralen“ oder richtiger von Schrauben, sondern vielleicht ebenso häufig die Gestalt von Ringen oder die eines Netzes (Fig. 15 und 16). Nach Gothan unterscheidet sich die „Spiralverdickung“ von der Streifung „durch mehr horizontalen Verlauf der Verdickungsleisten, während die Tüpfelpori deutlich mehr vertikal gestellt sind. Bei der Streifung liegen die Längsachsen der schrägelliptischen Hoftüpfelpori in der Richtung der Streifen und verlaufen mit diesen stark vertikal; zudem sind die Pori in der Streifungsrichtung lang ausgezogen, bei den spiralverdickten Zellen nicht“. Wir haben gesehen, daß diese Definition in vielen Fällen nicht zutrifft, daß z. B. *Taxus baccata* genau gleich gebaute Tüpfelrinnen hat wie die gestreifte Zelle irgend einer Konifere und daß die Rinnen zudem häufig in der Richtung der Verdickungsleisten verlaufen.

Die „Spiralverdickung“ kommt in einigen Hölzern neben der Streifung vor, so bei *Larix*, *Pseudotsuga*, *Picea excelsa*; *Taxus baccata* kommt sie ausschließlich zu. Niemals aber treten Streifung und „Spiralverdickung“ in ein und derselben Zelle auf, die beiden Bildungen schließen einander aus. Als Beispiel für die Verteilung von Verdickung und Streifung innerhalb des Holzkörpers wähle ich ein ca. achtjähriges Zweigstück von *Pseudotsuga taxifolia*. Dasselbe besaß auf der hellen Oberseite nebst gewöhnlichen Frühzellen ausschließlich Tracheiden mit Ring-, Schrauben- und Netzverdickung. (Hoftüpfel dieser Zellen wie bei *Larix*.) Auf der rötlichen Unterseite dagegen herrschten bei weitem gestreifte Zellen vor, die nur im letzten Herbstholz durch „spiralverdickte“ Elemente ersetzt wurden. Zwischen das Cambium und die gestreiften Zellen schoben sich bloß ein bis zwei Reihen „spiralverdickter“ Tracheiden ein. Das

¹⁾ Daß der Torus an Wundflächen infolge des Austrocknens aspiriert wird, soll damit nicht bestritten werden.

Kernholz bestand nur aus solchen. Im vierjährigen Holz desselben Zweiges folgten auf das Cambium mehrere, im einjährigen Holz acht Reihen verdickter Zellen. Das Cambium des jugendlichen Holzes scheint demnach mehr „spiralverdickte“ Zellen anzulegen als in späteren Jahren. Entsprechend ist die Verteilung von gestreiften und verdickten Elementen bei *Larix* und *Picea excelsa*. Nicht selten, besonders auf der Unterseite, fehlen die „spiralverdickten“ Zellen dem letzten Herbstholz. Die Verdickungsleisten der drei genannten Hölzer sind von denen der Eibe ziemlich verschieden, wie ein Vergleich der Abbildungen Fig. 15 und 16 mit Fig. 11 und 12 zeigt. Die Leisten von *Taxus* sind außerordentlich schmal und dünn und haben vielfach steilen Verlauf (kleinster beobachteter Winkel 21°). Für die Erfüllung einer mechanischen Funktion können sie nicht in Betracht kommen, denn ihr Querschnitt ist im Vergleich zur Membrandicke verschwindend klein.

In Wasser untersuchte Querschnitte „spiralverdickter“ Zellen von *Larix* oder von *Taxus* geben leicht ein falsches Bild von der Gestalt der Zellen, die infolge von Verbiegungen und lokalen Loslösungen der Membran von der Mittellamelle oft tiefe Aussackungen des Lumens aufweisen. Man untersucht sie deshalb vorteilhaft in Öl, nachdem zuvor auch die Schnittfläche am Holz mit Öl getränkt worden ist. Das Bild ist dann vom vorigen wesentlich verschieden, Aussackungen und scharfe Ecken fehlen. Für anderweitige Untersuchungen eignet sich natürlich diese Methode nicht, da infolge des hohen Brechungsexponenten des Öles das Bild sehr getrübt wird.

Daß bei *Taxus* die Streifung vollkommen fehlt und die sämtlichen Elemente des Holzkörpers „Spiralverdickung“ besitzen, ist schon erwähnt worden. Ich will nur noch des merkwürdigen Umstandes gedenken, daß auf der Zweigoberseite die Schraubenwindungen durchschnittlich bedeutend weniger stark geneigt sind als auf der Unterseite, habe ich doch Winkel bis zu 80° gemessen. Die Hof-tüpfel haben meist runde oder stäbchenförmige Poren ohne die für die Unterseite charakteristischen spaltenförmigen Rinnen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Die Streifung der Tracheidenmembran ist eine, unter den Koniferen weit verbreitete Erscheinung. Sie tritt vorwiegend auf der Unterseite mehr oder weniger horizontaler Zweige, im sogen. Rotholz, auf. Innerhalb des Jahrringes ist sie auf das Herbstholz mit Ausnahme der letzten Zellen beschränkt.

2. Sie beruht auf einer inneren Differenzierung der Membran senkrecht zur Schichtung in abwechselnd dichtere (wasserarme) und weichere (wasserreiche) Lamellen, in Verbindung mit dem Vorspringen ersterer ins Lumen hinein, wodurch eine Rillung der Membran erzeugt wird, der der Hauptanteil am Zustandekommen der Streifungserscheinung zufällt. Die Streifen verlaufen stets links-schief in Richtung der Micellarreihen.

3. Die Spaltenbildung ist nicht identisch mit der Streifung, sondern eine von ihr abhängige Sekundärererscheinung. Die als Risse angesprochenen Tüpfelrinnen haben mit der Spaltenbildung nichts zu tun.

4. Im Gegensatz zur Streifung ist die „Spiralverdickung“ nicht eine innere Differenzierung, sondern eine lokale Verdickung der innersten Membranschicht in Schrauben-, Ring- und Netzform.

5. Streifung, „Spiralverdickung“ und Hoftüpfelrinnen sind ein Produkt des lebenden Plasmas. Ihre physiologische Bedeutung ist zurzeit unbekannt.

Anhang: Die primären „Spiraltracheiden“.

Da die Natur der das primäre Holz der Koniferen aufbauenden Elemente noch strittig ist, habe ich bei der Untersuchung der Streifung auch dieser Frage meine Aufmerksamkeit geschenkt. In der älteren Literatur sind diese Primordialelemente als Gefäße hingestellt, die neuere Literatur dagegen (vgl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie) spricht sie als Tracheiden an. Die im folgenden mitgeteilten Befunde beziehen sich ausschließlich auf *Pinus silvestris*; sehr wahrscheinlich hat aber das, was für *Pinus* nachgewiesen, nicht minder Geltung für alle übrigen Koniferen. Soweit ich an Schnitten durch das primäre Holz aus den für die Untersuchung der Streifungsfrage benutzten und oben genannten Objekten beobachtet habe, stimmt wenigstens das Aussehen (Verdickungsform, Hoftüpfel) ihrer Primordialzellen vollkommen mit denen von *Pinus silvestris* überein. Gelegentlich habe ich auch dort Stellen gefunden, wo zwei Primordialzellen zusammentrafen, ohne daß ihre Querwände resorbiert gewesen wären. Es darf deshalb wohl die für *Pinus* feststehende Tatsache, daß das primäre wie das sekundäre Holz nur aus Tracheiden besteht, wenn wir vom Parenchym absehen wollen, verallgemeinert, d. h. auf die anderen Koniferen ausgedehnt werden. Schon aus dem Umstande, daß dem sekundären Holz Gefäße fehlen, ließ sich vermuten, daß die Angaben der neueren Autoren, wonach auch dem primären Holz Gefäße abgehen, sich bestätigen werden.

Zur Beurteilung der Frage, ob die Elemente des primären Holzes Gefäße oder Tracheiden seien, ist deren Isolierung durch Maceration unerläßlich. Ich wandte dafür das Schulze'sche Verfahren an. Die Untersuchungen ergaben nun folgendes: Die stets prosenchymatisch zugespitzten Enden der primären „Spiraltracheiden“, für die ich die zutreffendere Bezeichnung Primordialtracheiden anwenden will, weil die Verdickungsleisten ebensowenig, wie bei den früher behandelten „Spiraltracheiden“ immer „Spiralen“ oder Schraubenlinien bilden, haben niemals resorbierte Querwände. Damit ist ihre Tracheidennatur bewiesen. Sie haben ferner Hoftüpfel mit runden Poren. Andere Formen von Poren, sowie Porus-Rinnen, habe ich nicht beobachtet. (Näheres über die Hoftüpfel später.)

Der Grad der Zuspitzung der Zellenden ist sehr verschieden; hin und wieder laufen sie in einen förmlichen Stachel aus. In

anderen Fällen ist eine deutliche Spitze nicht vorhanden, sondern das Ende mehr oder weniger stumpf. Zwischen diesen Extremen gibt es alle Übergänge. Im Gegensatz zu den gestreiften und „spiralverdickten“ Zellen des sekundären Holzes ist die Membran der Primordialtracheiden dünn. Die ebenfalls dünnen, schmalen Verdickungsleisten bilden Ringe, Schraubenwindungen oder ein Netzwerk. Die Leisten sind ziemlich eng aneinandergerückt und haben niemals steilen Verlauf. Die Membranteile, die den Hofraum der Tüpfel einschließen, sind oft bedeutend dicker als die übrige Membran und frei von Leisten, indem letztere am Rande des Hofes mit dessen verdickter Wand gleichsam verschmelzen (Fig. 17). Man kann aus allen diesen Gründen auch bei *Taxus baccata*, wo bekanntlich das sekundäre Holz aus „Spiraltracheiden“ besteht, die Grenze zwischen primärem und sekundärem Holz trotz einiger Ähnlichkeit ihrer Elemente leicht feststellen. — Die Länge der Primordialtracheiden schwankt zwischen weiten Grenzen. Im allgemeinen ist sie recht bedeutend, weit größer als die der übrigen Tracheiden. Die größte von mir gemessene Länge betrug ca. 4,4 mm, und es ist wohl möglich, daß 5, ja 6 mm lange Primordialtracheiden vorkommen, denn bei der schwierigen Isolierung dieser relativ zarten Zellen werden gerade die längsten leicht zerrissen oder deformiert.

Von 16 Messungen, worunter drei Zellen von 4 und mehr mm, war die durchschnittliche Länge 2,6 mm. Die kürzeste Primordialtracheide war 1,2 mm lang und besaß somit die Länge vieler sekundärer Tracheiden. Im Vergleich dazu ist die Breite sehr gering, ca. 17 μ , also bloß etwa $\frac{1}{150}$ der Länge.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die Hoftüpfel. Wie schon bemerkt, endigen die Leisten am Rande des Hofes; trotzdem scheint die über den Hof sich wölbende Membranpartie nicht immer frei von Skulpturen zu sein. Ich habe an macerierten Zellen ausnahmsweise um den Hof, einmal zugleich in geringer Entfernung vom Porus um diesen herum einen Ringwulst gesehen. Profilsansichten durchschnittener Hoftüpfel, die infolge der geringen Größe derselben nicht leicht zu bekommen sind, haben diese Beobachtung bestätigt. Das sind aber Ausnahmefälle, denen wohl keine größere Bedeutung zuzuschreiben ist. Nach meinen Beobachtungen läßt sich über die Verbreitung der Hoftüpfel innerhalb des primären Holzes folgendes sagen: Sie treten 1. auf denjenigen Wänden der Primordialtracheiden auf, die an die Membranen anderer Primordialtracheiden grenzen, 2. zwischen Primordialtracheiden und sekundären Tracheiden, 3. zwischen sekundären Tracheiden.

Da, wo Primordialtracheiden oder sekundäre Tracheiden an parenchymatische Zellen grenzen, wird der Saftverkehr von unbehöften Tüpfeln („Eiporen“) vermittelt, genau wie im sekundären Holz zwischen Tracheiden und lebenden Markstrahlzellen. Weil im primären Holz stets mit den Primordialzellen gleichlaufende parenchymatische Zellen zwischen erstere eingeschaltet sind, haben oft längere Strecken der Primordialtracheiden unbehöfte Tüpfel, ebenso die an das primäre Holz grenzenden sekundären Tracheiden, die mit Parenchym kommunizieren.

Literaturverzeichnis. ¹⁾

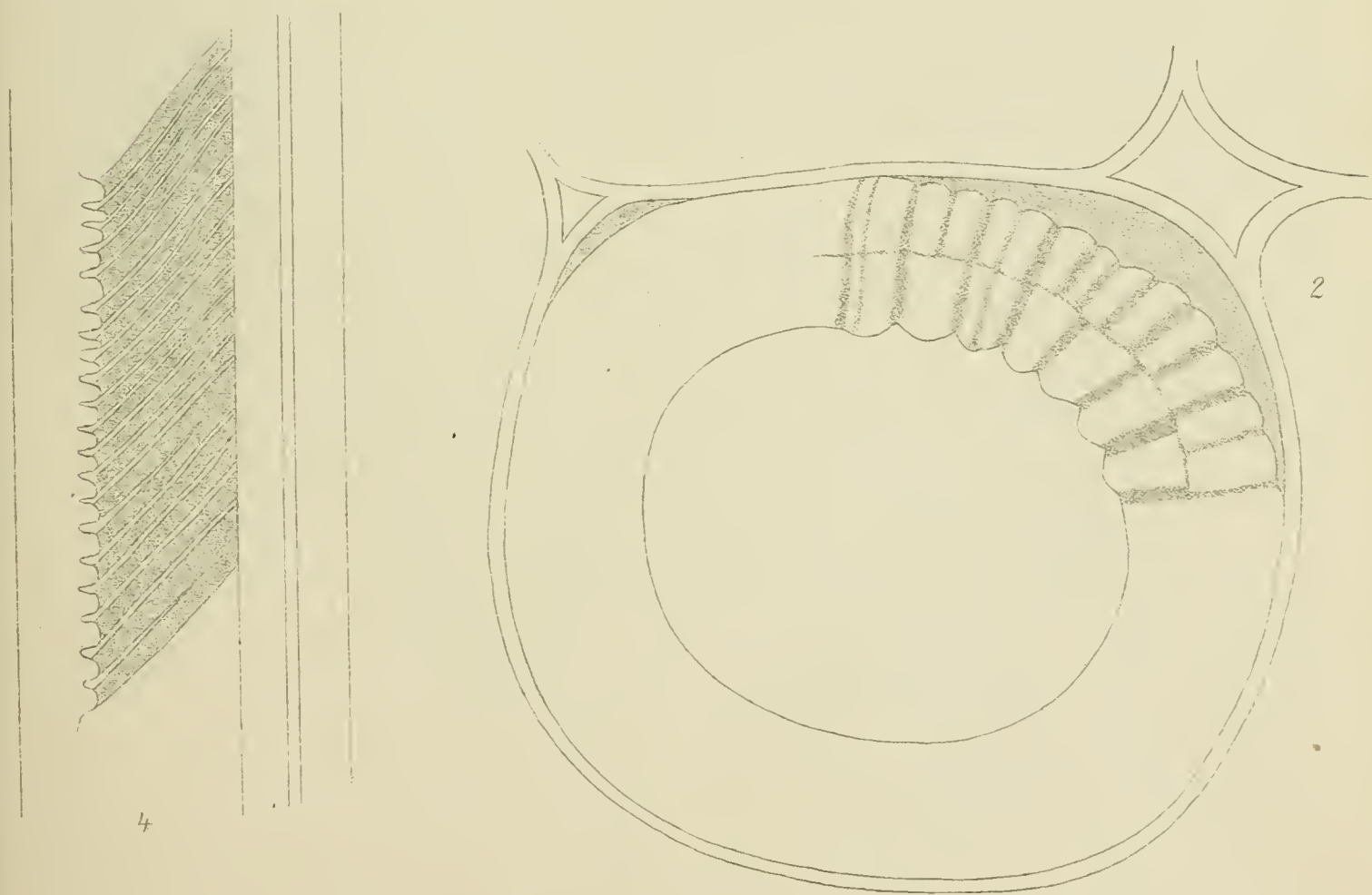
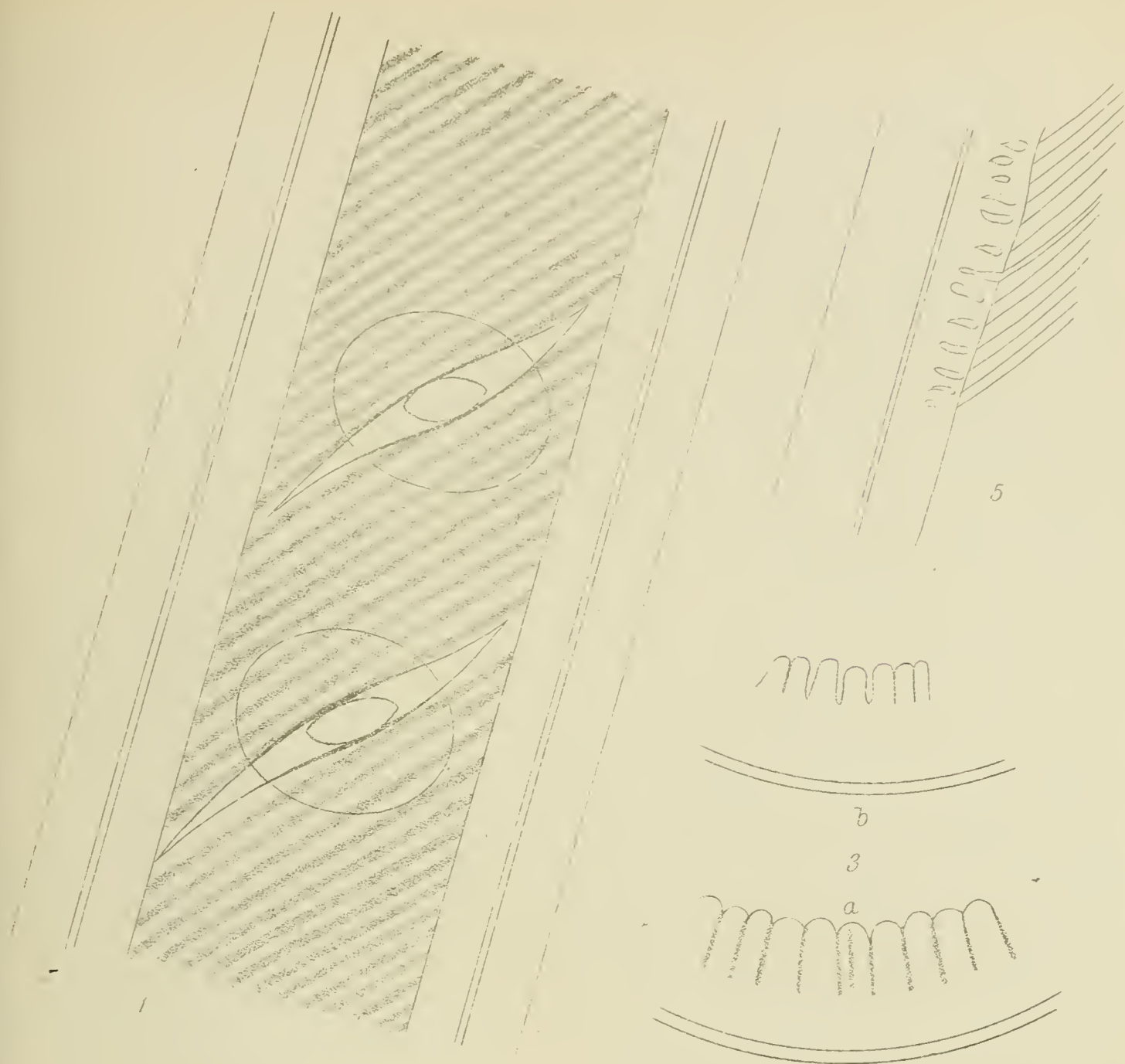
1. Correns, Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. (Pringsheim's Jahrbücher. 1892.)
2. Dippel, Mikroskop. II. 2. Auflage. 1898.
3. Gothan, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. (Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt. Heft 44 Berlin 1905. S. 67—87.)

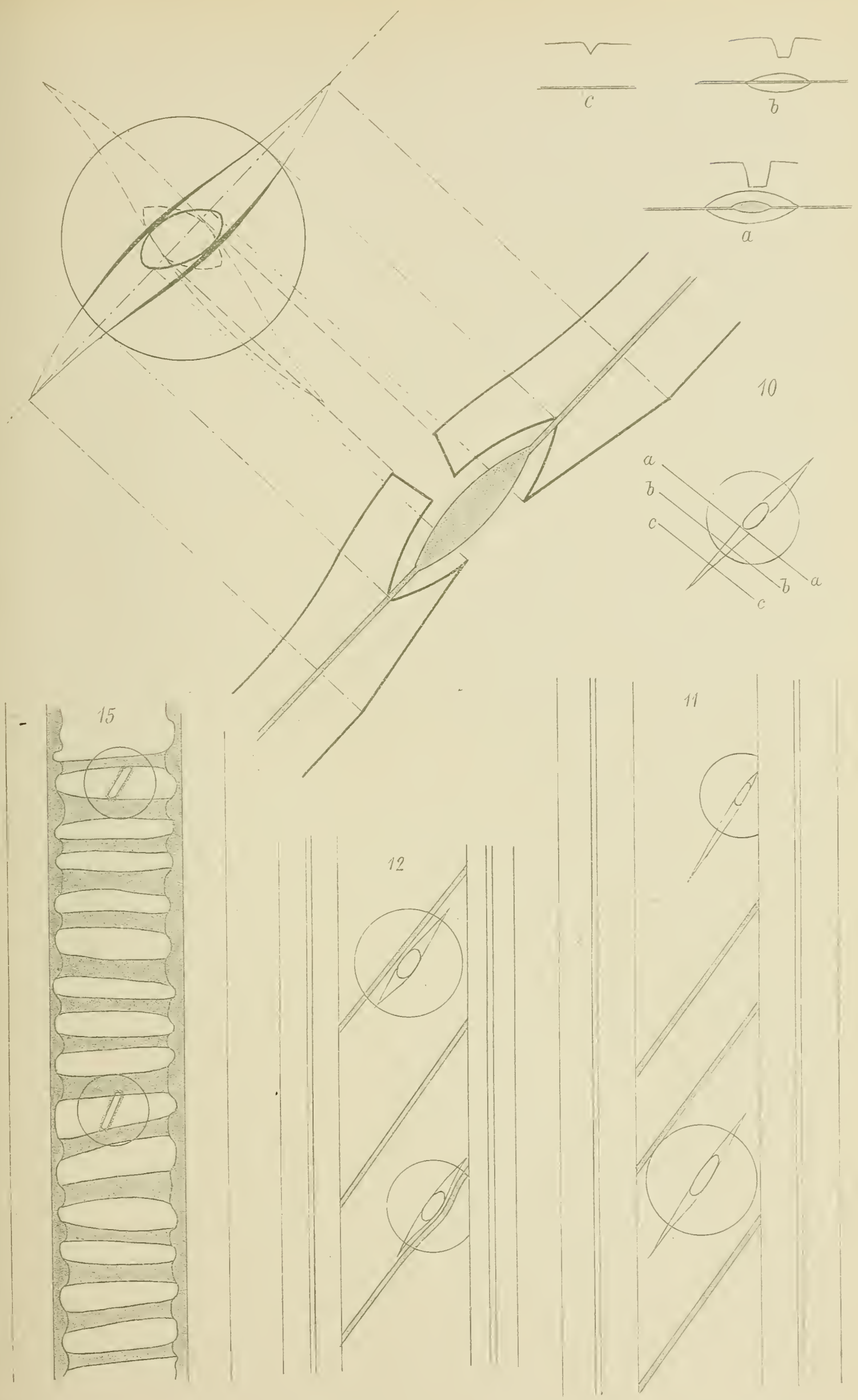
Erklärung der Abbildungen. ²⁾

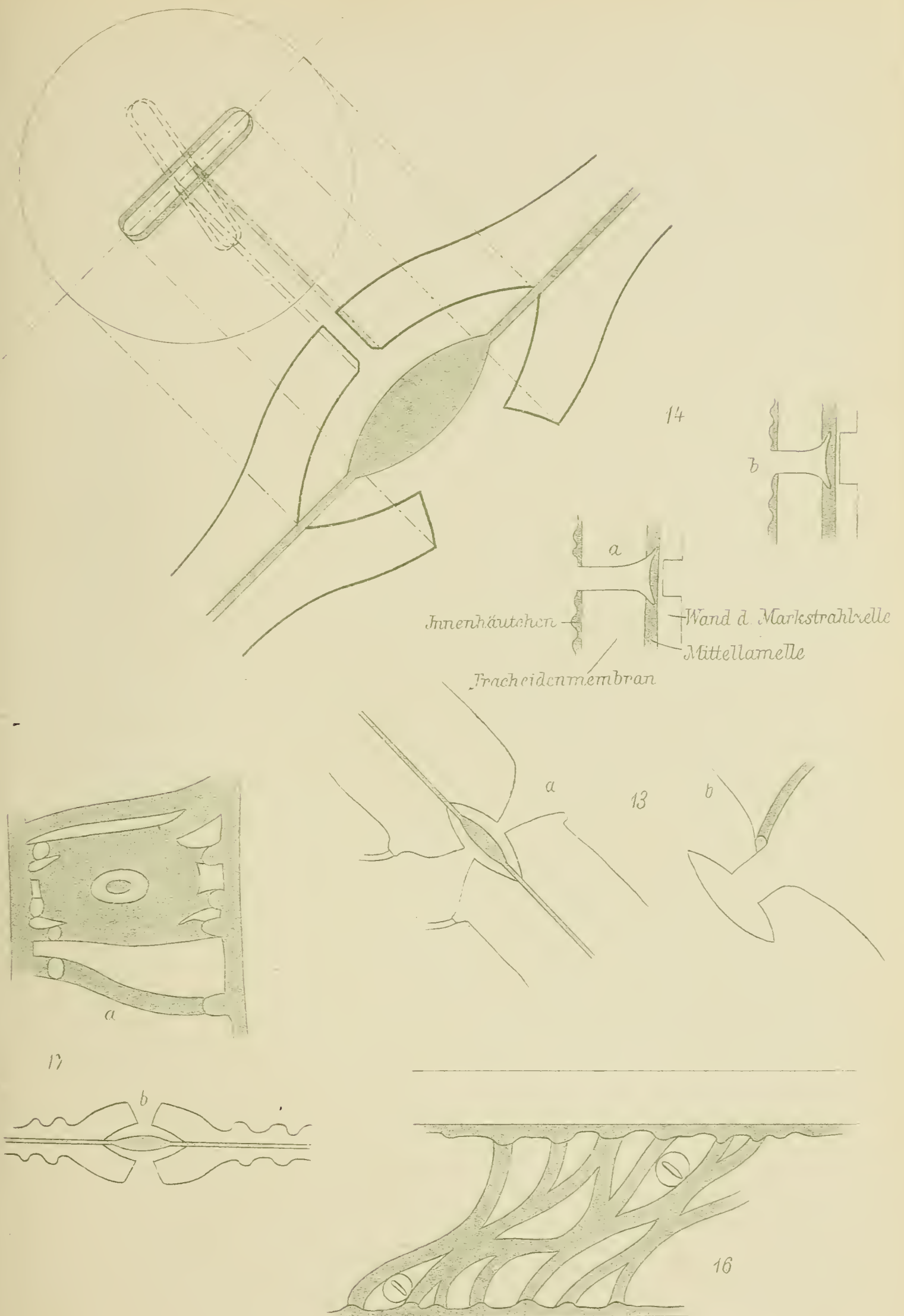
- Fig. 1. Gestreifte Tracheide von *Pinus silvestris*.
 Fig. 2. Querschnitt einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris*.
 Fig. 3. Schiefe Querschnitte senkrecht zur Streifung durch Tracheiden von *Pinus silvestris*.
 Fig. 4—7. Gestreifte Zellen von *Pinus silvestris* im Längsschnitt, die Spaltenbildung zeigend. (In Fig. 4, 6 und 9 die hellen Streifen schraffiert.)
 Fig. 8. Spaltenbildung in einer durch die Schulze'sche Maceration isolierten Tracheide von *Pinus silvestris*.
 Fig. 9. Gestreifte Zelle von *Pinus silvestris* in schwach verdünnter Schwefelsäure.
 Fig. 10. Längsschnitt durch die Rinne eines Hoftüpfels aus einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris*.
 Fig. 10a, b, c. Drei Querschnitte durch die Rinne eines Hoftüpfels aus einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris* in verschiedenen Abständen vom Porus.
 Fig. 11. Zelle mit „Spiralverdickung“ aus der Unterseite eines Astes von *Taxus baccata*.
 Fig. 12. Idem; die Leisten ziehen sich über den Hofraum hinweg.
 Fig. 13. Tangentialschnitte durch Hoftüpfel von *Taxus* mit dem Profil der Verdickungsleisten. Bei b tritt die Leiste unmittelbar an den Rand des Porus heran.
 Fig. 14. Längsschnitt durch den Porus eines *Larix*-Hoftüpfels.
 Fig. 14a und b. Querschnitte durch zwei Markstrahl-tüpfel von *Larix*.
 Fig. 15. Zelle von *Larix europaea* mit Ringleisten.
 Fig. 16. Zelle von *Larix europaea* mit Netzverdickung.
 Fig. 17a. Stück einer Primordialtracheide mit Hoftüpfel.
 b. Durchschnitt durch einen solchen Hoftüpfel.

¹⁾ Es enthält nur die drei bedeutendsten neueren Arbeiten. Wer sich genauer orientieren will, findet die nötigen Literaturangaben bei Gothan.

²⁾ Die Abbildungen sind mit Benutzung starker Objektive, aber in ganz willkürlicher und ungleicher Vergrößerung gezeichnet. Wenn nichts anderes bemerkt, fand die Untersuchung der Präparate in Wasser statt.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_21_1](#)

Autor(en)/Author(s): Krieg Walther

Artikel/Article: [Die Streifung der Tracheidenmembran im Koniferenholz 245-262](#)