

## IV.

# Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes.

Von

Paul Schulz, Dr. phil.

(Mit Tafel VII.)

### A. Die Markstrahlen der Coniferen.

Seit längerer Zeit sind bei den Markstrahlen einiger Coniferen zwei Arten von Zellen bekannt geworden; die einen besitzen unbehöfte Poren, die anderen behöfte. Von den Zellen mit Hofporen hat man in der Literatur<sup>1)</sup> zwar noch einige andere Details über den anatomischen Bau, doch ist vieles unberücksichtigt geblieben. Ganz unbekannt ist ihre Funktion; ebensowenig sind die Fragen nach ihrem Vorkommen, ob blos bei den *Abietineen*, wo man sie allein kannte, oder auch anderswo, ob nur im Stamm oder auch in der Wurzel, hinreichend erörtert.

Die vorliegenden Untersuchungen haben zum Zweck, diese Fragen, soweit es das Material gestattet, zu beantworten.

Selbst diejenigen Zellen, welche durch unbehöfte Poren unter sich und mit den Tracheiden communiciren, haben im Bau der Poren manches Eigenthümliche, was der Beachtung werth ist.

#### § 1.

Bekanntlich zeigen die Markstrahlzellen aller Coniferen auf ihren Seitenwänden Poren, die nach den Tracheiden führen. Diese Poren unterliegen in ihren Grössenverhältnissen ganz beträchtlichen Schwankungen; bald sind sie so gross, wie die Breite der Zellen, welchen sie angehören, bald finden wir an Stelle eines grossen Porus mehrere kleine in der Berührungsfläche der Tracheide mit der Markstrahlzelle, bald nur einen oder zwei winzige Poren. In ihrem Bau sind sie, soweit sie der Markstrahlzelle angehören, stets unbehöft; in der Tracheidenwand kommt bald eine Hofbildung vor, bald nicht. Zuweilen wird in Folge einer schwachen Verengung des Porenkanals ein Hof angedeutet. Wir wollen hier kurz das Vorkommen dieser Poren nach Zahl und Bau durchgehen und uns dabei an die systematische Einteilung halten.

---

1) De Bary, vergl. Anat. S. 506. — G. Kraus, mikr. Unters. über d. Bau lebender und vorweltl. Nadelhölzer. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V, S. 172. — Joseph Moeller, Beiträge zur vergl. Anat. d. Holzes, in d. Denkschriften d. math.-naturw. Classe d. kaiserl. Akad. d. Wissenschaften, Bd. XXXVI, Wien 1876 S. 9—19.

Von den *Taxaceen* wurden die vier Arten *Gingko biloba*, *Taxus baccata*, *Podocarpus salicifolia* und *Dacrydium cupressiforme* untersucht; alle vier besitzen mehrere, gruppenweis angeordnete Poren zwischen je einer Markstrahlzelle und einer Tracheide. Bei *Gingko* schwankt die Zahl zwischen 2 und 6; im Frühjahrsholz findet man stets mehr auf einer Zellwand als im Herbstholz. Die Gestalt der Poren ist im Querschnitt elliptisch und zu beiden Seiten der Mittellamelle unbehöft. *Taxus* verhält sich ebenso; die Poren sind klein, elliptisch und ohne Hof in der Tracheidenwand; sie stehen in Gruppen von 2—4. Im Stamm von *Podocarpus* sind es in der Regel 2, welche, in der Mitte der Markstrahlzelle einer über dem anderen liegend, in die Holzzelle führen. *Dacrydium* zeigt etwas weitere Porenkanäle; im Querschnitt kreisrund stehen sie meistens zu zweien beisammen; seltener ist es einer, drei oder vier. Hier wie bei *Podocarpus* sind sie einseitig behöft.

Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den *Cupressineen* an; immer stellen mehrere in Gruppen vereinigte Poren eine Communication zwischen Markstrahlzellen und Tracheiden her; auch sind diese Poren hie und da verengt und erscheinen dann behöft; häufiger aber sind sie es nicht. Die Anzahl der Poren, welche in eine Tracheide münden, variirt selbst bei den einzelnen Zellreihen desselben Markstrahls, so daß die Randzelle nach der nämlichen Tracheide mehr Poren entsendet als die mittleren Zellen desselben Strahls. Ihre Gestalt ist bei *Libocedrus (chilensis)* und *Juniperus (communis, Sabina, excelsa vera)* kreisförmig und behöft, bei *Cupressus (Lambertiana)* und *Thuja (orientalis)* elliptisch und unbehöft; ebenfalls unbehöft, aber kreisförmig bei *Chamaecyparis (sphaeroides)*. Die Poren sind klein und haben einen mittleren Durchmesser von 3—4 Mikrom.

Die *Taxodineen* haben kreisrunde, auch auf der Tracheidenseite meist unbehöfte Poren zwischen Markstrahl- und Holzzelle. Dieselben sind klein, im Durchmesser bis 3 Mikrom.; im Herbstholz kommen 2, im Frühjahrsholz mehr als 2 auf eine Tracheidenbreite, bei *Cryptomeria (japonica)* sind es 3, bei *Taxodium (distichum)* bis zu 6. Etwas grösser sind sie bei *Sequoia gigantea*; hier entsendet eine Tracheide des Frühjahrsholzes 2—3 und zwar behöfte Poren nach jeder Markstrahlzelle.

Die *Araucarieneen* betreffend, so zeigt *Sciadopitys verticillata* 2—3 behöfte Poren in der Berührungsfläche von Tracheide und Markstrahlzelle. Bei *Araucaria (brasiliensis)* führen 4—7, zu einer Gruppe vereinigte Poren aus einer Markstrahlzelle in jede Tracheide; in der Wand der letzteren sind sie mehr oder weniger behöft.

Die *Abietineen* endlich lassen, wie bekannt, in ihren Markstrahlen häufig zwei Arten von Zellen erkennen; beide sind in radialen Reihen angeordnet; sie unterscheiden sich anatomisch besonders durch den Bau ihrer Poren; die Zellen mit behöften Poren wollen wir als Hofporenzellen bezeichnen; die anderen mit unbehöften Poren, welche überall

bei Coniferen vorkommen, sollen normale oder spezifische Markstrahlzellen genannt werden. In Bezug auf die letzteren Zellen lassen sich die *Abietineen* in zwei Abteilungen trennen; die erste umfasst die Gattungen *Abies*, *Larix*, *Cedrus* und *Picea*, es ist die Abiesform; ihr gegenüber steht die Pinusform, welche nur das Genus *Pinus* enthält. Als Unterscheidungsmerkmal dient die Gröfse und die Anzahl der oben erwähnten unbehöfteten Poren. Im Allgemeinen richtet sich die Gröfse der Poren nach derjenigen der Höfe der echten Tracheidentüpfel.

Die Gattungen der Abiesform besitzen in den Wänden der gewöhnlichen Markstrahlzellen kleine Poren, welche in die Tracheiden führen, wie wir es oben bei *Cupressineen* und *Taxineen* fanden; sie sind nicht grösser als dort, elliptisch oder kreisrund und stets unbehöft. Charakteristisch für *Abies*, *Cedrus* und *Larix* ist ihre geringe Zahl; in der Regel kommen auf eine Tracheidenbreite in jeder Markstrahlzelle meist nur zwei von einander entfernte Poren.

Die *Pinus*arten zeichnen sich vor allen übrigen Coniferen durch die Gröfse der Porenhöfe der Holzzellen aus; dementsprechend sind auch die Markstrahlporen nach den Tracheiden von derselben Gröfse; diese ist oft so bedeutend, dafs die Poren nahezu die Breite der Markstrahlzelle und die der anliegenden Holzzelle einnehmen; dann ist auch die Querschnittsform dieser Poren anstatt kreisrund ein Rhombus mit abgerundeten Ecken, da die Zellwände den Porus gleichsam eindämmen. Die Poren erreichen bisweilen ganz bedeutende Durchmesser, bei *Pinus nigra* bis zu 25 Mikrom. Niemals sind die Markstrahlporen in der Tracheidenwand wirklich behöft, obschon in Folge einer geringen Verengung des Porenkanals nach dem Tracheidenlumen die Poren doppelt conturirt erscheinen. Diese grossen fensterartigen Poren wurden von den früheren Autoren, da sie in der Mehrzahl der Fälle kreisrund oder schwach elliptisch sind, treffend „Eiporen“ genannt. Nicht alle echten *Pinus*arten besitzen solche Eiporen; es gibt einige Species, welche statt eines grossen, die ganze Zellbreite einnehmenden Porus eine Gruppe kleinerer haben. Bald sind es vier übers Kreuz gestellte, kreisrunde Poren, wie es bei *Pinus Sabiniana*, *P. Canariensis* und *P. Hartwegii* zu beobachten ist; bald sind es noch mehr als vier, wobei dann einer durch seine Gröfse sich auszeichnet (*Pinus Banksiana*, *P. longifolia*). Ferner kommt auch der Fall häufig genug bei Arten mit grossen Eiporen vor, dafs an dieser oder jener Stelle des Markstrahls statt eines einzigen grossen Porus sich zwei vorfinden, welche, durch eine feine Lamelle getrennt, zusammen dieselbe Durchschnittsfigur aufweisen wie die Eiporen; sind diese rautenförmig, so bilden auch die beiden zusammen einen Rhombus; die trennende Lamelle geht dann in der Richtung der kleineren Diagonale (*Pinus Ayacahuite* Ehrbrg). Zuweilen findet man statt eines Eiporus mehrere ungleich gröfse (*Pinus patula*).

In der folgenden Tabelle sind diese Beobachtungen übersichtlich zusammengestellt:

Namen der Arten	Querschnittsform des einzelnen Porus	Bauart des Porus in der Tracheiden- wand	Anzahl der Poren auf jeder Kreuzungswand von Tracheide und Markstrahlzelle	Grösse des Poren- durchmessers in Mikromillimetern
<i>Taxus baccata</i> L. . . . .	elliptisch	unbehöft	2—4	3—4
<i>Gingko biloba</i> L. . . . .	"	"	2—6	3—4
<i>Podocarpus salicifolia</i> . . . .	"	behöft	2	3—4
<i>Dacrydium cupressiforme</i> . .	kreisrund	"	2 (1—4)	5—6
<i>Libocedrus chilensis</i> . . . .	"	"	2—4	3—4
<i>Juniperus communis</i> . . . .	"	"	2	3—4
" <i>Sabina</i> . . . . .	"	"	2 (3)	3—4
" <i>excelsa vera</i> . . . .	"	"	2 (3)	3—4
<i>Thuja orientalis</i> L. . . . .	elliptisch	unbehöft	2—3	3—4
<i>Cupressus Lambertiana</i> . . . .	"	"	2	3—4
<i>Chamaecyparis sphaeroides</i> . .	kreisrund	"	2—4	2—3
<i>Cryptomeria japonica</i> . . . .	"	unbehöft	2—3	3—4
<i>Taxodium distichum</i> . . . .	"	"	2—6	3—4
<i>Araucaria brasiliensis</i> . . . .	"	behöft	4—7	3—4
<i>Sciadopitys verticillata</i> . . .	"	"	1; 2—3	3—6
<i>Sequoia gigantea</i> . . . . .	"	"	2—3	4—5
<i>Abies pectinata</i> De C. . . . .	elliptisch	unbehöft	2	3—4
" <i>excelsa</i> De C. . . . .	"	"	2 (3)	3—4
" <i>rubra</i> Poir. . . . .	"	"	1—2	3—4
" <i>Nordmanniana</i> Spach.	"	"	2 (1, 3)	3—4
" <i>Pindrow</i> Spach. . . . .	"	"	2 (3)	3—4
" <i>Canadensis</i> Michx. . . .	"	"	2 (4)	3—4
" <i>Cephalonica</i> Loud. . . .	"	"	2 (1)	3—4
" <i>Douglasii</i> Lindl. . . . .	"	"	4 (3)	3—4
" <i>religiosa</i> Schlecht. . . .	"	"	2 (1)	3—4
" <i>Jezoënsis</i> Sieb. et Zucc.	"	"	2(—4)	3—4
" <i>Doumetii</i> . . . . .	"	"	3(—4)	3—4
" <i>orientalis</i> Poir. . . . .	"	"	2(—4)	3—4
" <i>spectabilis</i> Spach. . . .	"	"	4	3—4
<i>Cedrus Libani</i> Barr. . . . .	"	"	1—3	3—4
<i>Larix europaea</i> De C. . . . .	"	"	2—3 (6)	3—4
<i>Pinus Laricio</i> Poir. . . . .	kreisrund bis ellipt.	"	1	18—20

Namen der Arten	Querschnittsform des einzelnen Porus	Bauart des Porus in der Tracheiden- wand	Anzahl der Poren auf jeder Kreuzungswand von Tracheide und Markstrahlzelle.	Grösse des Poren- durchmessers in Mikromillimetern
<i>Pinus silvestris</i> L. . . . .	kreisrund bis ellipt.	unbehöft	1	18—20
„ <i>Strobus</i> L. . . . .	elliptisch	„	1	18—20
„ <i>montana</i> Duroi . . . .	viereckig-gerundet	„	1	18—20
„ <i>Pinea</i> L. . . . .	elliptisch	„	1	18—20
„ <i>patula</i> Schied. et Depp.	schwach elliptisch	„	1(—4)	18—20
„ <i>nigra</i> Ait. . . . .	viereckig-gerundet	„	1	20—25
„ <i>Ayacahuite</i> C. Ehrenb.	„ „	„	1 (2)	18—20
„ <i>Veitchii</i> Roehl. . . .	elliptisch	„	1—3	5—10
„ <i>Canariensis</i> Smith . .	kreisrund	„	2—4	5—6
„ <i>Halepensis</i> Mill. . . .	„	„	2	5—6
„ <i>Hartwegii</i> Lindl. . . .	„	schwach beh.	2—4	5—6
„ <i>Brutia</i> Ten. . . . .	„	„	2—3	4—6
„ <i>Sabiniana</i> . . . . .	kreisrund	unbehöft	4	4—6
„ <i>Banksiana</i> Lamb. . . .	elliptisch	„	3—5	3—6
„ <i>longifolia</i> Roxb. . . .	„	„	3—4	4—5
„ <i>excelsa</i> Wall. . . . .	kreisrund	„	1 (2)	18—20

## § 2.

Durch die grossen Eiporen wird die Festigkeit der Tracheiden, welche kein lebendiges Plasma führen und in Folge dessen turgorlos sind, bedeutend vermindert. Da die Markstrahlzellen lebendes Plasma besitzen müssen, um Zucker in Stärke zu verwandeln, so unterliegen sie auch einem wechselnden Turgor; bei steigendem Turgor strebt die Zelle danach ihr Volumen zu vergrössern. Im ungünstigen Falle würden die Markstrahlzellen die Tracheiden an jenen Stellen, wo sie an den Markstrahl grenzen, eindrücken, zumal die Holzzellen durch den Markstrahl bereits verengt sind. Die Folgen dieses gefährlichen Druckes, welchen die Markstrahlzellen zweifellos ausüben, werden jedoch durch eine besondere Vorrichtung innerhalb der Holzzellen aufgehoben. Es sind nämlich in den Holzzellen Querversteifungen vorhanden, wie sie in biegungs- und druckfesten Röhren und anderen Constructionen angebracht werden, um ein Collabiren zu verhindern.

Im Längsschnitt bieten die Querversteifungen der Tracheiden dem

Auge ein doppeltes T ( $\Gamma$ ) dar. Ein kurzes Mittelstück trägt an seinen Enden je eine Scheibe; das mittlere cylindrische Stück geht allmählich in die Scheiben über, und diese flachen sich nach und nach ab; es sind dies geradezu Muster von strebefesten Doppel-T-Trägern.

In den Tracheiden liegen sie übereinander und gehen nach verschiedenen Richtungen. Querschnitte lassen die bezügliche Richtung genau erkennen. Sie sind meistens senkrecht zum Markstrahl oder auch schief zu ihm gestellt; gelegentlich laufen sie sogar mit ihm parallel. Bei manchen Arten erreichen sie eine ansehnliche Stärke; der cylindrische Theil wird zuweilen noch einmal so dick als eine Tracheidenwand, und die Scheiben erstrecken sich häufig über die Höhe zweier Markstrahlzellen. Beim ersten Anblick scheinen sie die Mündungen der Eiporen zu verstopfen, doch sieht man bei näherer Prüfung, wie sie den Porenöffnungen ausweichen. Es ereignet sich auch, dass eine besonders starke Querstütze sich in der Mitte gabelt, um einen Porenkanal offen zu halten; die Gestalt einer derartigen gegabelten Stütze kann man mit einem lateinischen Y vergleichen.

Man findet diese Membranversteifungen nur an jenen Stellen der Tracheiden, welche an die Markstrahlen angrenzen, und zwar sind sie hier gar nicht selten, sowohl im Frühjahrsholz als in dem des Herbstes. Ein Markstrahl von *Pinus nigra* war 11 Zellen hoch, davon hatten nur die 9 mittleren Eiporen, die rechts und links angrenzenden Tracheiden waren durch je 4 Querbalken versteift; ein Markstrahl von *Pinus Pumilio* bestand aus 10 Zellreihen, von denen die 5 mittleren mit Eiporen versehen waren. Die Nachbartracheiden hatten 2 oder 3 Querversteifungen. Im Frühjahrsholz kommt zuweilen auch der Fall vor, dass diejenige Holzzelle, welche an die bereits versteifte Tracheide grenzt, noch einige Stützen in derselben Höhe mit denen der Nebenzelle erhält (*Pinus nigra*, Fig. 1, 2).

Diese Einrichtung wurde nur bei denjenigen *Pinus*-arten beobachtet, deren Markstrahlzellen grosse Eiporen besitzen; niemals treten sie bei solchen Arten auf, bei denen mehr als ein Porus in der Berührungsfläche von Tracheide und Markstrahlzelle sich vorfindet; selbst dann, wenn die eine Holzzelle einen einzigen grossen Porus, die andere mehrere kleinere mit der Markstrahlzelle gemeinsam hat, fehlen derartige Querstützen. (*Pinus patula*, *P. Veitchii*.)

Am kräftigsten sind die Membranversteifungen bei *Pinus nigra*, *P. Pinea*, *P. Pumilio*, ausgebildet, weniger stark bei *P. Strobus*; dagegen scheinen sie bei *P. Laricio* zu fehlen, oder sie treten erst im späteren Alter auf. Ebenso wenig konnte ich sie bei *Pinus silvestris* und *P. Ayacahuite* auffinden, obgleich beide Arten wie *P. Laricio* mit Eiporen ausgestattet sind.

## § 3.

Wie oben bereits erwähnt wurde, trifft man in den Markstrahlen vieler *Abietineen* zwei Arten von Zellen an; die einen mit gehöftten Tüpfeln nannten wir vorläufig Hofporenzellen, die anderen mit einfachen, unbehöftten Poren normale Markstrahlzellen. Beiderlei Zellen sind in radialen Reihen angeordnet; meistens liegen die normalen Markstrahlzellen in der Mitte der Strahlen, die Hofporenzellen am Rande; beide Formen können bei der Gattung *Pinus* leicht auseinandergehalten werden, bei *Abies* und deren Verwandten weniger leicht. Wie die *Abietineen* in Bezug auf diejenigen Poren, durch welche Tracheiden und normale Markstrahlzellen mit einander communiciren, in eine *Pinus*form und eine *Abies*form geschieden wurden, so greift auch hier ein Unterschied im Bau der Hofporenzellen Platz. Beide Formen sind ganz abweichend von einander gebaut, so dass wir gezwungen sind, jede für sich zu betrachten.

Wenden wir uns zunächst der Gattung *Pinus* zu.

Die Hofporenzellen sind meist radial gestreckt mit geraden oder wenig schrägen Querwänden, gewöhnlich von der Länge und Höhe der normalen Markstrahlzellen. Die Zellen der äussersten Reihe sind, wenn sie Hofporen haben, kürzer als die inneren, dafür aber höher, so dass das Volumen der inneren und äusseren annähernd gleich ist. Doch kommt es auch hie und da vor, dass eine ganze Reihe der Hofporenzellen doppelt so hoch ist, als die übrigen, selbst wenn sie im Innern des Markstrahles liegt. Bei einem vier Zellen hohen Markstrahl von *Pinus Canariensis* bestanden z. B. die beiden mittleren Reihen aus Zellen mit behöftten Poren; die eine Reihe hatte dieselbe Höhe wie die normalen Markstrahlzellen, die zweite war gerade noch einmal so hoch; dafür waren aber die Querwände aneinander gerückt, so dass der Rauminhalt dieser nicht verschieden war von dem der anderen. Dasselbe wurde bei *Pinus Sabiniana* beobachtet. Unter sich und mit den Tracheiden communiciren diese Zellen durch behöftte Poren, welche stets kleinere Höfe und engere Ausflusskanäle haben als die echten Tracheidentüpfel. Auf den Querwänden sind die Poren meist reichlicher als auf den Längswänden.

Von allen Wänden ragen in das Innere der Zelle Membranfortsätze hinein, die bald stumpf, bald spitz auslaufen; namentlich stehen sie zu beiden Seiten der Porenkanäle, welche dadurch verlängert werden. Die ganze Zelle erlangt so ein warziges zackiges Aussehen, wobei die Zacken und Verdickungen nach innen gekehrt sind.

Ihrem Vorkommen nach treten die Zackenzellen meist am oberen oder unteren Rande des Markstrahls auf, oft mehrere Reihen neben einander; doch zeigen sie sich hie und da auch zwischen den normalen Markstrahlzellen und gleichzeitig an den Rändern (*Pinus silvestris* u. a.);

bei einigen Arten findet man sie in der Mitte des Markstrahls, und an den Rändern fehlen sie. (*P. Canariensis*, *P. Sabiniuna*).

Diese Verhältnisse sind übrigens zum Theil schon bekannt<sup>1)</sup>, deshalb wollen wir uns gleich einem anderen Punkte zuwenden.

In der Jugend des Baumes sind die Hofporenzellen weniger zahlreich vertreten als im Alter; ja in den jüngsten Stadien scheinen sie gar nicht vorhanden zu sein, wie denn eine 30 cm hohe *Pinus longifolia* und eine etwas höhere *P. Banksiana* keine Spur von Zackenzellen zeigten. Verfolgt man die Markstrahlen bis zum Mark, so reichen die Zackenzellen nie bis zum Ende des Strahles; sie können demnach keine Primärgebilde sein. In einiger Entfernung vom Mark treten sie plötzlich auf, erst spärlich, dann nach aussen hin reichlicher.

Die Anlage und Vermehrung derselben kann auf doppelte Weise vor sich gehen. An einer Stelle irgend einer Reihe, welche in der Nähe des Markes noch aus normalen Markstrahlzellen gebildet ist, wird plötzlich und unvermittelt eine Hofporenzelle erzeugt, und von nun an kommen nur noch solche vom Cambium aus hinzu. Dieser Entstehungsmodus bedingt keine Vergrößerung der Reihenzahl des Markstrahls.

Die andere Vermehrungsweise besteht darin, dass neue Zellreihen sich dem Markstrahl anlegen und ihn somit höher machen. Die erste Zelle fängt fast ganz spitz an und wird nach aussen allmählich höher; sie ist, körperlich gedacht, eine vierseitige Pyramide mit abgestumpfter Spitze, letztere nach dem Marke gerichtet, die Basis nach aussen gewendet. Sie erlangt schon die Höhe der späteren Zellen, ist auch in gleicher Weise verdickt und mit behöften Tüpfeln versehen; ihr folgen nur zackige Zellen; hat einmal der Verdickungsring begonnen, Hofporenzellen zu bilden, so geschieht dies immerfort; denn niemals findet man, dass auf eine Hofporenzelle eine Markstrahlzelle mit unbehöften Poren in derselben Reihe nach aussen zu folgt.

Die zuletzt angeführte Vermehrungsweise der Zackenzellen ist die bei weitem gewöhnlichere; die erste Art wurde nur einmal bei *Pinus Laricio* bemerkt. Zuweilen kommen Markstrahlen aus 2—5 Zellreihen vor, deren Zellen nur Hofporen besitzen; solche Strahlen sind aber stets Secundärgebilde.

Alle *Pinus*arten (im Sinne Parlatores'), von denen mir ausreichendes Material zur Verfügung stand, zeigen die Zackenzellen der Markstrahlen; nur zwei junge Pflanzen, eine *P. longifolia* und eine *P. Banksiana* (beide Exemplare befinden sich im Berliner Universitätsgarten) hatten sie nicht, alte Stämme konnte ich von ihnen nicht erhalten; doch vermuthe ich, dass sie in solchen zu finden sein werden. Keine der beiden Species wird von G. Kraus<sup>2)</sup> angeführt.

1) Joseph Moeller l. c. p. 10—12.

2) l. c. p. 172.

Der Reichthum an zackigen Zellen ist zuweilen ganz bedeutend; bei vielen Arten übertrifft die Zahl derselben oft diejenige der normalen Markstrahlzellen, wenigstens im späteren Alter. Um die Lage und das Verhältniss des Vorkommens beiderlei Zellen zu überblicken, diene die folgende Tabelle; zur Erläuterung derselben soll an einem Beispiel gezeigt werden, was die Zahlen innerhalb jeder Klammer bedeuten. Ein Markstrahl von *P. patula* habe eine Höhe von 9 Zellreihen; 6 Reihen sind Hofporenzellen, die übrigen drei sind echte Markstrahlzellen mit einfachen Poren; und zwar sei die Vertheilung der Zellen folgende: der obere und untere Rand des Strahles wird von je drei Reihen Hofporenzellen gebildet, die mittleren drei Zellreihen sind normale Markstrahlzellen. Es soll nun die Reihenzahl der Hofporenzellen mit römischen Ziffern, die der anderen mit arabischen bezeichnet werden; demnach haben wir für diesen Markstrahl die Formel: (III 3 III). Das Ganze wird zum Zeichen, dass ein Markstrahl damit gemeint ist, eingeklammert. Die Quersumme sämtlicher Zahlen, gleichviel ob römische oder arabische, giebt die Höhe des Markstrahls an. Wären die echten Markstrahlzellen in diesem Strahl durch Hofporenzellen von einander getrennt worden in der Art, dass zwischen den drei Reihen normaler Zellen eine Reihe mit Hofporenzellen eingeschoben wäre und der eine Rand des Strahles nur 2 Reihen Hofporenzellen hätte, so würde die Formel diese sein: (III 2 I 1 II); die Quersumme giebt wieder 9 Zellen für die Höhe des Strahles.

Erwähnt sei noch, dass das Alter der untersuchten Pflanzen sehr verschieden war, und hiervon wird die Zahl der Hofporenzellen vielfach bedingt sein.

Es ergaben sich ohne Auswahl der Markstrahlen folgende Resultate:

- P. silvestris* (nicht zu altes Stadium): (I 2 I); (II 3 I); (I 3 I);  
(III 2 I 1 II); (I 4 I); (II 2 I 2 I).
- P. Strobilus*: (I 1 I); (I 3 I); (I 3).
- P. Laricio* (junger Zweig eines älteren Baumes): (II 3 III); (III 2 I);  
(III); (II); (III); (III 2 I).
- P. Hartwegii*: (I 1 I); (I 3 I); (V); (II 2 I 1 I).
- P. Canariensis*: (1 II 1); (2 III 2 I).
- P. Sabiniana*: (II 2 I 1 I); (I 1 I); (1 II 1).
- P. Ayacahuite*: (1 11 I); (I 5); (7 II).
- P. Halepensis*: (II 3 I); (1 2 I); (I 6 I); (I 1 IV 1 II 2 II).
- P. Brutia*: (III 3 I); (II 5 I); (I 4 I); (3 I).
- P. Pinea*: (I 2 II); (2 I); (3 I); (I 2 I); (I 4); (II 3); (I 3 I);  
(V 1 II).
- P. Veitchii*: (2 I 6).
- P. patula*: (IV 2 II 1 II); (III 3 III); (II 5 II); (III 2 III).

*P. nigra*: (I 3 II); (II 7 I); (I 1 I); (I 4 I); (III 2 I); (II 5 II);  
(II 1 II).

*P. montana*: (III 5 II); (III 1 II 2 III); (II 4 II); (II 1 I); (II 1 I 4 I);  
(IV); (V 3 II); (II).

Nach Kraus<sup>1)</sup> findet man zackige Zellen noch bei *Pinus Smithiana* Lamb.; *P. Massoniana* Lamb., *P. abchasica* L., *P. maritima* Lamb.; *P. palustris* Sol., *P. ponderosa* Dougl. und *P. pinaster* Sol.

Die Abiesform, welche nicht bei allen Species zweierlei Markstrahlzellen aufweist, zeichnet sich dadurch vor der Pinusform aus, dass beide Zellarten, sowohl die Hofporenzellen, als auch die echten Markstrahlzellen, schmaler und unter sich gleichartiger sind als bei Pinus. Die Markstrahlzellen mit behöften Poren nehmen fast ausschliesslich den oberen oder unteren Rand eines Markstrahls ein; ihre Zellwände sind nicht zackig verdickt; nirgends zeigt sich eine vorspringende Ecke der Membran, nicht einmal an den Seiten der behöften Poren; überall ist die Wand gleichmässig geblieben. Die Höhen beider Zellen sind einander gleich. Einen Unterschied im Bau bieten nur die Poren, welche bei den Randzellen wegen der Zartheit der Membran äusserst schwache Conturen gewähren. Ferner ist auch die Zahl jener Randzellen höchst beschränkt. Während sie bei den *Pinus*arten meist überwiegen, treten sie hier eigentlich nur noch vereinzelt auf. Bei vielen Markstrahlen vermisst man sie ganz, bei anderen sind sie nur auf einer Seite vorhanden; im selteneren Falle finden sie sich zu beiden Seiten. Gewöhnlich besteht nur eine Reihe des Markstrahls aus solchen Zellen; weniger häufig liegen zwei Reihen Hofporenzellen neben einander, nie aber mehr als drei. Dann trifft man auch äusserst selten auf Markstrahlen, welche ausschliesslich von ihnen gebildet werden; in diesem Falle ist die Zahl der Reihen gering; so fand ich einen Markstrahl aus Hofporenzellen bei *Abies Jezoënsis*, welcher zwei Zellen hoch war. Gleich wie der Bau der Randzellen vereinfacht ist, ebenso ist das Vorkommen derselben seltener geworden. — Fand man schon in den jüngeren Bäumen von *Pinus*arten die Zackenzellen im beschränkten Masse, so trifft dies und zwar noch auffallender bei den *Abies*arten zu. Mehrjährige Zweige älterer Bäume haben noch keine Zellen mit Hofporen in den Markstrahlen entwickelt, wohl aber die Stämme; ein Zweig von ca. 1 cm Dicke von *Larix europaea* hatte sie z. B. nicht, dagegen zeigte sie ein 8 cm dickes Holzstück in der unten angeführten Zahl.

Die folgende Tabelle möge wiederum das Vorkommen und die Vertheilung der verschiedenen Zellen erläutern; die Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie oben:

*Abies excelsa*: (I 6 I); (I 7 I); (I 5 I); (I 3 I); (III 1 2 I).

*A. pectinata*: (I 3 II); (II 5 I); (I 11 I); (I 15 I).

1) l. c. p. 172.

A. Doumetii: (I 2 II); (2 I); (I 3 I); (I 9).

A. Jezoënsis: (I 2 I); (I 1 I); (I 3 I); (II); (I 6 I); (I 3 II 1 I).

A. Canadensis: (I 8); (I 3 I); (I 2 I); (11); (II 4 I); (I 1 I).

A. Douglasii: (5 II); (I 3 I); (I 4 I).

A. orientalis: (I 2 I); (I 2); (I 1 I); (I 4); (II 1); (I 6); (2); (5).

Larix europaea: (I 4 I); (I 6 I); (I 2 II).

Cedrus Libani: (I 22 I); (23 I).

Auch sollen *Abies balsamea*, *A. alba* und *A. Menziesi* nach Kraus<sup>1)</sup> diese Differenzirung besitzen; dagegen giebt derselbe Autor an, dass *Abies pectinata*, sowie *A. jezoënsis* nur gleichartig gebaute Zellen im Markstrahl aufweisen; das Material des botanischen Instituts zu Berlin zeigte jedoch für die beiden letzteren sehr deutlich jene zwei Zellformen.

Bei den folgenden Arten wurde kein Unterschied in dem Bau der Markstrahlzellen wahrgenommen: *Abies cephalonica*; *A. religiosa*; *A. Nordmanniana*; *A. rubra*; *A. spectabilis*; *A. Pindrow*; *A. Apollinis*.

Von *Abies rubra*, *A. Apollinis* und *A. Nordmanniana* standen mir nur jüngere Zweige zur Verfügung; von *A. Nordmanniana* sagt auch Kraus<sup>2)</sup>, dass die „Markstrahlen gleichartig“ seien; ausserdem nennt er noch folgende Arten: *Abies Pichta*, *A. Fraseri*, *A. Pinsapo*, *A. cilicica*, *Cedrus Deodara*. Dagegen behauptet er, dass bei *Abies Pindrow*, „die obere und untere Zellreihe der Markstrahlen gegen die Holzzellen und unter sich mit gehöftten Poren versehen, die dazwischen liegenden ungehöft (porös) seien“. Das mir vorliegende Exemplar von *Abies Pindrow* (ca. 4 cm dick) aus dem Berliner botanischen Institut zeigte keine Hofporen, weder am oberen, noch am unteren Rande eines Markstrahls. Ferner giebt Kraus für *Sciadopitys verticillata* an, dass die Randzellreihen der Markstrahlen mit behöftten Poren ausgestattet seien; an einem ca. 7 Jahre alten Stück aus dem königlichen botanischen Museum zu Berlin konnte ich nichts dergleichen entdecken, ebensowenig bei einem jungen Zweig eines lebenden Exemplars aus dem Berliner Universitätsgarten.

Die Zackenzellen der Pinusarten gehen allmählich in die entsprechenden Zellen der Abiesform über; zunächst verschwinden die Zacken, während Höhe und Länge der Zellen noch gleich bleibt; auch die Porenhöfe sind noch scharf ausgebildet; doch nimmt die Zahl der Zellreihen schon ab. *Pinus Ayacahuite* und *P. Strobus* z. B. weisen Markstrahlen auf, bei denen nur eine Seite von Hofporenzellen eingenommen ist. *P. Brutia* und *P. Hartwegii* haben zwar in den Hofporenzellen keine Zacken mehr, doch ist die Häufigkeit noch dieselbe wie die der normalen Markstrahlzellen; dagegen kommen Zellreihen mit Hofporen bei *P. Veitchii* nur vereinzelt vor (S. die Tabelle oben).

Man findet die Hofporenzellen nicht nur in den Markstrahlen des

1) l. c. p. 175. 2) *ibid.* Wir ändern hier die Kraus'sche Nomenklatur, die alles unter *Pinus* zusammenfasst, unserer Darstellung entsprechend ab.

Stammes, sondern auch in denen der Wurzeln; hier zeigen sie sich ebenfalls in derselben Anordnung wie im Stamme, bald am Rande, bald in der Mitte der Strahlen. Ob nun alle Arten, deren Stammmarkstrahlen differenzirt sind, auch in den Wurzeln dieselbe Erscheinung aufweisen, konnte ich wegen Mangels an Material nicht feststellen; dickere Wurzeln von *P. silvestris* und *P. Strobis* besaßen Hofporenzellen im Markstrahl; und wenn *P. Strobis* schon im Stamme wenig Zackenzellen hatte, so stimmt dies gleichfalls für die Wurzeln. Demnach scheinen auch die älteren Wurzeln derjenigen Arten, deren Markstrahlen im Stamm verschieden gebaute Zellen haben, zwei Zellformen in ihren Markstrahlen zu besitzen.

Alle übrigen Coniferen, die *Taxaceen* sowohl, wie die *Cupressineen*, *Taxodineen* und *Araucarien*, weisen, soweit meine Untersuchungen reichen, immer gleichartig gebaute Markstrahlen auf.

#### § 4.

Die Hofporenzellen communiciren nicht nur unter sich und mit den Tracheiden durch die charakteristischen behöftten Poren, sondern sie sind auch mit den echten Markstrahlzellen verbunden. Zu diesem Zweck sind diejenigen Wände der Zackenzellen, welche an die normalen Markstrahlzellen grenzen, weniger verdickt als die anderen und haben auch keine einspringenden Ecken; in diesen Wänden befinden sich Poren, welche bis an die primäre Lamelle gehen und dort einen kleinen Hof bilden. Die anstossende Wand der normalen Markstrahlzelle ist wellig verdickt; dünnere Stellen gehen allmählich in dickere über. Auf jede dünnere Parthie dieser Membran ist von der anderen Zelle ein Porus, in einen Hof endigend, gerichtet. Wir haben also hier einen Porus, welcher auf der einen Seite der primären Lamelle einen regelmässigen Hof bildet, auf der anderen Seite aber nur eine schwache Vertiefung in der Membran ist. Diese merkwürdige Verbindung zweier Zellen ist bei *Pinus Ayacahuite*, *P. Strobis*, *Abies excelsa* u. a. ziemlich oft anzutreffen.

Als Ersatz des halben Hofporus der zackigen Zelle tritt bei anderen Hölzern eine dünne Stelle ein, welche einer eben solchen in der normalen Markstrahlzelle entspricht. Die dünn gebliebenen Membranstellen werden in dicken Wänden zu einfachen Poren; in einigen Fällen ist aber die Wand so fein, dass man eine Grenze des Porenkanals kaum constatiren kann.

Noch eine Art des Verkehrs der Holzzellen mit den Markstrahlen verdient hervorgehoben zu werden; derselbe findet statt zwischen Tracheiden und denjenigen Zellen des Markstrahls, welche an dem Rande liegen, mögen sie nun mit behöftten oder einfachen Poren versehen sein. Die Tracheiden legen sich häufig mit ihren Enden stumpf an die Markstrahlen an; man erhält dann auf Tangentialschnitten

nicht flache Ellipsen für den Markstrahl, sondern die eine Spitze der Ellipse ist abgestumpft und hieran setzt sich eine Tracheide an. Die Holzzellen biegen dabei oft ihre Enden an die äusserste Reihe des Markstrahls heran und verwirren dadurch den Faserverlauf. (Fig. 3 und 4.)

Die Berührungsstelle der prosenchymatischen Zelle mit der Markstrahlzelle ist nun insofern für einen Uebertritt des Zellinhalts eingerichtet, als sich hier ein Porus findet; derselbe hat in der Tracheidenwand stets einen Hof. Besitzt die Randzelle des Markstrahls auch gehöfte Tüpfel, so ist auch ihr Porus gehöft und der Verkehrsweg ist doppelt behöft; ist die Zelle des Markstrahls eine echt parenchymatische, so ist an dem entsprechenden Ort eine dem Hofe gleich grosse dünne Stelle in der Membran vorhanden.

Diese Art von Communication ist nicht nur bei *Abietineen* anzutreffen, sondern auch bei anderen Coniferen. Ich habe sie bei sämtlichen oben angeführten Gattungen und Arten gefunden.

### § 5.

Die Frage nach der Funktion der Hofporenzellen des Markstrahls von *Pinus* und *Abies* lässt sich mit wenigen Worten in bestimmtester Weise beantworten: Die zackigen Zellen dienen als Wasserbehälter für die benachbarten Gewebeparthien.

Echtes Markstrahlenparenchym besitzt die Fähigkeit Stärke zu bilden; es bedarf dazu des lebenden Plasmas, welches sich allerdings bisher weder durch Glycerin, das keine Contraktion hervorruft, noch durch Farbenreaktionen hat nachweisen lassen. In todten Hölzern von *Abies* und *Pinus* zeigen aber die normalen Markstrahlzellen einen braun gefärbten Inhalt, der nur von dem abgestorbenen Plasma herrühren kann. Die Hofporenzellen zeigen niemals Stärke im Innern, selbst nicht im Winter, sondern sie sind mit einem wässrigen Zellsaft angefüllt. Auch im todten Holz kann man die Verschiedenheit der Inhalte beider Zellformen leicht constatiren; die Hofporenzellen sind immer frei von jeglichem Inhalt, die anderen Zellen des Markstrahls führen zuweilen noch Stärke, oder sie sind braun gefärbt, und es lässt sich auch dann öfter ein körniger Inhalt nachweisen.

Da die als Wasserbehälter funktionirenden Zellen abgestorben sind und in Folge dessen keinem Turgor unterliegen, muss für die Offenhaltung ihres Lumens gesorgt werden, damit sie nicht von den turgescenten Geweben des Markstrahls zusammengedrückt werden; sie erhalten daher gleich den Gefässen Membranverdickungen; nur sind diese hier nicht regelmässig, sondern anscheinend regellos gebildet. Ich habe damit die zackigen Vorsprünge der Membranen im Auge; daher sind dieselben auch an den schwächsten Stellen, an den Porenhöfen, besonders entwickelt.

Anscheinend aus Festigkeitsrücksichten ist auch die Aussenwand der obersten Zellreihe immer stärker als die übrigen Wände.

Der Grund dafür, das die Wasser führenden Markstrahlzellen und überhaupt Elemente mit ähnlicher Funktion (Gefässe, Tracheiden, Transfusionszellen) behöfte Poren besitzen, mag der folgende sein: Bei der Diosmose des Wassers aus einer Zelle in eine andere treten in der trennenden Lamelle gewisse Widerstände auf; damit genügende Wassermengen transfundiren können, wird die Membranfläche vergrössert. Die Zufuhr des Wassers kann aber durch einen Kanal erfolgen, der im Querschnitt viel kleiner ist als die der Diosmose dargebotene Fläche. Aus Festigkeitsrücksichten wird der behöfte Porus construirt, indem nämlich durch die Hofbildung, d. h. durch Ueberwölbung der Diffusionsfläche, die Unterbrechung der Membranverdickung auf eine möglichst kleine Stelle beschränkt wird.

Die den Röhren einer Wasserleitung vergleichbaren Hofporenzellen nehmen aus den angrenzenden Zellen das Wasser auf und geben es nach Bedarf wieder ab; dass die Holzzellen in der That Wasser führen, kann man auf Längsschnitten leicht erkennen; ausserdem kommt in ihnen auch Luft vor, und bisweilen mag alles Wasser absorbirt sein, und dann ist allein noch Luft in den Zellen vorhanden.

Obschon die Hofporenzellen durch ihre Lage und ihre wenig schiefen Querwände zu den parenchymatischen Geweben gehören und sich demnach von den Holzzellen unterscheiden, sind sie doch in ihrem wesentlichen Bau und nach ihrer Funktion den Tracheiden des Holzes gleichwerthig. Sie können daher als Markstrahltracheiden, oder, wenn man auf den Ausdruck Tracheide überhaupt verzichtet, als Wasserzellen des Markstrahls bezeichnet werden. —

Nachdem die Funktion der Wasserzellen erkannt war, stellte ich mir noch die Frage nach der Entwicklung der Porenhöfe dieser Zellen.

Als Material diente bei den diesbezüglichen Untersuchungen *Pinus Laricio*; und hier wurde festgestellt, dass die Höfe durch Ueberwölbung eines dünn bleibenden primären Membranstückchens entstehen, was für die Tracheidentüpfel bereits von Schacht dargethan wurde. —

In welchem Zusammenhange die Wasserzellen mit den sonstigen Ernährungsbedürfnissen der *Abietineen* stehen, werden vielleicht spätere Untersuchungen ergeben; für den Augenblick muss ich mich jeder Aeusserung hierüber enthalten.

## B. Die Markstrahlen der Dicotylen.

### § 6.

Ueber die Markstrahlen der Dicotylen liegen erst wenige Specialstudien vor.<sup>1)</sup> Von den Holzparenchymzellen ist bekannt<sup>2)</sup>, dass die Wände, welche den Gefässen anliegen, grössere Poren zeigen, als die anderen Zellwände. Daher wird man mit gutem Grunde die Frage aufwerfen können: Welcher Art sind die Einrichtungen, welche zur Communication der Markstrahlzellen mit Gefässen und Tracheiden dienen? Hieran schliesst sich dann eine andere Frage: Kommt in den Markstrahlen der Dicotylen auch eine Differenzirung der Zellen nach Bau und Inhalt vor, wie wir dies bei den *Abietineen* antrafen?

Ueberall, wo Markstrahlen und Gefässe sich berühren, zeigen die Zellen des Markstrahls auf den den Gefässen anliegenden Wänden deutliche Poren, welche mit den Tüpfeln des Gefässes correspondiren. Grenzen Tracheiden an Markstrahlzellen, so sind sie ebenfalls durch Poren verbunden, welche jedoch keineswegs so bedeutend an Zahl und Grösse sind als diejenigen zwischen Gefässen und Markstrahlen. Das Libriform steht mit den Markstrahlen nur spärlich durch winzige Poren in Communication.

Wie schon Sanio gezeigt hat, findet in den Gefässwänden, wenn sie an parenchymatische Zellen grenzen, häufig keine Hofbildung der Poren statt, wie denn auch bei den meisten Coniferen diejenigen Poren unbehöft sind, welche aus den Markstrahlzellen in die Tracheiden führen.

In der Anordnung der Poren, sowie in ihrer Grösse und Bauart herrscht im Allgemeinen dieselbe Mannigfaltigkeit wie bei den Nadelhölzern.

Bevor wir uns der speciellen Betrachtung dieser Poren zuwenden, muss hier noch erwähnt werden, dass bei der Untersuchung sämtliche Hölzer, welche in den Zellen des Holzparenchyms und der Markstrahlen Stärke führten, eine kurze Zeit in siedendes Wasser gelegt wurden, um die körnige Stärke in Kleister zu verwandeln; auf radialen Längsschnitten bekommt man dadurch scharfe Bilder der Poren. Hie und da wurden auch Tangentialschnitte angefertigt, um den Bau der Poren klar zu legen.

Es lassen sich bei der Durchmusterung der Familien mehrere Typen nach Grössen- und Structurverhältnissen der Poren aufstellen.

Den ersten Typus bilden diejenigen Pflanzen, deren Holz wie das

1) De Bary, vergl. Anat. p. 501.

2) *ibid.* p. 501.

der Coniferen zusammengesetzt ist. Es sind die *Wintereen*, von denen nur *Drimys Winteri* untersucht wurde. Wir treffen hier auf ganz ähnliche Poren in den Markstrahlzellen, wie wir sie von den *Coniferen* her kennen, nur sind sie nicht so regelmässig angeordnet wie dort. Von dieser oder jener Markstrahlzelle geht ein breiter Porus nach der anstossenden Tracheide; diese bildet einen etwas breiteren Hof, als der Porus der Markstrahlzelle ist; dann verengt sich der Ausführungsgang wie bei echten Hoftüpfeln. Hat man in den Markstrahlen Stärke gefunden und diese in Kleister verwandelt, so erblickt man die blaue Farbe, wenn Jod zugesetzt wird, in dem Porus bis zur primären Membran.

*Drimys Winteri* lässt sich ohne Zwang mit *Libocedrus chilensis*, deren Markstrahlen stets aus gleichgebauten Zellen bestehen, vergleichen in Betreff der Poren, welche Markstrahlzellen mit den Tracheiden verbinden. Sowohl bei *Drimys*, als bei *Libocedrus* sind dieselben in der Tracheidenwand behöft.

Das meiste Interesse nehmen die *Salicineen* für sich in Anspruch; sie bilden eine besondere Gruppe. Die Gattung *Salix* (*fragilis*, *pentandra*) hat in ihren Markstrahlen verschiedenartige Zellreihen; die einen werden von schmalen langgestreckten Zellen gebildet, die anderen sind ungefähr noch einmal so hoch als jene und kurz. Die kurzen hohen befinden sich regelmässig an den oberen und unteren Rändern der Markstrahlen; in der Mitte liegen die schmalen langen, oft durch einige Reihen hoher in zwei oder mehrere Parteen getrennt. Wenig-reihige Markstrahlen entbehren der schmalen Zellen. Da, wo der Markstrahl vom Libriform eingeschlossen ist, sieht man in den Seitenwänden seiner Zellen keine Poren oder nur vereinzelt, sehr kleine; berührt er aber ein Gefäss, so zeigen die hohen Zellen dicht aneinander gedrängte unbehöfte Poren in denjenigen Wänden, welche dem Gefäss anliegen. Die schmalen Zellen dagegen haben diese Poren nicht.

In Zahl und Grösse entsprechen jene Poren den Hoftüpfeln der Gefässe. Ihre Gestalt ist eine Ellipse mit einer grossen Axe von 8 Mikrom. und einer kleinen von 5 Mikrom. Dass diese einfachen Poren nicht allein dem Gefäss angehören und etwa nur durch die Parenchymzelle durchschimmern, erkennt man an feinen Tangential-schnitten. Die Scheidewand des Gefässes (Fig. 7) und der Markstrahlzelle zeigt recht deutlich grosse Poren von beiden Seiten; nach der primären Lamelle hin erweitern sie sich um ein Geringes, doch kommt es nicht zu einer Hofbildung. Die trennende Lamelle ist zuweilen in die Markstrahlzelle hineingebogen, ohne dass hierfür eine Erklärung zu geben wäre.

Ist Stärke in dem Markstrahl vorhanden und hat man den Schnitt sorgfältig in klarem Wasser gespült und ausgewaschen, oder hat man die Stärke durch Sieden in Wasser zu Kleister umgewandelt, so erscheint auf Zusatz von Jodlösung die blaue Farbenreaction in allen

Zellen des Markstrahls, mit Ausnahme der grossporigen hohen über den Gefässen; diese Zellen zeigen wohl einen feinkörnigen Inhalt, aber er färbt sich nicht blau; die schmalen Zellen sind überall stärkehaltig. Dieser Versuch wurde mehrere Male zu verschiedenen Zeiten des Winters mit demselben Erfolge ausgeführt.

Dasselbe Resultat erzielt man bei *Populus (nigra, tremula, alba)*; diese Gattung unterscheidet sich von *Salix* dadurch, dass alle Markstrahlzellen gleich hoch sind; alle sind auch mit Poren versehen, sobald der Markstrahl ein Gefäss streift. Die Grösse der Poren nähert sich derjenigen, welche wir bei *Salix* kennen lernten. Sie sind elliptisch; ihr grösserer Querdurchmesser fällt mit der Richtung des Radius zusammen. Messungen ergaben 7 Mikrom. für die grosse Axe und 5 Mikrom. für die kleine. An der primären Membran ist wie bei *Salix* der Porenkanal beiderseits etwas erweitert. Auf eine Zellenhöhe kommen meist 2–3 dieser Poren, in der Längsrichtung schwankt die Zahl wie die Länge selbst. Bei der Stärkereaktion mittelst Jodlösung bleibt der körnige Inhalt der grossporigen Zellen ungefärbt.

Die *Cupuliferen*, mit Ausnahme von *Betula*, bilden ebenfalls einen Typus für sich. Die Markstrahlen sind bei ihnen gleichmässig gebaut und besitzen da, wo ein Gefäss an sie anstösst, einfache d. h. unbehöftete Poren von der Grösse der Hofporen des Gefässes; sie betragen im Durchmesser 5–6 Mikrom. Bei breiten Markstrahlen sind die mittleren Zellreihen spärlich mit Poren versehen; man erblickt in einer Zellwand bald nur einen oder zwei, bald gar keinen (*Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Corylus avellana*, *Alnus cordifolia*, *Castanea vesca* u. a.), doch findet man hie und da auch Markstrahlen, deren Randzellen wenige Poren besitzen, während sie den mittleren Zellen in reichlichem Maasse zukommen. Das Bedürfniss der parenchymatischen Zellen nach dem Verkehr mit Gefässen tritt zuweilen ganz augenscheinlich hervor. Wenn nämlich eine Markstrahlzelle nur zur Hälfte ein Gefäss berührt, die andere Hälfte aber an Libriform grenzt, so ist der das Gefäss tangirende Theil der Wand mit Poren versehen, der andere nicht. Im Holzparenchym sind diejenigen Zellwände, welche an Gefässen liegen, mit etwas grösseren Poren ausgestattet im Vergleich zu jenen, welche die Holzparenchymzellen unter sich verbinden; sie sind in der Gefässwand nicht behöft. — Sämmtliche Markstrahlzellen, grossporige und porenlose, führten bereits Stärke, als die betreffenden Untersuchungen angestellt wurden.

In Grösse und Struktur den bei den *Cupuliferen* beobachteten Poren gleich sind die entsprechenden Poren in den Berührungswänden der Markstrahl- und Holzparenchymzellen einerseits und der Gefässe andererseits bei folgenden Arten: *Carya amara*, *Platanus occidentalis*, *Berberis vulgaris*, *Ulmus effusa*, *Davilla rugosa*, *Tilia europaea*, *Ptelea trifoliata*, *Rhus toxicodendron*, *Aesculus hippocastanum*, *Acer platanoides*,

*Rhamnus Frangula*, *Buxus sempervirens*, *Ilex Aquifolium*, *Hedera Helix*, *Spartium junceum*, *Pterocarpus Draco*, *Solanum dulcamare*, *Bignonia aequinoctialis*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Sambucus nigra*, *Loranthus spec.*, *Ficus Carica*. *Alnus cordifolia* und *Fraxinus oxycarpa* schliessen sich diesem Typus an, doch sind die Poren hier etwas kleiner als die Mehrzahl der Cupuliferen.

Im noch höheren Maasse trifft dies bei *Betula alba* zu. Die Gefässstüpfel dieses Baumes sind klein und ihre Höfe bilden flache Ellipsen; dementsprechend sind auch die angrenzenden Markstrahlzellen mit kleinen in Längsreihen angeordneten Poren versehen; es befinden sich immer 3—5 in einer Linie, welche quer zum Gefäss liegt. *Betula* gehört hinsichtlich der Grösse der Poren schon dem nun zu besprechenden Rosaceentypus an.

Die *Rosaceen* haben in den an Gefässe grenzenden Markstrahlwänden kleine Poren, welche regellos durch einander liegen. Sie sind zu beiden Seiten der primären Membran unbehört und besitzen einen Durchmesser von 2—3 Mikrom. Sind sie elliptisch, so ist die kleine Axe 1,5—2 Microm., die grosse 3 Mikrom. Die Markstrahlen der *Rosaceen* setzen sich meist aus gleich hohen Zellen zusammen, und diese sind bei der einen Gattung länger als hoch, bei einer anderen höher als lang. Im Wesentlichen dasselbe Bild in den Markstrahlzellen bieten dar: *Pirus malus*, *Crataegus oxyacantha*, *Sorbus aucuparia*, *Cydonia vulgaris*, *Mespilus germanica*, *Cotoneaster vulgaris*, *Rosa gallica*, *Prunus Mahaleb*, *Amygdalus nana*. Ferner findet man diesen Typus bei *Capparis jamaicensis* Jacq., *Pistacia Lentiscus*, *Evonymus europaeus*, *Croton flavescens*, *Cornus mas*, *Philadelphus coronarius* und *verrucosus*, *Ribes alpinum*, *Cytisus laburnum*, *Caragana arborescens*, *Robinia pseudacacia*, *Solanum polygamum*, *Olea europaea*, *Lonicera tartarica*, *Viburnum Opulus*.

Die Markstrahlen einiger der letztgenannten Pflanzen bestehen aus hohen Zellen, welche die Ränder des Strahles bilden, und aus schmalen langen Zellen, welche sich in der Mitte vorfinden (*Cornus mas*, *Philadelphus verrucosus*, *coronarius* u. a.).

Sämmtliche Hölzer wurden in frischem Zustande mitten im Winter untersucht, und in allen Markstrahlzellen fand sich Stärke; auch einige immergrüne Pflanzen besaßen Stärke in den parenchymatischen Zellen (z. B. *Olea europaea*).

Die Poren, welche Gefässe und Markstrahlen mit einander verbinden, nehmen zuweilen ganz bedeutende Dimensionen an. Bei *Aristolochia Siphon* und *Calycanthus floridus* haben sie z. B. einen Längsdurchmesser von 10 Mikrom. und einen Querdurchmesser von 5—6 Mikrom. Bei *Morus alba*, *Vitis vinifera* und *Staphylea pinnata* sind sie gewöhnlich ebenso gross oder einige Mikromillimeter grösser (bis zu 12 Mikrom.). Doch werden einige noch umfangreicher; sie stellen

dann nicht mehr Kreise und Ellipsen im Querschnitt dar, sondern langgezogene unregelmässige Figuren; häufig reichen sie in der Flächenansicht, welche der Radialschnitt bietet, von einer Seitenwand zur anderen; es sieht aus, als ob an solchen Stellen die Membran gleichsam fortgerissen wäre. Messungen dieser Poren ergaben eine Länge bis zu 18 Mikrom., während die Breite nicht mehr als 5 betrug. Bei *Vitis* beobachtet man eine schwache Hofbildung bei diesen unregelmässigen Poren; auch bei *Morus* kann man keinen deutlichen Hof konstatiren.

*Laurus* dagegen hat Poren, welche zum Theil echte Höfe aufweisen; daneben sind auch unbehöftete und schwach behöftete Poren vorhanden. Alle drei Modificationen kommen durcheinander an ein und derselben Berührungsstelle von Gefäss und Markstrahl vor; ja sogar in der nämlichen Wand einer Markstrahlzelle findet man behöftete und unbehöftete Poren neben solchen mit schwach angedeuteten Höfen.

Die Grösse der elliptischen unbehöfteten Poren zwischen Gefässen und Holzparenchymzellen beträgt bei den letzteren drei Pflanzen für den Längsdurchmesser 7, für den Querdurchmesser 5 Mikrom.

Mit *Morus alba* übereinstimmend in Bau und Anordnung der Gefäss-Markstrahlporen verhält sich *Juglans regia*. Die Mehrzahl der betreffenden Poren ist von derselben Grösse und Gestalt wie diejenigen von *Carya amara*, sie sind also unbehöft; zwischen diesen kommen nun andere vor, welche bald deutlich behöft, bald schwach behöft erscheinen. Letztere sind dann doppelt so gross als die ersteren. Die Poren, welche Holzparenchym und Gefässe verbinden, sind bei *Juglans* gleichfalls unbehöft.

Ein letzter Typus ist endlich der, bei welchem die Tüpfel des Gefässes regelmässig behöft bleiben, wenn ein Markstrahl die Gefässwand berührt. Ich fand dieses Vorkommniß unter anderen bei *Myrtus communis*, *Eucalyptus globulus*, *Quercus pedunculata*, *Acaciu sarmentosa*, *Syringa vulgaris*, *Daphne Mezereum*.

## § 7.

Wir wollen nun die Dicotylen verlassen und uns für einen Augenblick den *Monocotylen* zuwenden. Natürlich kann hier nur von Poren zwischen Gefässen und Holzparenchymzellen die Rede sein. Nicht selten findet man auch hier, dass eine Hofbildung in den Gefässwandungen fehlt, jedoch sind die behöfteten Tüpfel bei weitem die häufigeren. Im Allgemeinen sind die behöfteten und unbehöfteten von gleicher Grösse; doch ereignet es sich zuweilen, dass die unbehöfteten jene auffallende Grösse erreichen, welche die nach den Gefässen führenden Markstrahlporen von *Vitis vinifera* besitzen. So waren in einer Wurzel von *Bambusa arundinacea* Poren zwischen Gefässen und Holz-

parenchymzellen von 14 Mikrom. Länge und 4 Mikrom. Breite vorhanden; dasselbe wurde in dem verdickten Blattstiel von *Oncidium sphacelatum* konstatirt. Kleinere unbehöftete Poren von der Grösse der vorhandenen Porenhöfe konnten im Blüthenschaft von *Anthericum phalangium*, im Stengel von *Ruscus aculeatus* und anderwärts beobachtet werden.

### § 8.

Welche Bedeutung können jene Poren zwischen Markstrahlen und Holzparenchym einerseits, und Gefässen und Tracheiden andererseits haben? Ich meine diese, dass Markstrahlen und Holzparenchymzellen einen innigen Zusammenhang mit den Gefässen haben, dass zwischen beiden Elementen ein lebhafter Verkehr stattfindet. Durch die Untersuchungen von J. Troschel<sup>1)</sup> ist festgestellt worden, dass die Holzparenchymzellen mit den Markstrahlen anastomosiren, und dass nirgends eine Parenchymzelle von allen Seiten in Libriform eingeschlossen ist.

Das Vorhandensein der grossen Poren zwischen Gefässen und parenchymatischen Zellen entspricht der Schwendener'schen Auffassung<sup>2)</sup>, nach welcher Gefässe und Holzparenchym, einschliesslich der Markstrahlen, in inniger Beziehung zu einander stehen. Im Folgenden sollen die Resultate der hierüber angestellten Versuche den positiven Beweis liefern, dass eine Wechselwirkung von Holzparenchym und Gefässen in der That stattfindet.

## C. Experimenteller Theil.

In welchen Zellen des Holzes wandert der gelöste Zucker? Um eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu geben, wäre es am besten gewesen, direkt mit Zucker zu experimentiren, doch stellen sich diesem Versuche stets technische Schwierigkeiten entgegen, weil es nicht gelingt, den Zucker mikroskopisch nachzuweisen. Die einzige bekannte Methode zur Erkennung des Zuckers beruht darauf, Kupfervitriol zu Kupferoxydul zu reduzieren. Da aber diese Reduktion nicht bloss vom Zucker hervorgerufen wird, sondern auch von anderen gelegentlich im Pflanzenreich vorkommenden Substanzen, so war ich auf andere Mittel angewiesen, um derartige Fehlerquellen zu vermeiden.

Nach einigen misslungenen Versuchen<sup>3)</sup> glückte es, in der Galläpfel-

1) Dissert. Berlin 1879.

2) Mechan. Princip pag. 153.

3) So wurde u. a. eine schwache Lösung von Eisenchlorid (1:200) in einen Zweig hineingepresst, aber mit gänzlich negativem Resultat. Das Eisen wurde von den Membranen gar nicht aufgenommen, sondern in denjenigen Zellwänden, welche mit der Lösung direkt in Verbindung standen, zurückgehalten. Das Lösungswasser

gerbsäure (Tannin) eine allen Anforderungen entsprechende Substanz zu erhalten. Dieser Stoff ist um so mehr allen anderen Körpern vorzuziehen, da er mit dem Zucker in naher Beziehung steht; er liefert bekanntlich, mit Wasser erhitzt, Zucker und Gallussäure. In den Eisensalzen war ein treffliches Erkennungsmittel für Gerbsäure gegeben; geringe Quantitäten von einprozentigen Lösungen konnten mit grösster Bestimmtheit nachgewiesen werden. Da Tannin häufig in den parenchymatischen Zellen des Holzes und der Rinde gefunden wird (*Morus alba* hat im Holzparenchym, in den Markstrahlen und der Rinde, *Acer* nur in der Rinde Tannin), so kann es auch denjenigen Pflanzen nicht schädlich sein, welche es entbehren. Natürlich waren nur letztere Pflanzen zum Experimentiren geeignet oder solche, welche zur Zeit des Versuches keine Gerbsäure aufwiesen. Am besten bewährte sich *Aesculus hippocastanum*.

Ehe jedoch die Ergebnisse der Versuche sicher wurden, musste das Verhalten der Gerbsäure zu den Membranen der verschiedenen Zellen erforscht werden. Wenn allen Zellen Tannin zur Aufnahme geboten wurde, so konnten entweder sämtliche Zellen dasselbe zurückhalten, so dass mit Eisenchlorid ein gleichmässiger schwarzblauer Niederschlag entstand, oder es speicherten nur gewisse Elemente die Lösung und diese zeigten mit Eisenchlorid eine Fällung, die übrigen dagegen nicht.

Lässt man Schnitte längere Zeit in einer einprozentigen Tanninlösung liegen und erwärmt etwas, so bekommt man mit Eisenchlorid, welches stark verdünnt sein kann (1:100), in allen Zellen und Membranen, nachdem die Schnitte mit Wasser abgespült worden sind, die Fällung von gerbsaurem Eisen; daraus ergiebt sich, dass alle Zellmembranen Tannin zu speichern vermögen, wenn es ihnen geboten ist. Zeigen bei den Versuchen gewisse Zellen keinen Niederschlag mit Eisen, so kann man sicher annehmen, dass die Flüssigkeit durch sie ihren Weg nicht genommen hat.

Die Experimente fanden im Frühjahr an Zweigen von *Aesculus hippocastanum* statt, deren Blütenknospen eben aufbrachen. Das Mark von ca. 2,5–3 cm. dicken Aesten wurde ungefähr 8 cm. weit herausgebohrt, ein Glasröhrchen etwa bis zur Hälfte in die Höhlung gesteckt und mit Siegellack luftdicht befestigt; ebenso wurde die Schnittfläche mit Siegellack überzogen, um eine Communication der Gefässe mit der Atmosphäre zu verhindern und um das Austrocknen des Zweiges zu vermeiden. Die Röhre wurde darauf mit Tanninlösung (1:100) angefüllt und mit einer grösseren Menge derselben Flüssigkeit in Verbindung gebracht. Der so präparirte Ast wurde bei einer Temperatur von 20–24° C. sich selbst überlassen. Soviel Flüssigkeit, als die jungen

---

dagegen drang überall hin und quoll aus den zufälligen Wunden des Zweiges deutlich hervor. Ebenso wenig saugte ein Ast von *Aesculus hippocastanum* die Eisenlösung auf.

Blätter verdunsteten, wurde durch das Glasröhrchen aufgesogen. Die Knospen brachen auf und entfalteten ihre bereits angelegten Blätter; neue entstanden nicht, auch fand kein Wachsthum der vorhandenen statt, doch blieben diese frisch, ein Zeichen, dass das Leben des Zweiges nicht erlosch. Nach 10—14 Tagen wurden die Aeste untersucht und die Gefässe theilweise mit Luft, theilweise mit Flüssigkeit erfüllt gefunden; mit Eisenchloridlösung färbten sich die Gefässe und einige sie berührende Holzparenchym- und Markstrahlzellen schwarz; das Libriform, das Mark und die Rinde waren frei von jedem Niederschlag und mit Ausnahme der Rindenzellen waren sie mit Luft gefüllt. Nicht nur die spärlich vorhandenen Holzparenchymzellen des ältesten Jahresringes, sondern auch die der übrigen Jahresringe enthielten Tannin. Die Gerbsäure konnte noch in einer Höhe von einem Meter und darüber nachgewiesen werden.

Dies die Thatfachen. Was folgt nun aus ihnen für die Saftbewegung? In den Gefässen kann ein Aufwärtsströmen nicht stattgefunden haben. da Luft und Flüssigkeit eine Jamin'sche Kette in ihnen bildete und da die Gefässe nicht in Berührung mit der Tanninlösung waren. Ebenso wenig können die Libriformzellen in ihren Membranen die Lösung hinaufgeleitet haben, weil sie keinen Niederschlag zeigten. Demnach waren nur die Markstrahlzellen und das Holzparenchym, welches nur in einzelnen Zellen um die Gefässe sich befindet, bei der Strömung betheiligt. Von der Markregion, wo die Flüssigkeit mit dem Holz in Berührung stand, drang die Lösung durch die Zellen des Markstrahls in die Holzparenchymzellen vermöge der endosmotischen Kräfte derselben; aus einer Zelle trat das Tannin in die nächste über und wurde dabei in die Gefässe durch die Poren hindurchgepresst; dort vermischte es sich mit dem in diesen befindlichen Wasser.

Für den Haushalt der Pflanzen haben wir uns diese Verhältnisse folgendermassen zu denken:

Hat eine Zelle des Parenchyms bei hoher Temperatur sich hinreichend mit Wasser versorgt, so wird, wenn der Primordialschlauch, etwa in Folge einer Temperaturniedrigung, filtrationsfähiger wird, so viel Wasser aus der Zelle austreten, bis das Gleichgewicht zwischen der endosmotischen Wirkung des Inhalts und der durch den hydrostatischen Druck verursachten Filtration wiederhergestellt ist. Wenn die betreffende Zelle an ein Gefäss grenzt, wird das Wasser in dieses hineingepresst, wobei dann die oben besprochenen Poren eine leichte Communication gestatten. Giebt eine Zelle andererseits Wasser an ihre Umgebung ab, so ergänzt sie ihren Bedarf entweder aus der benachbarten Parenchymzelle, oder sie schöpft aus den Gefässen, welche gleichsam als die Reservoirs für grössere Mengen zu betrachten sind.

## Schluss.

Als die wesentlichsten Resultate der vorliegenden Abhandlung betrachte ich folgende:

1. Die Markstrahlzellen der Coniferen stehen mit den Holzzellen durch Poren in Verbindung, welche in der Wand der Markstrahlzelle stets unbehört, in der Tracheidenwand bald behört, bald unbehört sind.

2. Bei einigen *Pinus*arten, deren Markstrahlen grosse Eiporen besitzen, sind die benachbarten Tracheiden an der Berührungsstelle des Markstrahls durch Querbalken versteift. Im Frühjahrsholz sind zuweilen noch jene Tracheiden mit Streben versehen, welche an die bereits versteiften grenzen, und zwar befinden sich auch hier die Streben in gleicher Höhe mit den Markstrahlen.

3. Markstrahltracheiden werden nur bei *Abietineen* angetroffen und treten in zwei Modifikationen auf; die einen Zellen, bei *Pinus*arten vorkommend, sind zackig verdickt und in grosser Anzahl der Reihen vorhanden; die zweite Form findet sich bei vielen *Abies*arten, sowie bei *Cedrus* und *Larix*. Die Zellen dieser Art sind schmal, nicht zackig verdickt und meist in einer oder zwei Reihen an den einzelnen Markstrahlen vorhanden.

4. Die Hofporenzellen der Coniferenmarkstrahlen funktioniren als Wasserbehälter; sie sind als Wasserzellen zu bezeichnen.

5. Die Markstrahlzellen der Dicotyledonen sind mit den Gefässen durch Poren verbunden, welche zuweilen eine enorme Ausdehnung erreichen und nach Grösse und Form in mehrere Gruppen geschieden werden können.

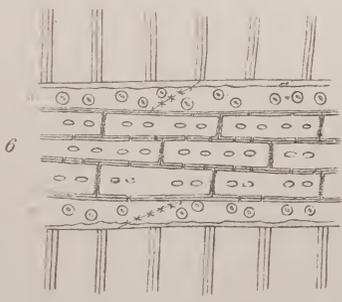
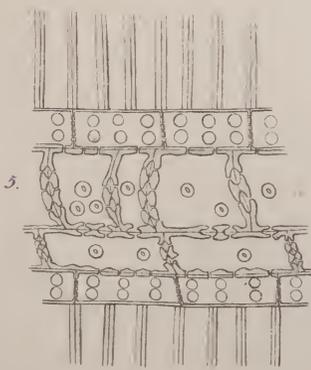
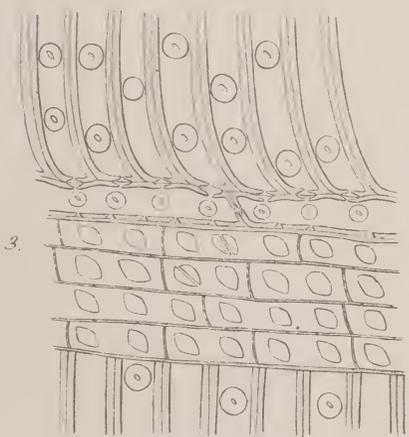
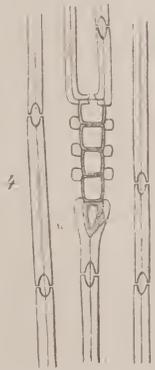
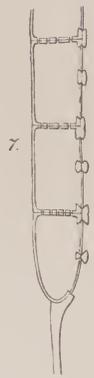
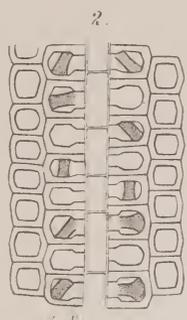
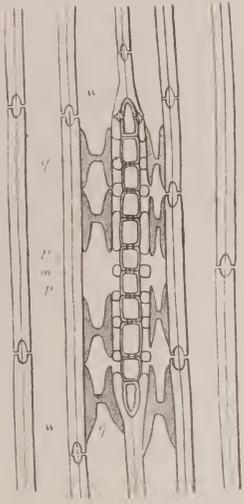
6. Holzparenchym nebst Markstrahlengewebe steht in inniger Beziehung zu den Gefässen und stellt mit diesen wohl vorzugsweise die Bahnen für Lösungen organischer Verbindungen dar.

---

## Erklärung der Figuren von Taf. VII.

Es bedeutet in allen Figuren: q = Querversteifungen in den Tracheiden; p = Porus; m = Membransubstanz; w = Wasserzellen.

1. Tangentialschnitt von *Pinus nigra*.
  2. Querschnitt von *Pinus nigra*. In Fig. 1 sind 8 Querversteifungen, in Fig. 2 sind 10 gezeichnet.
  3. Radialer Längsschnitt eines Markstrahls von *Pinus Ayacahuite*.
  4. Tangentialschnitt von *Pinus Ayacahuite*.
  5. Radialer Längsschnitt von *Pinus Canariensis*.
  6. Markstrahl von *Abies pectinata*.
  7. Markstrahlzellen von *Salix fragilis*; rechts die Poren, welche in das Gefäss führen.
-



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Königlichen botanischen Gartens und des botanischen Museums zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [2](#)

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

Artikel/Article: [IV. Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. 210-232](#)