

Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproß- achsen, verursacht durch Paraffine.

Von
Ernst Schilling.

Mit 43 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen bildet eine Arbeit von P. Wisniewski: „Über Induktion von Lenticellenwucherungen bei *Ficus*“, erschienen im Mai 1910. (Bulletin de l'académie des sciences de Cracovie, Série B: sciences naturelles.) Der Verfasser teilt mit, daß es ihm gelungen sei, durch regelmäßiges, in mehrtägigen Abständen erfolgtes Bestreichen der Zweigoberfläche von *Ficus australis* und *elastica* mit flüssigem Paraffin Lenticellenwucherungen zu erzeugen. Wurden die Zweige häufig, etwa alle sieben Tage, paraffiniert, so erhielt er weiße Wucherungen, bei Zweigen, die in längeren Zwischenräumen bestrichen wurden, waren mehr oder weniger braune Wucherungen zu sehen. Das Auftreten der Wucherungen erfolgte teils schon nach wenigen Tagen, teils erst nach drei bis vier Wochen langer Einwirkung des Paraffins. Die ersten Wucherungen machten sich meist in der Nähe der Knoten der Zweige bemerkbar, später an den übrigen Teilen der Internodien. Manchmal können sie sich in regelmäßigen, längsverlaufenden Reihen anordnen, manchmal ganze Zweigteile bedecken.

Wisniewski untersucht dann auch den anatomischen Bau der Wucherungen und kommt zu dem Ergebnis, daß sie im Prinzip mit den Lenticellenwucherungen übereinstimmen, die man erhält, wenn man Zweige in feuchte Luft oder Wasser bringt. Diese Erscheinung ist ja längst bekannt und häufig untersucht worden, vgl. z. B. H. v. Schenk, 1889, v. Tubeuf, 1898, Deveaux, 1900, Küster, 1903. Die Wucherungen nun, die Wisniewski durch

häufiges Paraffinieren als weißliche Gebilde erhielt, verhielten sich anatomisch zu den Lenticellen so, daß sie eine starke Elongation in radialer Richtung entweder nur der Füllzellen, oder auch der Verjüngungsschicht und der Phellodermzellen zeigten. Die mehr bräunlichen Wucherungen wichen hiervon ab, indem die Zellen sich nicht nur ausdehnten, sondern auch Querwände anlegten; diese Veränderungen blieben außerdem nicht auf das Gewebe der Lenticelle beschränkt, sondern konnten sich auch auf darunter und seitlich davon gelegene Rindenzellen erstrecken. Ferner sind diese Lenticellenwucherungen charakterisiert durch die Anwesenheit von dicken Korkschichten, die sich nur unwesentlich durch schwache Streckung ihrer Zellen vom normalen Kork unterscheiden. Auch die Bildung der Korkschichten kann wieder seitlich der Lenticellenanlage, vornehmlich durch Beteiligung der Peridermzellen, erfolgen, so daß z. B. benachbarte Lenticellen dadurch verbunden werden können. Die beigefügten Mikrophotogramme geben wohl eine Übersicht, leider aber keine anatomischen Einzelheiten wieder. —

Worauf nun diese Wirkung des Paraffins beruht, ist nach Wisniewski noch unbestimmt. Es gelang ihm, an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen von *Ficus* ebenfalls Lenticellenwucherungen zu erhalten, nicht aber, wenn die Zweige an der Pflanze belassen wurden und sich durch darübergezogene Glasröhrchen, die innen mit feuchtem Löschpapier ausgekleidet waren, in dunstgesättigter Atmosphäre befanden. Er zieht aus seinen Experimenten den Schluß, „daß durch die Wirkung des Paraffins und des Wassers die Wucherungen leichter, als in gesättigter Atmosphäre entstehen können. Die Wirkung des Paraffins also und des Wassers besteht zum mindesten nicht allein in der Hemmung der Transpiration; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß hier überhaupt andere Faktoren mit im Spiele sind.“ Soweit die Arbeit von Wisniewski. —

Von sonstigen Reizwirkungen der Kohlenwasserstoffe aus der Paraffinreihe scheint nur der eine Fall bekannt zu sein, den Duggar (1901) beschreibt. Vgl. das Referat von Küster im Zentralblatt für Bakt. 1901, 2. Abt. VII, S. 937: „Von chemischen Agentien, welche die Keimung befördern, nennt Verf. zunächst Paraffin. Sporen von *Aspergillus flavus* keimten auffallend gut in destilliertem Wasser, das in Flaschen mit Paraffinverschluß aufbewahrt gewesen war. — Auf andere Pilze blieb Paraffin ohne Wirkung. (*Penicillium*, *Phycomyces*).“ Für höhere Pflanzen ist jedenfalls irgendeine Reiz-

wirkung des Paraffins nicht festgestellt worden. R. H. Schmidt (1891) beschäftigt sich mit der Aufnahme fetter Öle seitens der Pflanze und macht in diesem Zusammenhang auch Versuche mit Paraffinöl an jungen Keimpflanzen von *Pisum sativum* und *Vicia faba*. Er kommt zu dem Ergebnis, daß das Paraffinöl sich wohl in den Interzellularen verbreitet, aber niemals imstande ist, in die lebende Zelle einzudringen. Auch eine Schädigung der Zellen war nicht festzustellen. Heller, der (1904) die Wirkung ätherischer Öle und verwandter Stoffe auf Pflanzen untersucht, verneint ebenfalls die Aufnahme von Paraffinöl in die lebende Zelle. Er betont auch, daß bei Kohlenwasserstoffen der gleichen Reihe die Schädlichkeit mit steigendem Siedepunkt abnimmt: Paraffin ist unschädlich, während z. B. Benzin und Petroleum starke toxische Wirkung haben. Krýz (1813) gibt an, daß Balsaminen imstande sind, aus dem Boden, der mit Vaselineöl begossen wird, dieses aufzunehmen; das Öl dringt in Interzellularen und Gefäße ein, verbreitet sich überall hin und führt nach einiger Zeit den Tod der Versuchspflanzen herbei. Irgendwelche Wucherungen wurden nicht bemerkt. Wenn wir, für unseren Zweck, die Ergebnisse der genannten Arbeiten noch einmal überblicken, können wir sagen: Paraffinöl vermag nicht in lebende Zellen einzudringen, es ist für die Pflanze unschädlich und übt, von einem einzigen Fall bei Pilzsporen abgesehen, keine Reizwirkung aus; überzieht man jedoch Zweige von *Ficus*, so reagieren diese mit Lenticellenwucherungen. —

Die Aufgabe nun der vorliegenden Untersuchungen war es, näheres über die Entstehung der Lenticellenwucherung zu ermitteln, vor allem aber sollte geprüft werden, ob sich experimentell durch Paraffinwirkung weitere abnorme Gewebeveränderungen an Pflanzen erzielen ließen, wie sie unter anderen Bedingungen häufig auftreten: Intumescenzen, Hypertrophien, Hyperplasien. Bezüglich Nomenklatur und Einteilung dieser Bildungen wurde dem System von E. Küster gefolgt, wie er es in der „Pathologischen Pflanzenanatomie“ 1903 entwickelt hat. Wir sprechen demgemäß von Hypertrophie dann, wenn durch einen abnormalen Wachstumsprozeß, bei Ausschluß von Zellteilungen, abnorm große Zellen entstehen, und wir bezeichnen sowohl die einzelne Zelle, als auch eine ganze Wucherung als „Hypertrophie“. Im Gegensatz hierzu wollen wir „alle abnormalen Massenzunahmen, die durch Zellenteilung zustande kommen, als Hyperplasie bezeichnen“ (a. a. O. S. 132 ff.). Intumescenzen schließlich haben wir dann vor uns, wenn Hypertrophien lokal, an

engbegrenzten Stellen auftreten (vgl. S. 187). Im Laufe der Untersuchung wird Gelegenheit sein, weitere Bemerkungen über die eben genannten Gewebe und ihre Eigentümlichkeiten zu machen.

A. Zur Versuchsanstellung.

I. Die angewandten Stoffe.

Für die Versuche wurde in erster Linie Paraffinum liquidum benutzt. Es ist bekanntlich eine farblose Flüssigkeit von etwa öartiger Konsistenz und stellt ein Gemisch dar von höher (über 300°) siedenden Kohlenwasserstoffen der Reihe $C_n H_{2n+2}$. Von hierhin gehörigen Stoffen wurden ferner benutzt: Oleum vaselini flavum, ein gelbliches Vaselineöl, und gelbe (sog. Cherborough-) Vaseline von der bekannten, etwa butterartigen Konsistenz. Auch fand eine Mischung aus gleichen Teilen Hartparaffin (Schmelzpunkt 42°) und Paraffinöl Verwendung; sie schmolz bei ca. 25°.

Die Stoffe waren chemisch rein; Verunreinigungen, die aus den Fabrikprozessen (Behandlung mit conc. H_2SO_4 u. conc. KOH) herstammten, wurden nicht festgestellt. Ein weißes Vaselineöl wurde verworfen, weil ihm Spuren von Dinitrobenzol beigesetzt waren. Für die Stoffe ist bekanntlich charakteristisch ihre außerordentlich geringe Reaktionsfähigkeit; für den lebenden Organismus sind sie ohne Bedeutung. Es war deshalb nicht zu befürchten, daß selbst bei längerer Versuchsdauer Veränderungen chemischer Natur eintraten. Allerdings soll nach Rahn (1906) ein *Penicillium* imstande sein, Paraffin als Kohlenstoffquelle zu benutzen, und nach Cola (1912) gedeihen die zu den Dictyosporeae gehörigen *Macrosporium* und *Trichaegum* auf Paraffinum liquidum; bei unseren Versuchen wurde jedoch keine Infektion beobachtet, das Paraffin blieb unverändert. —

Zum Vergleich wurden noch einige andere Stoffe herangezogen: Ölsäure, die bekanntlich eine ungesättigte Säure von der Zusammensetzung $C_{17}H_{33}COOH$ ist und, wie Schmidt zeigte, durch Zellmembranen zu diffundieren vermag; sie erwies sich als schädlich. Knochenöl (Gemisch der Glycerinester der Fettsäuren) erwies sich ebenfalls als stark giftig, es wird bekanntlich unter dem Einfluß des Luftsauerstoffes zersetzt. — Kakaobutter (bestehend

aus den Glyceriden der Palmitin-, Stearin-, Arachin-, Ölsäure) fand mit Vaseline gemischt (1 Teil mit 4 Teilen Vaseline) Verwendung.

Schließlich wurden noch 0,1 % wässrige Sublimatlösung und Kupferoxydammoniaklösung angewendet auf eine Mitteilung von N. Marx (1911) hin; sie erzielte mit diesen Stoffen Intumescenzbildung.

II. Zur Methode.

Alle Stoffe, deren Wirkung untersucht werden sollte, wurden mittels Pinsel auf die Zweige oder Blätter aufgetragen. Es empfahl sich die Anwendung mittelgroßer und mittelweicher Haarpinsel, da beim Bestreichen mit einem zu harten Pinsel locker gebaute Wucherungen sehr leicht zerstört wurden, mit einem zu weichen Pinsel aber war es schwierig, bei behaarten Objekten die Stoffe, besonders Vaseline, gleichmäßig aufzutragen. Die Abgrenzung der Versuchszonen auf den Zweigen geschah durch Baststreifen, die Länge der Zonen war etwa 5 bis 15 cm. Handelte es sich darum, ein äußerliches Sichausbreiten der dünnflüssigen Stoffe zu verhindern, so wurden ober- und unterhalb der zu bestreichenden Zone etwa 1 cm breite Ringe aus stark zusammengepreßter Watte fest um die Achse gewickelt und mit Bast befestigt. Brachte man je drei solcher Ringe an, so genügte dies selbst bei orthotrop wachsenden Trieben, um den flüssigen Stoff auf die Versuchszone zu beschränken. Bei längerer Versuchsdauer wurden außerdem die inneren, vollgesogenen Watteringe erneuert. Um ein Ausbreiten der flüssigen Stoffe (Paraffin- und Vaselineöl) leicht erkennen zu können, wurden diese bei manchen Versuchen mit Sudan III gefärbt, nachdem Kontrollversuche die Unschädlichkeit dieses Farbstoffes ergeben hatten.

Am einfachsten gestalten sich die Versuche mit Vaseline, die sich ja wegen ihrer Zähigkeit nicht ausbreitet. Hier genügte bis zum Auftreten von Wucherungen stets ein einmaliges Überziehen der Versuchszone und dann stetige Kontrolle. Es wurde erst wieder gestrichen, wenn die auftretenden Wucherungen den Vaselineüberzug durchbrachen, je nach Versuchszweck noch 2—3 mal oder noch öfters. — Ebenso verhielt es sich mit den beiden vorhin genannten. Nur mußten beide, da sie bei gewöhnlicher Temperatur fest waren, vor dem Auftragen erwärmt werden. Das Auftragen

erfolgte dann bei etwa 23° und wurde ohne Schädigung ertragen. Auch mußte darauf Bedacht genommen werden, daß gelegentlich heiße Sommertage die Masse zum Schmelzen brachten. — Häufigeres Pinseln erforderten die Versuche mit den flüssigen Stoffen: da sie sich nicht nur äußerlich ausbreiten, sondern auch in die Pflanzen eindringen und in den Intercellularen weiter geleitet werden, ist nach einiger Zeit (etwa ein bis mehrere Tage) die Versuchszone nicht mehr so von ihnen bedeckt, daß man von einem luftdichten Abschluß sprechen kann, worauf es gerade bei den meisten Versuchen ankam. Einmaliges Pinseln verursachte hier meist gar keine Wucherungen oder nur geringe Emporwölbung der Lenticellen. Andererseits zeigte sich, daß tägliches Bestreichen bei allen Versuchspflanzen schädigend und wachstumshemmend wirkte. So wurde auch, nach mehreren Probeversuchen mit *Syringa*, davon abgesehen, eine Versuchsmethode öfters anzuwenden, nach der über die Zweige eine Glasröhre gezogen und mit Paraffinöl gefüllt wurde; nur in einem Fall traten ganz geringe Lenticellenwucherungen auf, alle Versuchszweige starben bald ab. Daraus ergab sich als zweckmäßigste Methode eine häufige Kontrolle zur Feststellung, ob ein Bestreichen der Versuchszone nötig war, und darnach eventuelles Nachpinseln: bei schnell reagierenden Objekten jeden zweiten oder dritten Tag, bei anderen etwa jeden fünften und sechsten Tag; bei manchen genügte es, wenn alle 10–14 Tage der „Anstrich“ erneuert wurde.

III. Der Verbleib der Stoffe.

Nach Schmidt und Heller wird Paraffin nicht in die Zellen aufgenommen, dasselbe wird von Vaseline und Vaselineöl gelten. Auch Kakaobutter vermochte nach Schmidt nicht in Zellen einzudringen.

Demnach ist die Beantwortung der Frage nach dem Verbleib der Stoffe (die doch, wie wir schon erwähnten, außer Vaseline der erneuten Auftragung bedürfen) und damit auch nach dem Zustandekommen ihrer Wirkung im wesentlichen eine physikalische.

Die einfachsten Verhältnisse ergibt hier natürlich die Vaseline: untersucht man die überzogenen Pflanzenteile mikroskopisch, so sieht man wohl, daß die Masse überall die Oberhaut überzieht, aber nirgends in die Pflanze eindringt, selbst nach monatelanger Einwirkung nicht. Nur dort, wo hervorgequollene Wucherungen

wieder neu überpinselt wurden, findet sie sich spärlich in den Inter-cellularen zwischen den Wucherzellen, sie ist beim Pinseln hineingekommen. Der Vaselineüberzug bleibt also nur oberflächlich, und wir erreichen damit, daß für die betr. Zone die Oberhaut, Spaltöffnungen und Lenticellen für Gasaustausch und Transpiration nicht mehr in Frage kommen. Anders verhält es sich mit dem Paraffin- und Vaselineöle. Einmal breitet es sich, wenn es nicht daran durch Watteringe gehindert wird, schnell äußerlich aus und überzieht Zweige, Blattstiele und Blätter. Auch an orthotrop wachsenden Zweigen ist ein beträchtliches Aufsteigen des Öles, das wohl durch die Unebenheiten der Rinde und Kapillarkräfte bedingt ist, zu konstatieren. (Ein in einem verschlossenen Standzylinder senkrecht aufgehängter, 1 cm breiter und 45 cm langer Fließpapierstreifen, der unten in ein Schälchen mit Paraffinöl taucht, war nach 4 Wochen bis obenhin vollgesogen.) Dann aber dringt es ins Innere und verbreitet sich durch die Inter-cellularen überall hin: ins Collenchym, Rindenparenchym, manchmal wurde es im Siebteil der sekundären Rinde (*Aesculus* u. a.) in nachträglich entstandenen Inter-cellularen geradezu gespeichert. Nur im Kambium und Holz wurde es nicht gefunden. Diese Ausbreitung im Innern konnte ohne Eingriffe natürlich nicht verhindert werden, und so wanderte das Öl denn z. B. durch Blattstiele in Blätter hinein und schädigte diese. (Gut beobachtet wurde dies z. B. bei *Sambucus* und *Ficus*). In den Luftwurzeln von *Philodendron* stieg das Paraffin ebenfalls z. B. bei einem Versuch 40 cm über die gepinselte Zone nach oben, nach unten bis zum 30 cm entfernten Vegetationspunkt; es brachte auf diesen Strecken die Lenticellen (die außerhalb der eigentlichen Versuchszone lagen und äußerlich vollständig frei von Paraffin waren) zum Wuchern! Wir erreichen also mit dem Pinseln hier nicht nur, daß die Oberfläche der Versuchszone für Atmung und Transpiration ausgeschaltet wird, sondern auch, daß im Innern durch Verstopfung und Ausfüllung der Inter-cellularen diese beiden wichtigen Funktionen für einzelne Zellen und Zellkomplexe erschwert werden: in welchem Grade, läßt sich natürlich nicht sagen, wenn sich aber bei der mikroskopischen Untersuchung Bilder fanden, derart, daß in Geweben auf weite Strecken hin buchstäblich jeder Inter-cellularenraum angefüllt war, so wird man mit einer ganz erheblichen Störung der Atmung und Assimilation, sowie der Transpiration rechnen dürfen. Wir haben also später auf diese Faktoren zu achten. Was das Eindringen der Flüssigkeiten betrifft, so erfolgte

dies, wenn man von Rissen und mehr zufälligen Öffnungen der Oberhaut absieht, durch die Lenticellen; am schnellsten dann, wenn aus diesen lockeres, interstitienreiches Wuchergewebe hervorquoll. In die lenticellenfreien Zweige (*Rosa*, *Kervia*, *Vaccinium*) drang das Öl überhaupt nicht ein, in den mit sehr wenig Lenticellen besetzten Zweigen (*Ilex*, *Sophora*) war es entweder nur in minimalen Spuren oder auch gar nicht zu finden; Wucherungen wurden auch nicht gebildet. Ebenso drang es nicht in die lenticellenfreien grünen Stengel ein. Auf welche Weise die Fortbewegung des Öles geschieht, ist mir nicht ganz klar: außer Kapillarkraft und Oberflächenspannung könnte eine Beteiligung lebender Zellen recht wohl in Frage kommen. Es wurde nämlich häufig beobachtet, daß Zellen in die mit Öl gefüllten Interzellularräume hineinwuchsen, und damit muß eine Verdrängung der Flüssigkeit verbunden sein. —

Um die Wegsamkeit der Interzellularen für Paraffinöl zu prüfen, wurde noch eine Anzahl Injektionsversuche mittels Pravazscher Spritze gemacht.

IV. Auswahl der Objekte.

Wisniewskis Untersuchungen bezogen sich nur auf zwei verwandte Pflanzen, *Ficus australis* und *F. elastica*. Es galt also festzustellen, wie weit die Erscheinung, auf Paraffinpinseln mit Lenticellenwucherungen zu reagieren, verbreitet war, und dieserhalb wurde mit einer ganzen Reihe von gleich zu nennenden Pflanzen experimentiert. Da ferner bekannt war durch die Arbeiten von Deveaux (1900), Küster (1903), Vouk (1909), daß Wasser oder feuchte Luft nicht nur an Zweigen, sondern auch an anderen, mit Lenticellen versehenen Organen, wie Wurzeln und Knollen, Wucherungen hervorrufen kann, sollte verursacht werden, ob gleiches vom Paraffin gälte; deshalb wurden Luftwurzeln von *Philodendron* sowie Kartoffelknollen behandelt. Dann sollte die Frage geprüft werden, ob sich durch Paraffin, unabhängig von Lenticellen, Wucherungen erzielen ließen; es wurden deshalb Zweige, die keine Lenticellen besaßen, Blätter und einige einjährige, lenticellenfreie Pflanzen mitbehandelt. Um auch während der Wintermonate Versuche machen zu können, wurden schließlich noch im Warmhaus befindliche Pflanzen, *Artocarpus integrifolia* und *A. Cannoni*, ausgewählt. Im folgenden sind alle behandelten Pflanzen zusammengestellt, und zwar gleich so getrennt, daß unter I diejenigen stehen, die mit Wucherungen reagierten, während die unter II genannten das nicht taten. Die

Benennung der Pflanzen ist die im botanischen Garten in Münster vorgefundene.

I.

<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Philodendron pinnatifidum</i>
<i>Aesculus rubicunda</i>	<i>Rhamnus frangula</i>
<i>Artocarpus Cannoni</i>	<i>Ribes aurcum</i>
<i>Artocarpus integrifolia</i>	<i>Robinia hispida</i>
<i>Catalpa Kaempferi</i>	<i>Salix babylonica</i>
<i>Clerodendron Bungei</i>	<i>Salix longifolia</i>
<i>Cydonia japonica</i>	<i>Salix pentandra</i>
<i>Ficus australis</i>	<i>Salix viminalis</i>
<i>Ficus elastica</i>	<i>Sambucus canadensis</i>
<i>Ficus Schlechteri</i>	<i>Sambucus nigra</i>
<i>Fraxinus excelsior pendula</i>	<i>Spiraea concinna</i>
<i>Justicia Neertii</i>	<i>Spiraea sorbifolia</i>
<i>Magnolia Kobushi</i>	<i>Syringa Emodi</i>
<i>Philodendron cannaefolium</i>	<i>Ulmus americana</i>

Alle diese Pflanzen sind im Besitz von Lenticellen.

II.

<i>Acacia pendula</i>	} Zweige sind schon von Natur mit Korkwucherungen bedeckt
<i>Eronymus japonica</i>	
<i>Ginkgo biloba</i>	} Gymnospermen
<i>Picea pungens</i>	
<i>Thuja Boothii</i>	
<i>Ilex europaeus</i>	} mit sehr wenigen Lenticellen
<i>Sophora japonica</i>	
<i>Gleditschia triacanthos</i>	mit mehr Lenticellen
<i>Kerria japonica</i>	} Zweige ohne Lenticellen
<i>Rosa spec.</i>	
<i>Vaccinium corymbosum</i>	
<i>Goldfussia anisophylla</i>	
<i>Impatiens parviflora</i>	} lenticellenfreie, grüne Stengel
<i>Mirabilis jalapa</i>	
<i>Pelargonium zonale</i>	
<i>Sonchus arvensis</i>	} In die hohlen Blattstiele und Stengel wurde Paraffin injiziert
<i>Anthriscus silvestris</i>	
<i>Heracleum sphondylium</i>	
<i>Polygonum cuspidatum</i>	
<i>Vicia faba</i>	

Solanum tuberosum, Knollen mit Lenticellen

Vanda tricolor, Luftwurzeln ohne Lenticellen

Aesculus rubicunda

Clerodendron Bungei

Goldfussia anisophylla

Mirabilis jalapa

Salix longifolia

Impatiens parviflora

} Laubblätter

Weitere Bemerkungen hierüber folgen im physiologischen Teil.

B. Anatomischer Teil.

I. Versuche mit *Clerodendron Bungei*.

Von dieser Staude wurden kräftig wachsende, ca. 1 m hohe Triebe der Wirkung von Paraffin und Vaseline ausgesetzt. Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, daß in gleicher Weise und unter gleichen äußeren Bedingungen außerdem noch wässeriges 0,1 proz. Sublimat und Kupferoxydammoniaklösung angewendet wurden; Wucherungen ließen sich hiermit nicht erzielen.

Die Versuchspflanzen befanden sich größtenteils im Freien, jedoch wurden für die Untersuchung auch solche Wucherungen benutzt, die an eingetopften Exemplaren oder an Pflanzen, die für Potometerversuche benutzt wurden, auftraten.

Paraffin-Versuche.

Die Pflanze gehört zu den am schnellsten reagierenden Objekten. Zwei Triebe, die am 21. Juli 1912 je auf eine Strecke von 8 cm gestrichen wurden, zeigten bereits nach 4 Tagen ein deutliches Anschwellen der Lenticellen. Am 3. Juli brachen dann die Wucherzellen durch und traten als lockere Häufchen zutage. Sie erschienen zuerst noch durch Reste von ursprünglichen Füllzellen mehr oder weniger bräunlich. In den folgenden Tagen dehnten sich die Lenticellen nicht nur in die Breite, sondern auch in die Länge, und verschmolzen miteinander, so daß am 18. Juli die ganze Paraffinzone von $\pm$ breiten, in der Längsrichtung des Triebes verlaufenden Rissen bedeckt war, aus denen Wuchergewebe hervorquoll. Die eine Pflanze wurde zur Untersuchung benutzt, die andere weiter gepinselt, mit dem Erfolg, daß schließlich die ganze Achse über

und über mit Wucherungen bedeckt war, während von der Epidermis nur noch locker aufsitzende Fetzen zu sehen waren. Anfang August begannen dann die Blätter schlaff zu werden und der Sproß starb ab. Bei anderen Versuchen, wo frühzeitig nach Auftreten der ersten Wucherungen mit dem Weiterpinseln aufgehört wurde, trat bald Bräunung und Verkorkung derselben ein. Im folgenden sind noch einige Reaktionszeiten zusammengestellt:

Nr.	1	gestr.	am	20. Juni	13	reagierte	nach	4 Tagen,
"	2	"	"	21.	"	12	"	" 4 "
"	3	"	"	21.	"	12	"	" 4 "
"	4—6	"	"	28.	"	13	"	" 6 "
"	7	"	"	26. Aug.	13		"	" 6 "
"	8	"	"	23.	"	13	"	" 9 "
"	9	"	"	26.	"	12	"	" 24 "
"	10—12	"	"	26.	"	13	"	" 5 "

Die Triebe, die zu Potometerversuchen verwendet wurden (also abgeschnitten waren und in Wasser standen), brauchten alle längere Zeit, zwischen 12 und 18 Tagen schwankend.

Bei den meisten dieser Versuche nahmen, wie eben geschildert, die pathologischen Veränderungen ihren Ausgang von den Lenticellen: stets trat aus diesen zuerst das Wuchergewebe hervor, und erst als sekundäre Erscheinung erfolgte das weitere Verschmelzen usw. Nun verhielten sich aber einige Triebe anders: die Lenticellen bekamen ebenfalls ein „glasiges“ Aussehen und schwellen an, die Wucherungen blieben dann aber verhältnismäßig klein und verschmolzen auch nicht miteinander; dafür war in der bestrichenen Zone und auch darunter an den Internodien eine deutliche Dickenzunahme zu sehen. So wies z. B. an einem Trieb ein Internodium vor Beginn des Versuches einen Durchmesser von 7—8 mm auf, durch das Pinseln mit Paraffin vergrößerte sich derselbe nach ca. 14 Tagen auf 10—11 mm. —

Ferner traten an mehreren Stellen zwischen den Lenticellen buckelförmige Anschwellungen auf. Die Epidermis lag zuerst noch intakt darüber, wurde dann später gesprengt, und aus diesen Rissen trat Wuchergewebe zutage, so daß nach einigen Tagen diese Stellen, die wir als „Intumescenzen“ bezeichnen wollen, kaum noch von eigentlichen Lenticellenwucherungen zu unterscheiden waren. Später konnte dann auch hier Verschmelzen der einzelnen Wucherungen eintreten.

Bei der jetzt folgenden anatomischen Untersuchung haben wir uns also Rechenschaft zu geben

1. über die eigentlichen Lenticellenwucherungen,
2. über die Dickenzunahme des Triebes,
3. über die Bildung der Intumescenzen.

Anatomie des normalen Triebes.

Schneidet man ein mittleres Internodium eines ca. 8 mm dicken Triebes durch, so erhält man folgendes Bild:

Außen liegt die einschichtige Epidermis, durch Anthocyan-gehalt violett erscheinend, reichlich mit Haaren besetzt. Darunter folgt ein etwa 5—7 Zellschichten starkes Collenchym, das seiner Bauart nach etwa eine Mittelstellung zwischen Bast und Platten-collenchym (nach der Definition von C. Müller, 1890) einnimmt. Es besitzt allseitig verdickte Wände und die Mittellamellen sind nicht zu erkennen, aber die radial verlaufenden Wandungen sind viel weniger stark, so daß man wohl von tangentialen Verdickungs-platten, die ja für Platten-collenchym typisch sind, sprechen kann. In der äußeren, subepidermalen Zellreihe entsteht das Phellogen, das nach außen dünnwandigen Kork, nach innen eine Phelloderm-schicht bildet. Die jüngeren Internodien besitzen kein Phellogen, die ältesten haben schon ca. 4—6 Korkzellagen. Außerdem ist zu bemerken, daß sich im Collenchym bisweilen riesige, meist tangential verlaufende Spalten finden. Die Collenchymzellen besitzen Chlorophyll und etwas Stärke. Nach innen zu gehen sie in ein 3—5—7 Zellagen starkes Parenchym über; die Zellen sind rundlich, derbwandig, reich mit Chlorophyll und Stärke versehen. Auch hier treten wieder, in älteren Internodien, größere Rißbil-dungen auf. Die Bastfasern bilden in älteren Internodien durch Zwischenlagerung von Steinzellgruppen einen geschlossenen Ring, in jüngeren liegen sie noch als getrennte Bündel im Kreise an-geordnet; sie sind meistens von Kammerfaserzellen umgeben, die Oxalatkristalle führen. Dann folgt der Siebteil der sekundären Rinde, der ungefähr dieselbe Breite wie der Parenchymgürtel auf-weist, ein 3—5 Zellreihen starkes Kambium, schließlich Holz und Mark.

Die normalen Lenticellen heben sich als weißliche, etwa 2 mm lange, 1 mm breite, in der Längsrichtung des Triebes verlaufende Höckerchen von der Epidermis ab.

Unter den Lenticellen ist der Collenchymmantel unterbrochen, parenchymatisches, außerordentlich chlorophyllreiches Gewebe ist statt seiner zu finden; die äußeren Schichten stellen das Phelloderm der Lenticelle dar. Darüber liegt, sich seitlich an das Phellogen anschließend, die Verjüngungsschicht. Die aus dieser hervorgehenden Füllzellen sind, in jungem Zustand, farblos und schließen noch verhältnismäßig dicht aneinander, die älteren, weiter außen liegenden sind gebräunt, sie haben sich abgerundet und sind nur locker miteinander verbunden. Zwischenstreifen sind nicht vorhanden. Die Lenticellen der jüngeren Internodien sind noch lückenlos von der Epidermis überzogen, die der älteren haben diese gesprengt.

Die Entwicklungsgeschichte der Lenticellenwucherungen ist nun folgende: Zuerst beginnen die zuletzt gebildeten Füllzellen sich zu vergrößern und tonnen- bis schlauchförmig anzuschwellen, dann geht dasselbe mit den Zellen der Verjüngungsschicht vor sich. Alle diese Wucherzellen strecken sich regelmäßig in radialer Richtung nach außen, durchbrechen oder schieben die alten Füllzellen vor sich her und werden so allmählich als weißliches Wuchergewebe außen sichtbar. Dann fangen die chlorophyllreichen Zellen des Lenticellenphelloderms an, sich zu teilen, und es macht den Eindruck, als ob die Verjüngungsschicht allmählich zentripetal verlagert würde. Die Tochterzellen wachsen ebenfalls zu langen, zylindrischen Schläuchen aus (Fig. 1 S) und zeichnen sich vor den anderen, farblosen Wucherzellen durch ihren Chlorophyllgehalt aus; später schwindet jedoch auch dieser. Ältere Stadien zeigen dann auch



Fig. 1. *Clerodendron Bungei*. Querschnitt durch eine Wucherung. S = Schlauchzellenschicht.

eine Beteiligung des unter und seitlich einer Lenticelle gelegenen Parenchyms: es treten Zellteilungen auf und die neuen Zellen wachsen zu radial orientierten, langen Schläuchen aus. Das Collenchym verändert sich nicht, zeigt aber, wie auch Mark, Markstrahlen, Holzparenchym, Siebparenchym viel weniger Stärke als in normalen Vergleichssprossen. Diejenigen Rindenparenchymzellen dagegen, die noch intakt sind, sind ganz angefüllt mit Stärke, und die aus ihnen entstehenden Schlauchzellen verlieren mit zunehmender Größe ihren Stärkegehalt wieder: alles deutet darauf hin, daß nach den Stellen der Wucherungen hin eine Leitung von Baustoffen erfolgt. Je weiter allerdings die Wucherzellen nach außen zu liegen kommen, desto lockerer wird der Zusammenhang, und schließlich können sie nur mit ihren Tangentialwänden verbunden sein, die großen Interzellularen sind dann mit Paraffinöl angefüllt. In solchen Stadien ist natürlich die Leitung sehr erschwert, die Zellen zeigen dann auch keine Spur von Stärke und Chlorophyll mehr und gehen schließlich zugrunde. Für das Absterben der ganz zu äußerst liegenden Zellen kommt jedenfalls noch die Berührung mit der Luft und die Beschädigung beim Pinseln in Betracht. Diese Zellen bilden dann mit den Füllzellen, die nicht mehr wachstumsfähig waren, eine bräunliche, mit Paraffin durchtränkte Masse, die in den Einzelheiten nicht mehr zu erkennen ist. Wird nun mit dem Pinseln aufgehört, so tritt Stillstand in der Wucherbildung ein, die typischen Schlauchzellen bräunen sich und sterben ab, und schließlich wird in einiger Entfernung darunter Wundkork angelegt. Die Wucherungen haben hier also noch mehr lokalen Charakter. Dies wird anders, wenn weiter gestrichen wird: äußerlich treten dann ja, wie eben geschildert, Reißbildungen auf, die mit Wuchergewebe erfüllt sind und schließlich die ganze Zweigoberfläche bedecken können. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß dann auch die Collenchymzellen sich beteiligen, indem sie zu langen farblosen Schläuchen heranwachsen; vielfach legen sie vorher mehrere Teilungswände an. Die dicken Cellulosewände werden dabei gedehnt, Chlorophyll und etwa vorhandene Stärke verschwinden, die Schlauchzellen sind zartwandig und ihre Wände färben sich mit Chlorzinkjodlösung nicht mehr violett. Wenn schon Periderm angelegt ist, so wachsen Phellogen- und Phellodermzellen ebenfalls aus, an einigen Stellen auch noch junge Korkzellen. Schließlich trat dann auch hier Bräunung und dann Absterben der äußeren Wucherzellen ein; das weitere Verhalten wurde nicht mehr untersucht.

Andere anatomische Bilder wiesen die verdickten Triebe auf. Die eigentliche Lenticellenwucherung blieb meist nur klein und kam für die Verdickung nicht in Betracht. Dafür beteiligte sich hier Parenchym und Kambium in ausgedehntem Maße. (Vgl. Fig. 1.) Alle Parenchymzellen in der bestrichenen Zone zeigen zuerst eine kleine Streckung in radialer Richtung, dann erfolgt in fast jeder Zelle die Bildung von ein, zwei oder drei tangential verlaufenden Querwänden, und jetzt erst setzt eine erheblichere Streckung ein, die die vorher rundlichen Zellen in riesige, radial orientierte, dünnwandige Schläuche verwandelt. Einige Zahlenangaben von einem bestimmten Versuch mögen die Größenzunahme illustrieren. Die Breite des ganzen Parenchymgürtels wurde bei normalen Kontrollachsen mit 5—7—9 Teilstrichen gemessen! Das ganze Wuchergewebe, das jetzt an Stelle des Parenchyms zwischen Collenchym und Bastbündeln lag, zeigte eine Breite von 90—100 Teilstrichen, also mehr als das Zehnfache des Ursprungsgewebes. Die längsten Schläuche liegen außen, d. h. stoßen direkt an das unveränderte Collenchym, und da in dieser Region auch der Zusammenhang der einzelnen Zellen am lockersten ist, so kommt es vor, daß die Zellen sich auch seitlich ausdehnen, und so resultieren riesige Zellgebilde von Keulen- oder Blasenform. Sonst zeigen die Schlauchzellen die ursprüngliche Breite der normalen Parenchymzellen. Erwähnt mag noch werden, daß manchmal zwischen typischen Schläuchen kleinere, mehr rundliche liegen, die aus irgend einem Grunde sich nicht ausgedehnt haben. Wenn man sich vergegenwärtigt, daß aus einer einzigen Parenchymzelle zwei, drei oder auch vier Zellen von so riesigen Dimensionen entstehen, wird man sich zu fragen haben, woher die nötigen Baustoffe kommen. Eine Hinleitung läßt sich wieder bei Beginn der Wucherbildung konstatieren; für die späteren Stadien, wo die Zellen ihren Zusammenhang fast aufgegeben haben, wird sie für die einzelnen Zellen nicht mehr in Betracht kommen, und so muß man annehmen, daß die Zellen dann auf sich selber angewiesen sind und schließlich an Erschöpfung zugrunde gehen. Mit der Verwandlung der derben Parenchymhaut in die zarte Membran der Schlauchzellen sind außerdem Veränderungen chemischer Natur verbunden: Reaktion auf Cellulosereagentien erfolgt nicht mehr. Hierüber wird weiter unten berichtet, da dieselben Verhältnisse auch für die durch Vaseline erzeugten Wucherungen gelten. Der zweite Faktor, der die Dickenzunahme bedingt, ist die Veränderung des Kambiumringes. Während es bei normalen Vergleichstrieben auf Querschnitten 3—5 Zellen

in jeder Reihe erkennen läßt, zeigt es bei verdickten, paraffinierten eine wechselnde Breite von etwa 13—22 Zellen. Außerdem produziert es nach innen Wundholz: die Zellen sind parenchymatisch, dünnwandig, nur einzelne geben Holzreaktion, die anderen aber Cellulosereaktion. In der sekundären Rinde konnten keine Veränderungen wahrgenommen werden, obschon in den Intercellularen reichlich Paraffinöl vorhanden war.

Die dritte Art von Veränderungen an der Achse bestand, wie vorhin geschildert, im Auftreten von buckel- oder pustelförmigen Anschwellungen. Auch diese kommen durch radiale Dehnung von Zellen zustande, und zwar geht hier das Phellogen in der Bildung der Wucherzellen auf. Man erhält also, je nachdem man ältere oder jüngere Internodien untersucht, etwas verschiedene Bilder: schneidet man einen Buckel an einem älteren Internodium quer, so zeigt sich dieser nach außen zu von den schon fertigen Korkzellagen, etwa 4—5 an der Zahl, bedeckt. Die zuletzt angelegte Korkschicht, das Phellogen selbst und das Phelloderm sind zu typischen Schlauchzellen geworden. Dabei zeigen auffälligerweise junge Buckel nur Vergrößerung, ältere dagegen nachträgliche Teilungen der Zellelemente. An jüngeren Internodien, wo das Phellogen eben im Begriff ist, die erste Korkzellige zu bilden, oder wo es selbst eben erst aus der subepidermalen Zellschicht entstanden ist, führt die radiale Zelldehnung die Bildung von Buckeln herbei, die außen nur von der Epidermis überzogen sind. Daß sich die Epidermiszellen an der Wucherung beteiligt hätten, konnte nie beobachtet werden, das intensive Wachstum der Schlauchzellen führt schließlich zum Zerreißen der Oberhaut. Das Collenchym bleibt an diesen Anschwellungen unbeteiligt, nur in ganz alten Stadien der Wucherungen, nahe vor dem Absterben der Pflanze zeigten vereinzelte Stellen Teilungswände und nachträgliche Zelldehnung.

Vaseline-Versuche.

Bei diesen Versuchen zeigten die Triebe ein ähnliches Verhalten wie die mit Paraffinöl behandelten. Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen:

Nr.	1	gestr.	am	20. Juni	1913	nach	5 Tagen
"	2	"	"	20.	" 1913	"	6 "
"	3	"	"	21.	" 1912	"	5 "
"	4	"	"	28.	" 1913	"	6 "

Nr. 5 gestr. am 28. Juni 1913 nach 8 Tagen

„ 6	„	„	28.	„	1913	„	8	„
„ 7	„	„	28.	„	1913	„	18	„
„ 8	„	„	28.	„	1913	„	20	„

Nr. 7 und 8 waren abgeschnittene, zu Potometerversuchen benutzte Triebe.

Bei allen Versuchen war als erste Veränderung ein Anschwellen der Lenticellen zu beobachten. Dann quoll aus ihnen weißliches Wuchergewebe hervor und durchbrach die Vaselinehülle. Ließ man es nun bei dem einmaligen Bestreichen bewenden, so bräunten sich nach einigen Tagen die Wucherzellen und starben ab, und nach einiger Zeit hatte der Trieb dann ein ziemlich normales Aussehen. Wurde aber die Zone wieder mit Vaseline überzogen, so erfolgte nach wenigen Tagen wieder ein Herausdringen von Wuchergewebe. Bei fortgesetzter Behandlung nahm dann schließlich die ganze Zone erheblich an Dicke zu. So war z. B. bei Versuch Nr. 5 nach einem Monat (27. Juni — 28. August, 3 mal gestrichen) der größte Durchmesser der 6 cm langen Zone von 5 mm auf 7 mm gestiegen, das darüber befindliche Internodium wies 4,5 mm, das darunter befindliche 5,5 mm Durchmesser auf. Dabei hob sich die verdickte Partie ganz scharf, ohne allmählichen Übergang, von den normalen Teilen ab; darin besteht ein Unterschied gegenüber der Wirkung des Paraffinöls, er erklärt sich natürlich daraus, daß sich die zähe Vaseline Masse nicht ausbreitet. Die behandelten Triebe wuchsen normal weiter, Nr. 3 wurde erst im Oktober zur Untersuchung der verdickten Zone abgeschnitten. An einigen Trieben traten ebenfalls die beim Paraffinpinseln erhaltenen buckelförmigen Anschwellungen auf, sie platzten jedoch meist nicht auf, sondern es wurde auf größere Strecken hin die ganze Oberhaut emporgehoben, so daß schließlich die eigentlichen Lenticellenwucherungen kaum noch darüber emporragten. Wir haben also bei der anatomischen Untersuchung wieder zu unterscheiden zwischen

1. Lenticellenwucherungen, 2. Dickenzunahme der Zone,
3. Auftreibung der Oberhaut.

Die Lenticellenwucherungen zeigen die gleichen Bilder wie die durch Paraffin verursachten: zuerst wachsen also die jüngsten Füllzellen aus, dann die Zellen der Verjüngungsschicht, dann, nach vorheriger Teilung, die Phellodermzellen und darunter gelegenen Parenchymzellen. Allmählich teilen sich auch die Parenchymzellen

seitlich der Lenticellenanlage und bilden Schlauchzellen, die übrigens meist kürzer blieben als die von Paraffinversuchen herrührenden. Schließlich geht die Lenticellenwucherung in eine „Rindenwucherung“ über, der ganze Parenchymgürtel geht in der Bildung von Schlauchzellen auf; das Collenchym beteiligt sich nicht. Das Kambium hat an Stärke zugenommen und bildet nach innen einige Zellagen dünnwandigen, abnormen Holzes. — Die Untersuchung des Triebes Nr. 3 (gestr. am 21. Juni, 3. Juli, 30. Juli, abgeschnitten 29. Okt.) zeigte, daß folgende Veränderungen weiterhin vor sich gegangen waren: Die Epidermis ist vielfach zerrissen und tot, ebenso das Periderm. Die Wände der Collenchymzellen haben sich meist gebräunt, die Zellen sind tot; ebenso verhalten sich die Schlauchzellen, die vom Parenchym abstammen. Sie sind außerdem vielfach zerrissen, zwischen ihnen sind große Hohlräume entstanden. In der sekundären Rinde sind mannigfache Veränderungen vor sich gegangen: die Siebparenchymzellen hatten in radialer Richtung gewuchert, jetzt sind sie vielfach tot und zerrissen, dazwischen liegen tote und zerquetschte Siebröhren. Das Kambium hat sich abnorm verdickt und nach außen dünnwandige, etwa tonnenförmige, farblose Wucherzellen gebildet, die noch größtenteils leben. Diese ganze, zwischen Bastfaserbündeln und Holz liegende, abnorme Gewebepartie ist durchsetzt von großen, spaltenförmigen Hohlräumen, die in der Verlängerung der Markstrahlen nach außen verlaufen: es sind zerrissene Rindenstrahlen, die dem abnormen Wachstum nichtgefolgt sind. Ab und zu ist jedoch ein Rindenstrahl nicht zerrissen, dann sind seine Zellen nebst angrenzenden Siebparenchymzellen verdickt und verholzt. Diese verholzten Partien können, wie Längsschnitte zeigen, als längere Stränge in vertikaler Richtung verlaufen: man erhält beim ersten Betrachten den Eindruck von mechanischen Elementen. Bisweilen liegen auch am Rande der großen Spalten solche verholzten Komplexe. Im Holzkörper sind die Markstrahlen nirgends zerrissen, vielmehr fällt sofort auf, daß, im Vergleich zu normalen Trieben, ihre Masse gegenüber der des Holzes wesentlich zugenommen hat. Dies wurde durch Messungen bestätigt; die folgenden Zahlen geben an, wieviel von 100 Teilstrichen eines Mikrometerokulars einerseits auf das Holz, andererseits auf die Markstrahlen entfallen, ferner die Anzahl der Markstrahlen und die Zahl der Zellreihen, die die Markstrahlen zusammensetzen. Jede Zahl ist eine Durchschnittszahl, die aus je 20 Messungen gewonnen ist.

	Normal						Vaselineversuch			
Holz	84,5	85,4	85,3	85,4	86,9	84,8	78,6	75,2	74,9	73,6
Mark	15,5	14,6	14,7	14,6	13,1	15,2	21,4	24,8	25,1	26,4
Anzahl der Mark- strahlen	4,25	4,25	3,35	3,6	3,15	4,2	4,3	5,0	4,5	4,15
Anzahl der Zell- reihen	6,5	6,1	5,35	5,5	4,9	5,4	7,15	8,38	7,7	8,7

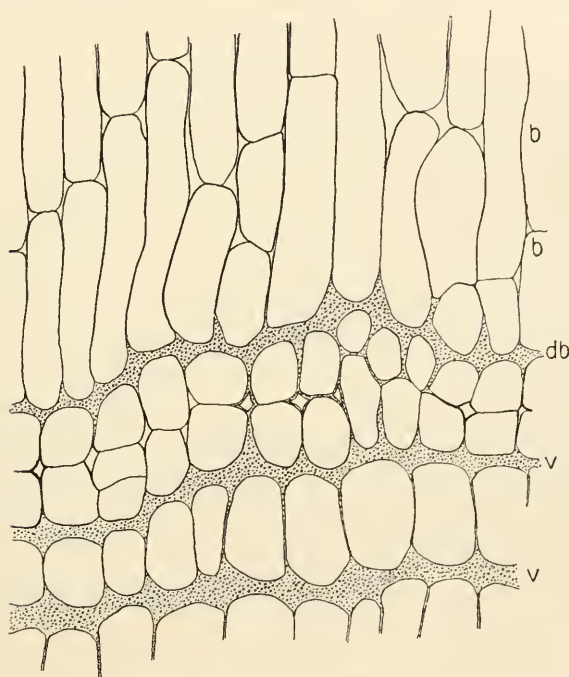


Fig. 2. *Clerodendron Bungei*. Vaseline-Buckel. Querschnitt. Chlorzinkjodfärbung.
b = braun, *db* = dunkelbraun, *v* = violett. Leitz Obj. 7, Ok. I.

Die Auftreibungen der Oberhaut schließlich kommen ebenfalls durch Zellstreckung in radialer Richtung zustande, und zwar beteiligt sich außer dem Periderm, wie bei der Paraffinwirkung, auch noch das Collenchym in lebhafter Weise. Besonders gut läßt sich dies auf Querschnitten verfolgen: die einzelnen Zellen zeigen erst eine kleine Dehnung in radialer Richtung, dann werden tangential verlaufende Teilungswände angelegt (bis zu vier in einer Zelle!) und nun wachsen die eben entstandenen Zellen zu riesigen, dünnwandigen,

farblosen Schlauchzellen aus (vgl. Fig. 2. u. 3). An vielen Stellen kommen hierbei Bilder von großer Regelmäßigkeit zustande, indem die aus einer Collenchymzellige hervorgehenden Schlauchzellen jeweils genau die gleiche Länge haben; so bilden sie dann breite, tangential verlaufende Bänder, die mehrfach übereinander geschichtet sein können (vgl. Fig. 4). An anderen Stellen geht diese regelmäßige Anordnung wieder verloren, dadurch, daß manche Zellen nachträglich noch Teilungen eingehen. Mit diesem Vorgang kann sich nun noch häufig folgender verknüpfen: die Zellreihe des Collenchyms, die gerade zu äußerst liegt, erfährt auf eine größere

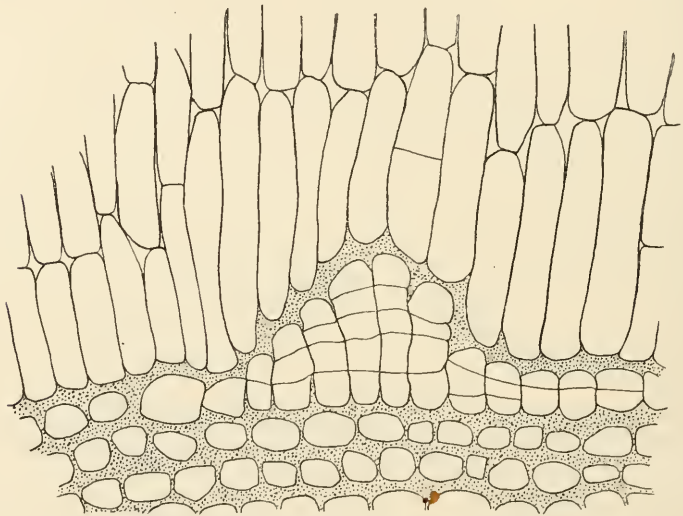


Fig. 3. *Clerodendron Bungei*. Vaseline-Buckel. Querschnitt.
Leitz Obj. 7, Ok. I.

Strecke hin Dehnung in radialer Richtung. Die Folge davon ist, daß eine Zelluloseleiste, die aus den dicken Tangentialwänden besteht, abgehoben wird. Setzt dann in der Zellreihe das rapide Wachstum ein, so schieben die entstehenden Schlauchzellen diese Leiste immer weiter nach außen. An manchen Stellen nun wird sie aufgebraucht und verschwindet, an anderen Stellen aber bleibt sie erhalten und wird durch ungleichmäßiges Wachstum der Schlauchzellen ganz unregelmäßig verlagert. Solche dicken Leisten, die dann zwischen den farblosen, dünnwandigen Wucherzellen liegen, fallen schon durch ihre braune Farbe auf, sie sind auch nicht mehr so stark lichtbrechend wie normale Collenchymwände. Nach Zusatz

von Chlorzinkjod (vgl. Fig. 2) werden sie dunkelbraun, alle angewandten Reagentien auf Verholzung und Verkorkung versagten. Jodkali verstärkt die Färbung etwas, Zusatz von konz. Schwefelsäure bewirkt keine Färbung oder Auflösung. Anders verhalten sich solche Leisten, die eben abgehoben werden: sie geben typische Zellulosereaktion. Dazwischen gibt es Übergangsstadien, und man kann sagen, je weiter die Leisten nach außen verlagert werden, desto mehr zeigen sie braune Färbung und zunehmende Resistenz gegen Schwefelsäure. Auch die Wucherzellen weisen kein einheit-

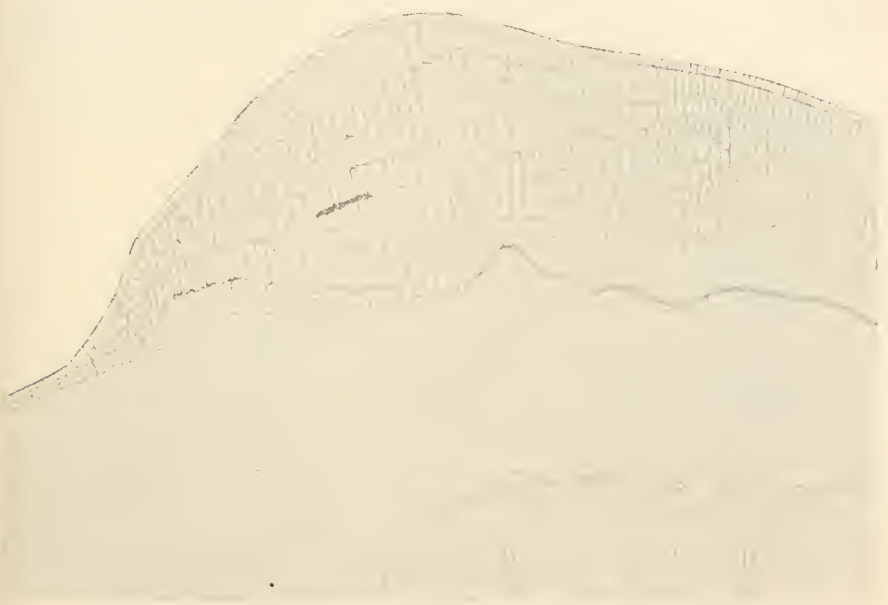


Fig. 4. *Clerodendron Bungei*. Querschnitt durch einen Vaseline-Buckel.

liches Verhalten auf. Die Wände sich teilender Collenchymzellen und eben auswachsender Schlauchzellen nehmen, in Chlorzinkjod liegend, blaßblaue Färbung an, ausgewachsene Schlauchzellen werden mehr oder minder bräunlich, werden auch nicht, wie junge Wucherzellen, von konz. Schwefelsäure aufgelöst. Dabei geben sie keinerlei Holz- oder Korkreaktion, nur diejenigen, die an einer nach außen führenden Rißstelle liegen, haben etwas dickere, verkorkte Wände. Wässeriges Safranin färbt die Schlauchzellen gelbrot, Delafield'sches Hämatoxylin intensiv violett, nach Zusatz von verdünnter Essigsäure entfärben sich zuerst die Schlauchzellen,

dann die anderen Gewebe langsam. Rutheniumrot bewirkt intensive Rotfärbung.

Alle diese Reaktionen deuten darauf hin, daß mit fortschreitender Wucherung chemische Veränderungen der Wandsubstanz vor sich gehen, die in einer Einlagerung von pektinhaltigen Verbindungen in die Zellulose zu bestehen scheinen. Dafür spricht noch besonders, daß nach 3 täglichen Verweilen in frischer Kupferoxydammoniaklösung die älteren Schlauchzellen nicht aufgelöst waren und sich mit Jodjodkali + Phosphorsäure braungelb färbten.

Man wird dies auffällige Verhalten der Zellmembran mit dem allmählichen Niedergang, der steigenden Degeneration der Zelle überhaupt in Verbindung zu bringen haben; Stärke und Chlorophyll sind verschwunden, der Kern ist öfters vergrößert und zeigt unregelmäßige Konturen, der Protoplast ist, wie später geschildert wird, permeabel geworden.

II. Versuche mit *Aesculus hippocastanum* und *A. rubicunda*.

Behandelt wurden:

- | | |
|----------------------------|----------------|
| 1. Sproßachsen | 3. Blattstiele |
| 2. Achsen der Blütenstände | 4. Blätter |

mit folgenden Stoffen:

- | | |
|------------------------|----------------------|
| 1. Paraffinum liquidum | 4. gelbes Vaselineöl |
| 2. Paraffin-Mischung | 5. Ölsäure |
| 3. Vaseline | 6. Knochenöl. |

Wirkung des Paraffinöls auf Sproßachsen.

Es wurden sowohl vorjährige, als auch diesjährige Achsen gepinselt, einmaliges Pinseln blieb immer erfolglos, erst nach 3 bis 5 maligem Pinseln begannen die Lenticellen anzuschwellen und dann zu wuchern. Einige Angaben von Reaktionszeiten mögen hier folgen:

Aesculus hippocastanum, vorjährig.

- | | | |
|-----|---|---|
| Nr. | 1 | gestr. einmalig am 15. April 1912, reagierte nicht |
| " | 2 | ebenso |
| " | 3 | gestr. 15., 19., 24., 30., April, reagierte am 5. Mai |
| " | 4 | " 15., 19., 24., 30., " " " 7. " |
| " | 5 | " 7. April 1913, reagierte nicht |
| " | 6 | " 7. " 1913, " " |

- Nr. 7 gestr. 7., 10., 14. April, reagierte am 16. Mai
 „ 8 „ 25. Juni, 3., 9. Juli 1913, reagierte am 16. Juli
 „ 9 ebenso
 „ 10 ebenso
 „ 11 gestr. 5., 7., 10., Mai, reagierte am 28. Mai
 „ 12 „ 5., 7., 10., „ „ „ 7. Juni.

Ähnlich verhielten sich vorjährige Zweige von *Aesculus rubicunda*. — Die im Frühjahr neu angelegten, grünen, schnell wachsenden Triebe, bei denen die Lenticellen erst als längliche, weiße Flecken zu sehen waren, reagierten teilweise nicht mit Wucherungen, die Blätter fingen an zu welken und vertrockneten (Paraffin wurde nicht in ihnen gefunden), schließlich bräunte sich auch die Achse, und der ganze Zweig starb ab. Andere dagegen reagierten, z. B.

Nr. 13 gestr. 25. Juni, 3., 9. Juli, am 14. Juli

- „ 14 „ 5., 7., 10. Mai, am 23. Mai
 „ 15 „ 13., 17., 20. Mai, am 7. Juni.

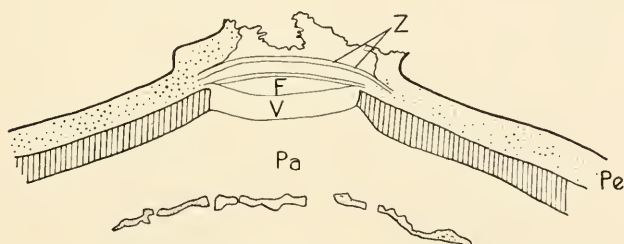


Fig. 5. *Aesculus Hippocastanum*. Schematisierter Querschnitt durch eine normale Lenticelle.

V = Verjüngungsschicht, Z = Zwischenstreifen, F = Füllzellen, Pe = Periderm, Pa = Parenchym.

Auch die jungen Zweige von *Aesculus rubicunda* verhielten sich so.

Bei allen Versuchen blieben die Lenticellenwucherungen verhältnismäßig klein; wurde die Behandlung mit Paraffin lange Zeit fortgesetzt, so verschmolzen sie manchmal miteinander, aber die Zweige starben dann ab. Die anatomische Untersuchung zeigt folgendes: zuerst wachsen die jüngsten, rundlichen Füllzellen zu langen, farblosen Schläuchen heran, dann geht die Verjüngungsschicht in der Bildung der Schlauchzellen auf (vgl. Fig. 5, 6 u. 7). Alle Wucherzellen sind ganz regelmäßig in radial nach außen verlaufenden Zellreihen angeordnet. Dem vermehrten Drucke, den sie ausüben, vermögen die Verschlusschichten nicht standzuhalten,

sie zerreißen in der Mitte der Lenticelle, wo sie am weitesten vorgewölbt sind, und nun quillt das weißliche Wuchergewebe nach außen. Die äußersten Wucherzellen bräunen sich, geben Korkreaktion und sterben ab. Dies scheint hier nicht so sehr infolge des völligen Verbrauchs von Baustoffen zu geschehen (enthalten die Wucherzellen doch vielfach noch etwas Stärke), als vielmehr deshalb, weil sie mit der Außenluft in Berührung kommen und beim Pinseln verletzt werden können. Das Lenticellenphelloderm beginnt dann

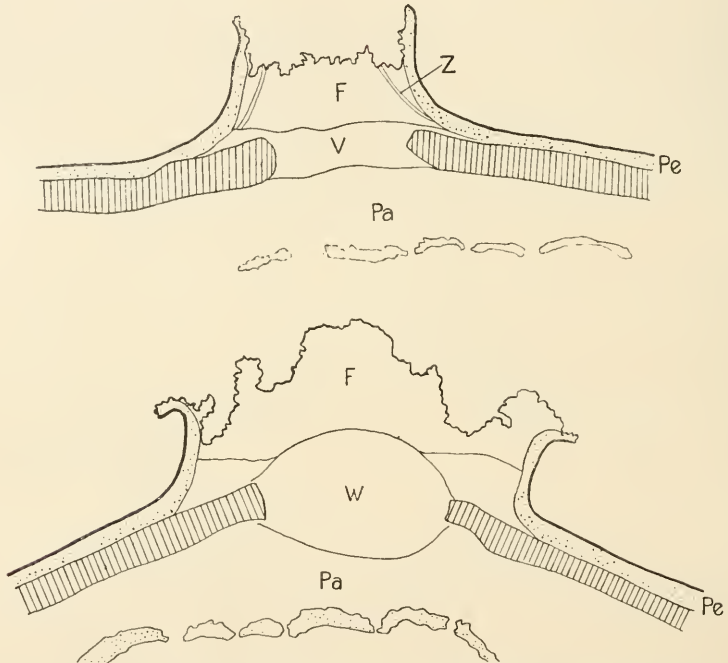


Fig. 6 u. 7. *Aesculus Hippocastanum*. Schematisierte Querschnitte durch eine Lenticelle nach Paraffinbehandlung.

V = Verjüngungsschicht, Z = Zwischenstreifen, F = Füllzellen, Pe = Periderm, W = Wuchergewebe, Pa = Parenchym.

tangential verlaufende Teilungswände anzulegen. Hört man in diesem Stadium mit dem weiteren Pinseln auf, so tritt eine weitere Ausdehnung der Wucherung nicht mehr ein. Nach einiger Zeit findet man dann die ganze äußere Partie der Wucherzellen gebräunt und tot, nach innen zu ist in einiger Zeit ein Korkmantel angelegt, der aus mehreren Zellagen besteht; die Zellen sind durch Teilung von Wucherzellen entstanden, sie haben etwas verdickte und verkorkte Wände. Darunter liegt noch eine ganze Partie von lebenden

Schlauchzellen. Man erkennt hier deutlich, daß eine Rückkehr von der hypertrophierten Zelle zur normalen anfangs wohl möglich ist: ihre Wände werden allmählich wieder dicker und geben Cellulosereaktion (die Schlauchzellen färben sich sonst mit Chlorzinkjod höchstens ganz blaßblau, wenn sie weiter außen liegen, braungelb), zarte tangential verlaufende Teilungswände werden gebildet, sie speichern allmählich Stärke, manche sind über und über damit angefüllt, auch der Chlorophyllgehalt nimmt wieder zu — kurz, die Zellen bekommen wieder ungefähr den Charakter normaler Parenchymzellen. Das Verhalten erscheint um so merkwürdiger, als sich



Fig. 8. *Aesculus rubicunda*. Querschnitt durch äußere Schlauchzellregion. Seibert 4 mm, Zeiß Ok. III. (Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung an.)

in den Intercellularen noch sehr reichlich Paraffin befindet. — Werden die Wucherungen jedoch weiter mit Paraffinöl überzogen, so treten im Innern des Zweiges weitere Veränderungen ein, die sich äußerlich in einem Abblättern des Periderms bemerkbar machen. Dies geschieht vorzugsweise rund um die eigentliche Wucherung herum, aber auch sonst regellos an der ganzen Achse. Querschnitte durch solche Stellen zeigen, daß das Phellogen anstatt normaler Korkzellen nun ebenfalls dünnwandige, schlauchförmige Zellen produziert, die die vorhandenen Korkzellschichten zum Zerreißen und Abblättern bringen. Allmählich geht das Phellogen in der Bildung dieser Zellen auf, das Phelloderm tritt an seine Stelle und wird

ebenfalls aufgebraucht, und schließlich stößt der mehr oder minder breite Gürtel von Schlauchzellen direkt an das Collenchym an. An manchen Stellen (vgl. Fig. 8) wiesen zwei oder drei der zu äußerst liegenden Schlauchzellen tangential verlaufende Teilungswände auf, öfters bis vier in einer Zelle. Es konnte nicht mehr festgestellt werden, ob hier etwa Phellogen oder Phelloderm zentripetal Schlauchzellen gebildet hatten, oder ob diese Schlauchzellen, was wahrscheinlich war, zu nachträglichen Teilungen befähigt waren. — Das Collenchym bleibt unversehrt, nur selten, an den Rändern einer Lenticellenanlage, wachsen einzelne Zellen aus. Das Parenchym

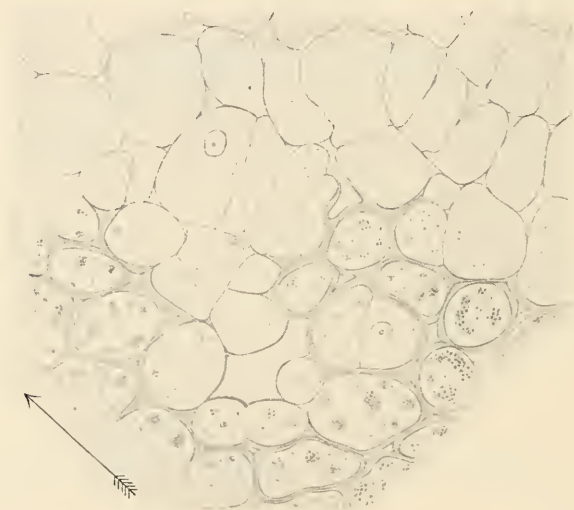


Fig. 9. *Aesculus hippocastanum*.
Querschnitt durch wucherndes Parenchym. (Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung an.

dagegen reagiert sehr lebhaft mit Zellvergrößerung und Zellteilung; die entstehenden Zellen bleiben meist kugel- oder tonnenförmig, andere wachsen in Intercellulargänge hinein und bekommen unregelmäßige Formen, alle sind dünnwandig. Sehr schön läßt sich das allmähliche Verschwinden von Stärke und Chlorophyll erkennen, die Kerne sind öfters vergrößert (vgl. Fig. 9). Bis an die Bastfaserbündel gehen schließlich diese Veränderungen. Die verästelten und verholzten Idioblasten verändern sich nicht. Noch spätere Stadien (von eingehenden Zweigen) zeigen, daß das ganze Parenchym durch einen breiten Gürtel von farblosen Wucherzellen ersetzt ist,

deren äußerste Lagen zu verkorken beginnen. Das Collenchym ist gebräunt und tot, ebenso die außen auf dem Collenchym sitzenden Wucherzellen. — In einem Falle blieb ein derartig mit Wucherungen besetzter Zweig am Leben und überwinterte; er blieb aber im Frühjahr in der Entwicklung zurück und starb im Sommer. Noch kurz erwähnt sei, daß an einem Versuchszweig von *Aesculus rubicunda* kleine, pustelförmige Anschwellungen auftraten, die lückenlos von der Oberhaut überzogen waren. Sie kamen zustande durch überreichliche Anlage von Phellodermzellen, die zahlreiche Oxalatdrusen enthielten. Merkmale für Hypertrophie konnten nicht festgestellt werden. Es erschien fraglich, ob hier überhaupt eine Wirkung des Paraffins vorlag.

Wirkung des Paraffinöls auf Blattstiele.

Die Blattstiele besitzen, worauf Haberlandt (1875) hinwies, deutliche Lenticellen und wurden deshalb ebenfalls mit Paraffin behandelt. Sie reagierten mit Wucherungen:

A. *Aesculus rubicunda*.

Nr. 1. gestr. 13. Mai, nach 20 Tagen

"	2.	"	13.	"	"	22	"
"	3.	"	17.	"	"	24	"
"	4.	"	17.	"	"	24	"

B. *Aesculus hippocastanum*.

Nr. 1 gestr. 13. Mai, nach 47 Tagen

"	2	"	13.	"	"	47	"
"	3	"	17.	"	"	50	"
"	4	"	17.	"	"	50	"

Die Wucherungen blieben stets klein, am besten reagierten die Lenticellen an der Blattstielbasis, die oberen meist überhaupt nicht. Untersucht man die stärksten Wucherungen, so findet man von der eigentlichen Lenticellenanlage nichts mehr, sondern dünnwandige Wucherzellen. Die Epidermis ist gesprengt und zur Seite geklappt; ihre Zellen sind an solchen Stellen bis etwa zur doppelten Größe herangewachsen und haben unregelmäßige Formen

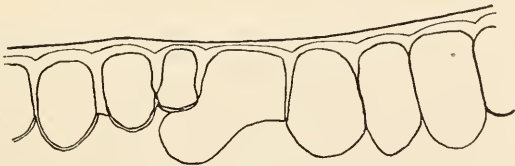


Fig. 10. *Aesculus rubicunda*.
Querschnitt durch die hypertrophierte Epidermis.
Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

angenommen (vgl. Fig. 10); zuweilen auch deutliche Teilungswände gebildet. Ihre allmähliche Vergrößerung läßt sich auch schon seitlich einer Lenticellenwucherung, wenn sie noch mit dem Collenchym in Verbindung stehen, gut verfolgen. Es ist dies der einzige Fall, wo eine Beteiligung der Epidermis festgestellt werden konnte! — Die Hauptmasse der Wucherzellen geht aus dem Parenchym hervor, vom Collenchym sind es nur einzelne, am Rande liegende Zellen, welche Teilungen und Größenzunahme unter Schwinden der dicken Cellulosewände erfahren. Die Parenchymzellen nun sind bald kugel- oder tonnenförmig geworden, dann ist auch eine starke Lockerung ihres Zusammenhanges zu konstatieren, bald zeigen sie zahlreiche, tangential verlaufende Scheidewände, so daß kambium-ähnliche Bilder zustandekommen. Die Tochterzellen wachsen dann weiter außen zu farblosen, dünnwandigen Blasen oder Schläuchen heran. Ganz außen liegen auf der Wucherung zerrissene und gebräunte Wucherzellen. Besonders auffällig waren bei einer Anzahl von Wucherungen die starken Unterschiede in der Größe der Wucherzellen: mitten zwischen sich teilenden Parenchymzellen lagen dünnwandige Zellen, etwa birnförmig, von riesigen Dimensionen. Worauf diese Erscheinung beruhte, konnte nicht festgestellt werden. — Mehrfach wurde gefunden, daß die an Interzellularen grenzenden Wandpartien von gelockerten Parenchymwucherzellen gleichzeitig Holz- und Korkreaktion gaben. In den großen Wucherzellen war Chlorophyll und Stärke nicht vorhanden, die Kerne oft sehr stark vergrößert.

Wirkung des Paraffinöls auf Blütenstandachsen.

Auch die Achse des Blütenstandes besitzt Lenticellen, die besonders gut an der Basis entwickelt sind. Behandelt wurde nur *Aesculus rubicunda*. Es genügte ein einmaliges Bestreichen, um Wucherungen zu bekommen. Es reagierten damit

Nr. 1	gestr.	8. Mai,	nach	8 Tagen
„ 2	„	8.	„	10 „
„ 3	„	19.	„	8 „
„ 4	„	19.	„	16 „

Die Wucherungen blieben klein, die ganzen Blütenstände wurden bald abgeworfen.

(Nr. 4 hatte schon Früchte angesetzt.)

Die anatomische Untersuchung bot nichts auffälliges, die Wucherungen bestanden aus vergrößerten Parenchymzellen. Beteiligung der Epidermiszellen wurde nicht gefunden.

Wirkung des Paraffinöls auf Blätter.

Von beiden Pflanzen wurden jüngere und ältere Blätter auf der Ober- und Unterseite bald nur stellenweise, bald ganz und gar mit Paraffin überzogen. Es drang spärlich in die Blätter ein, nach einiger Zeit fingen die am stärksten bestrichenen (nach etwa 6 bis 10 Tagen) an, sich zu bräunen und abzusterben. Die anderen starben nur teilweise ab und blieben sonst leben. Wucherbildungen wurden niemals gefunden.

Wirkung der Vaseline auf Sproßachsen.

Es reagierten auf Bestreichen mit Vaseline mit Lenticellenwucherung:

Aesculus hippocastanum.

Nr. 1	gestr. 10. Nov. 1911, im Mai 1912
" 2	ebenso
" 3	" 15. April 1912, nach 36 Tagen
" 4	" 15. " 1912, " 38 "
" 5	" 7. " 1913, " 31 "
" 6	ebenso
" 7	" 7. " 1913, " 40 "

Außer Nr. 7 waren alle Zweige vorjährig. Bei allen genügte einmaliges Bestreichen, nur Nr. 1 und 2 wurden im Laufe des Winters noch einmal überzogen.

Aesculus rubicunda.

Nr. 1	gestr. 7. April 1913, nach 24 Tagen
" 2	" 7. " 1913, " 28 "
" 3	" 7. " 1913, " 28 "

Die Zweige waren vorjährig. —

In allen Fällen blieben die Wucherungen klein und bräunten sich bald. Die anatomische Untersuchung ergab dieselben Verhältnisse wie bei jungen, durch Paraffin veranlaßten Lenticellenwucherungen: Zellvergrößerung der jüngsten Füllzellen und der Verjüngungsschicht, Zellteilungen mit nachfolgendem Auswachsen der Tochterzellen beim Phelloderm und wenigen darunterliegenden Parenchymschichten. Selten wurde auch eine Beteiligung der an die Verjüngungsschicht anstoßenden Phellogenzellen festgestellt. Weiteren Umfang nahmen die Wucherungen nicht an, die behandelten Zweige zeigten keine Schädigungen im Wachstum, ab-

gesehen von *Aesculus hippocastanum* Nr. 1. und 2: die im Frühjahr gebildeten Laubblätter blieben klein, behielten ihre Zwergform auch im Sommer und starben frühzeitig am Ende des Sommers.

Wirkung der Vaseline auf Blattstiele.

Bei beiden Versuchspflanzen ließen sich Lenticellenwucherungen erzielen, am besten wieder an der Basis des Blattstieles; alle Wucherungen blieben klein. An der Bildung waren beteiligt Verjüngungsschicht und Phelloderm der Lenticelle, sowie Parenchymzellen. Die Wucherzellen blieben rundlich bis tonnenförmig, Größenunterschiede wie bei den Paraffinversuchen wurden nicht gefunden, ebenso war eine Beteiligung der Epidermiszellen nicht festzustellen.

Wirkung der Vaseline auf Blätter.

Es wurden wieder Ober- und Unterseite ganz oder teilweise überzogen. Zuerst erfolgte Bräunung und Absterben von jüngeren, ganz überzogenen Blättern, dann von älteren. Von den stellenweise behandelten Blättern starben, meist erst nach längerer Zeit, nur die betreffenden Partien ab. Die Wirkung der Vaseline war bei weitem nicht so stark wie die des Paraffins. Wucherbildungen konnten nicht gefunden werden.

Wirkung der Vaseline auf Achsen des Blütenstandes.

Von *Aesculus rubicunda* wurden einige, reich mit Blüten besetzte Achsen behandelt; sie reagierten mit schwachen Wucherungen der Lenticellen:

Nr. 1 gestr. 19. Mai, nach 21 Tagen

„ 2 „ 19. „ „ 23 „

Das Wuchergewebe bestand aus vergrößerten, tonnenförmigen Zellen der Verjüngungsschicht, des Phelloderms und weniger Parenchymschichten. Das weitere Verhalten der Achsen und der Wucherbildungen wurde nicht mehr untersucht.

Wirkung der Ölsäure.

Behandelt wurden Sproßachsen beider Pflanzen, alle gingen, ohne Wucherbildung, nach etwa 3—10 Tagen ein.

Wirkung der Paraffin-Mischung.

Von beiden Pflanzen wurden vorjährige Triebe gestrichen, sie reagierten nach etwa 18—24 Tagen mit kräftigen Lenticellenwucherungen, die nicht näher untersucht wurden.

Wirkung des Knochenöls.

Von beiden Pflanzen wurden vorjährige Triebe gestrichen. Wucherungen traten nicht auf, nach etwa 30—40 Tagen erfolgte Absterben.

Wirkung der Mischung von Vaseline und Kakaobutter.

Diesjährige und vorjährige Triebe beider Pflanzen reagierten nach etwa 24 Tagen mit Lenticellenwucherungen; der anatomische Befund war derselbe wie bei den durch reine Vaseline verursachten.

Wirkung des Vaselineöls.

Es reagierten mit Lenticellenwucherungen

Aesculus rubicunda.

Nr. 1 gestr. 21. Mai 1913, nach 6 Tagen (diesjährig)

„ 2 „ 21. „ 1913, „ 9 „ (vorjährig)

Die anatomischen Veränderungen glichen denen, welche durch Behandlung mit Paraffinöl erhalten wurden.

Aesculus hippocastanum.

Nr. 1, gestr. 21. Mai, 26. Mai, 2. Juni, wies am 14. Juni schwache Lenticellenwucherungen auf (diesjährig). Nr. 2, gestr. 21. Mai, 26. Mai, 1. Juni zeigte ein sehr interessantes Verhalten; der Zweig war vorjährig. Am 16. Juni traten um die Lenticellen herum braune Höfe auf, ein Hervorbrechen von Wuchergewebe aus den Lenticellen erfolgte nicht. Diese Höfe schwellen an und bildeten kleine Buckeln, in deren Mitte, öfters vertieft, die Lenticellen lagen. Allmählich gewannen diese erhabenen Stellen an Ausdehnung und verschmolzen miteinander, so daß schließlich am 6. August die Achse auf eine weite Strecke hin verdickt erschien und braune Färbung angenommen hatte. In dieser aufgetriebenen Zone lagen, öfters als Vertiefungen, die unveränderten Lenticellen (vgl. Fig. 11).

Die anatomische Untersuchung ergab folgendes: Die Hauptmasse des Öls fand sich in den Intercellularen des Siebteils der sekundären Rinde, der Rest zwischen Parenchym- und Füllzellen. Die Gewebe der Lenticellenanlage hatten nicht gewuchert, stellenweise waren sie gebräunt und tot. Holz und Kambium waren normal. Der Siebteil der sekundären Rinde wies etwa doppelt-normale Breite auf: zwischen den ursprünglichen Siebteil und die Bastfaserbündel war eine breite Zone von rundlichen bis tonnenförmigen, farblosen Wucherzellen eingeschoben. Hierdurch war auch

der Ring der Bastfaserbündel etwas lockerer geworden, stellenweise war die kreisförmige Anordnung der Bündel erheblich gestört worden. Die Breite des Parenchymgürtels war ebenfalls auf etwa das Doppelte gestiegen. Die Zellen zeigten sowohl Vergrößerung als auch Teilung



Fig. 11. *Aesculus hippocastanum*.
Wucherungen infolge Vaselineölbehandlung. — Beschreibung im Text (phot.
in natürl. Größe).

nebeneinander; von einem Wachstum in radialer Richtung war nicht viel zu sehen, die neuen Wände wurden in allen Richtungen angelegt. Dabei war die Teilung sehr lebhaft, oft waren drei Teilungswände pro Zelle vorhanden, und auch die Erscheinung, daß eine eben entstandene Tochterzelle sich sofort durch eine auf der Teilungswand senkrecht stehende neue Wand weiter teilte, war häufig zu beobachten. Die Zellen blieben meist rundlich, auch die Wände blieben ziemlich dick. Der Chlorophyllgehalt war normal, der Inhalt an Stärke schien nicht geringer, sondern eher größer geworden zu sein. Die Zahl der Kristalldrüsen hatte abgenommen, die Idioblasten waren unverändert. Am auffallendsten war das Vorhandensein von nestartigen, inneren Korkbildungen; sie waren regellos im Parenchym zerstreut und in allen Entwicklungsstadien vertreten.

Danach geht die Entwicklung so vor sich: eine Gruppe von Zellen, die an einen gemeinsamen Interzellulargang stößt, beginnt zu verholzen, und zwar zuerst diejenigen Wandpartien, die den Inter-

cellulargang auskleiden. Diese Zellen geben also an der einen Seite Holz-, an der anderen Seite Cellulosereaktion. Dann verholzen nach und nach die übrigen Wandpartien, öfters treten dabei beträchtliche, unregelmäßige Verdickungen auf, und die Zellen sterben ab. Nun wird eine solche Gruppe von vorholzten Zellen

ringsum von einem Korkmantel umgeben, indem überall die angrenzenden Zellen zahlreiche (4 bis 8 pro Zelle) Teilungswände anlegen, die dann verkorken. Es kommt auch vor, daß um zwei benachbarte „Nester“ noch außerdem eine gemeinsame Korkhülle gelegt wird. Der Abschluß dieser Fremdkörper erfolgt jedenfalls sehr gründlich. Vielleicht haben wir hier einen Fall vor uns, wo Korkbildung durch chemische Reize erfolgt; gesteigerte Transpiration oder Sauerstoffüberschuß wird nicht in Frage kommen. Das Collenchym ist normal geblieben, umfangreiche Veränderungen sind dagegen im Periderm geschehen. Zwischen Phellogen und Collenchym, wo normalerweise ein bis zwei Reihen von schwach collenchymatischen, chlorophyllführenden Phellodermzellen liegen, hat sich ein Wuchergewebe eingeschoben, etwa 7 bis 10 Zellreihen stark. Die Zellen sind meist rundlich, haben derbe Cellulosewände, führen Stärke und Chlorophyll; sie sind vom Phellogen gebildet, wir haben ein abnorm starkes Phelloderm vor uns. Das Phellogen hat sich durch Anlage neuer Zellen um etwa das Doppelte verbreitert, und produziert nach außen dünnwandige, tonnen- oder schlauchförmige Wuchzellen mit radialer Anordnung. Die zuletzt gebildeten sind noch lebend, die Hauptmasse aber ist gebräunt und kollabiert. Darauf findet sich dann außen der weitleumige, normale Kork mit Resten der Epidermis vor.

III. Versuche mit *Sambucus nigra* und *Sambucus canadensis*.

Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen auf Bestreichen mit Paraffin

Sambucus nigra.

- | | | | |
|----|---------------|----------------|-----------|
| 1. | nach 38 Tagen | (26. Febr. bis | 4. Apr.) |
| 2. | „ 32 „ | (14. März „ | 15. Apr.) |
| 3. | „ 14 „ | (2. Mai „ | 16. Mai) |
| 4. | „ 16 „ | (7. Mai „ | 23. Mai) |
| 5. | „ 19 „ | (2. Aug. „ | 21. Aug.) |

Sambucus canadensis.

- | | | | |
|----|----------------|--------------------|----------------|
| 1. | | (31. Okt. 1911 bis | 4. Apr. 1912) |
| 2. | | (9. Nov. 1911 „ | 12. März 1912) |
| 3. | nach 22. Tagen | (21. Mai 1912 „ | 12. Juni 1912) |
| 4. | „ 33. „ | (20. Juni 1912 „ | 3. Juli 1912) |

Während der Ruheperiode erfolgt also kein Reagieren, erst mit Einsetzen des Frühjahrswachstums treten Wucherungen auf.

Die ersten Symptome bestehen wieder in einem Anschwellen der Lenticellen. Sie bekommen ein fettiges Aussehen, bei diesjährigen Achsen auch noch die nächste Umgebung der Lenticellen, so daß sie sich mit einem durchscheinend dunkelgrünen Hof deutlich von der hellgrünen Epidermis abheben. Dann bricht aus ihnen das fettigglänzende, lockere Wuchergewebe hervor. Wird der Zweig sich selbst überlassen, so tritt Bräunung und Verkorkung der Wucherungen ein, wird dagegen weitergepinselt, so gehen mit den Zweigen von *Sambucus nigra* (*Sambucus canadensis* starb bald ab) mannigfache Veränderungen vor sich: die Wucherungen werden zahlreicher, gewinnen an Ausdehnung und verschmelzen miteinander, so daß ganze Partien der Achse nur noch Wuchergewebe erkennen

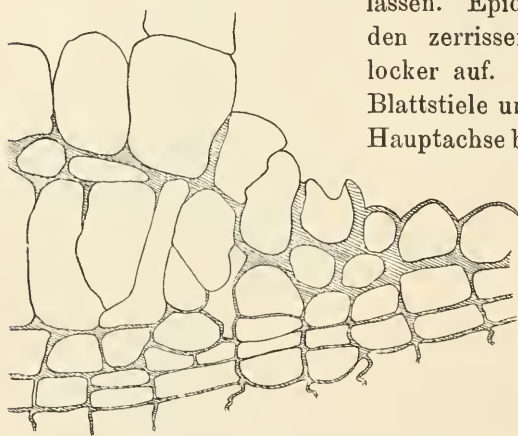


Fig. 12. *Sambucus nigra*.

Phellodermzellen hypertrophieren. Leitz Ob. 7, Ok. I.

lassen. Epidermis und Periderm werden zerrissen und liegen nur noch locker auf. Um die Ansatzstellen der Blattstiele und der Nebenachsen an der Hauptachse bilden sich wulstförmige Anschwellungen, aus denen ebenfalls ein weißliches lockeres Wuchergewebe hervorbricht. Schließlich lösen sich die Blattstiele von der Hauptachse ab, und auch die Nebenachsen sind nur noch locker befestigt. Bei einer Nebenachse traten aus der wulstförmigen

Wucherung drei kleine Adventivwurzeln hervor. Sie blieben nur etwa 3 mm lang und starben bald ab. In eine Anzahl von Blätter ist Paraffinöl eingedrungen; sie haben ein durchscheinend fettiges Aussehen, werden allmählich gelb und sterben ab. Trocknet man die Blätter bei Zimmertemperatur, so tritt aus ihnen in kleinen Tröpfchen das Paraffin wieder aus.

Wie Schnitte durch Lenticellen von *Sambucus canadensis* zeigten, kommt das anfängliche Anschwellen der Lenticellen dadurch zustande, daß die Verjüngungsschicht und die von dieser zuletzt gebildeten Füllzellen in Wucherzellen umgewandelt werden. Sie sind farblos, etwa rundlich bis tonnenförmig und locker miteinander verbunden, in radialen Reihen angeordnet. Das unter der Ver-

jüngungsschicht gelegene Phelloderm und Parenchym zeigt tangential verlaufende Teilungswände.

Spätere Stadien lassen erkennen, daß die Teilungen im Parenchym weiter um sich greifen, und daß die Tochterzellen ebenfalls zu farblosen, tonnenförmigen Zellen heranwachsen.

Auch im Collenchym sind Stellen anzutreffen, wo Teilungen und lebhaftes Wachstum das normale Bild zum Verschwinden bringen; fertigt man Schnitte von der Achse an, zur Zeit, wo diese über und über mit Wucherungen besetzt ist, so bietet sich eine Fülle von Veränderungen dar. Epidermis oder Kork, soweit sie noch lebend vorhanden sind, sind normal geblieben. Das Phellogen ist, besonders seitlich in der Nähe der Lenticellenanlagen, zu dünnwandigen, farblosen Schläuchen geworden, die ziemliche Länge (etwa 12 mal normal) erreichen können. Während es außerdem normalerweise 1 bis 2 Schichten stark ist, können sich hier zwischen Phelloderm und Kork manchmal 6 bis 7 Schichten eingeschoben haben. Ebenso sind die Phellodermzellen zu mehr oder weniger umfangreichen Blasen oder Schläuchen herangewachsen und dabei farblos geworden (vgl. Fig. 12).

Das Collenchym zeigt ein etwas verschiedenes Verhalten: bei *Sambucus canadensis* bildet es zahlreiche, in tangentialer Richtung verlaufende Teilungswände. Dabei treten diese nicht etwa zuerst in den äußeren, an Phelloderm oder Parenchym grenzenden Schichten auf, sondern mitten im Gewebe bekommen bald nur wenige benachbarte, bald ganze Komplexe von Zellen Teilungswände (vgl. Fig. 13). Die Tochterzellen dehnen sich in radialer Richtung, teilen und dehnen sich weiter, und so kommen ganz verschiedene Bilder heraus: bald hat es den Anschein, als ob mitten im Collenchym ein Kambium läge, bald wird durch die neu entstandenen Zellen eine ganze Portion von normalen Collenchymzellen nach außen vorwärts geschoben; an einigen Stellen wird hierdurch die Epidermis gesprengt. Diese herausgehobenen Partien geben keine Cellulosereaktion mehr, färben sich mit Jod braun und werden von konzentrierter Schwefelsäure nur sehr langsam angegriffen.

Dann wieder finden sich Stellen, an denen durch Teilung und Dehnung der Zellen nur einzelne Teile von den dicken tangentialen Wänden losgetrennt werden, die dann schließlich mitten zwischen den dünnwandigen, farblosen neuen Zellen liegen. Sie geben Cellulosereaktion, und werden offensichtlich allmählich aufgebraucht, so daß man von „Reservecellulose“ sprechen kann.

Die Collenchymzellen von *Sambucus nigra* zeigten weniger häufig Teilungswände; wohl aber wuchsen auch sie zu großen, dünnwandigen Wucherzellen heran. Sie waren farblos, hatten meist nicht mehr Stärke und Chlorophyll; die Kerne waren mehr oder minder vergrößert, um sie herum waren Chloroplasten oder Leukoplasten im Kugelmantel angeordnet. Die Gestalt der Zellen war unregelmäßig, bald mehr kugelig, bald mehr keulenförmig; typische radial wachsende Schläuche waren selten. In solchen typischen blasenförmigen Wucherzellen konnten mehrfach Teilungswände kon-

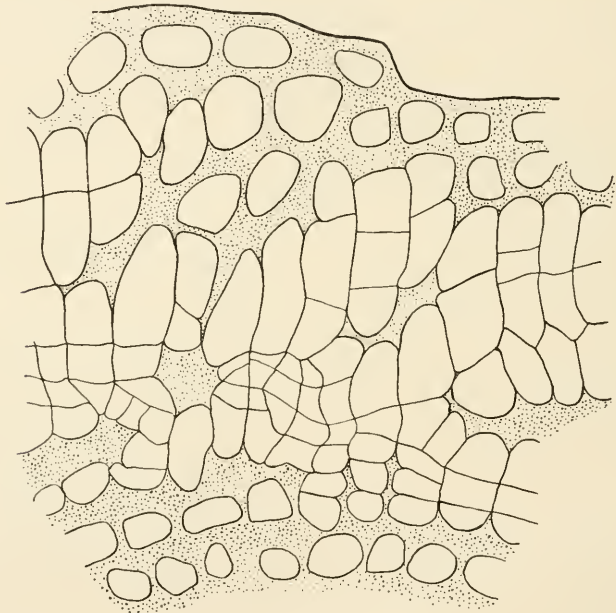


Fig. 13. *Sambucus canadensis*.

Querschnitt durch wucherndes Collenchym. Seibert Ok. II, 4 mm.

statiert werden. Auch hier traten die Veränderungen bald mitten im Gewebe, bald in den Randpartien auf. Größere, zusammenhängende Partien konnten ganz intakt bleiben; schließlich jedoch nahmen sie eine bräunliche Färbung an und starben ab, was auf die vollständige Lockerung des umgebenden Gewebes zurückzuführen sein wird. Es kommt hinzu, daß die großen intercellularen Risse, die schon normalerweise im Collenchym auftreten, bei der allmählichen Lockerung und den veränderten Spannungsverhältnissen in der Rinde noch an Ausdehnung und Häufigkeit gewinnen. Die an

diese Risse anstoßenden Zellen zeigten meistens große Neigung zu Hypertrophie, so daß die Risse schließlich von den hineinwachsenden farblosen Blasen ganz ausgefüllt waren. Man kann diese Bilder etwa mit solchen vergleichen, die das Hineinwachsen von Thyllen in die Gefäße zeigen: auch die Holzparenchymzellen erfahren ja lokales Flächenwachstum. An anderen Stellen freilich werden die Wände der angrenzenden Zellen braun, und die Zellen sterben ab.

Die Parenchymzellen zeigen Teilung oder Vergrößerung; es kommt beides nebeneinander vor, doch sind die Zellen mit Teilungswänden weit häufiger. Auch hier ist vor Beginn der Teilung erst eine mäßige Dehnung der Zelle zu beobachten; dann wird die

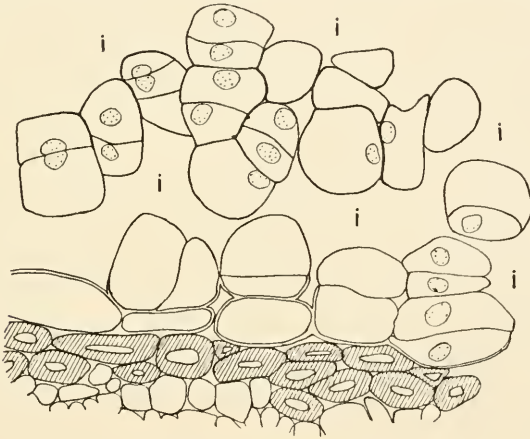


Fig. 14. *Sambucus nigra*.

Querschnitt durch wucherndes Parenchym, Methylgrünessigsäure. Die schraffierten Zellen sind Bastzellen. — Leitz Obj. 7, Ok. I. — *i* = Interzellularräume.

Wand (meist nur eine in jeder Zelle, tangential verlaufend) angelegt, und es erfolgt eine weitere Vergrößerung. Charakteristisch scheint zu sein, daß das ganze Parenchymgewebe mehr und mehr gelockert wird und schließlich in einzelne Zellgruppen zerfällt (vgl. Fig. 14). Querschnittsbilder machen den Eindruck, als ob sogar einzelne Zellen wirklich isoliert wären; Längsschnitte ließen erkennen, daß ein Zusammenhang mit anderen Zellen meist noch vorhanden ist. Indem nämlich die Zellen mit ihren Querwänden noch zusammenhängen, während die Längswände schon voneinander getrennt sind, bilden sie mehr oder weniger lange Zellzüge, die in der Längsrichtung der Achse verlaufen, und es finden sich darunter solche, die auf eine Strecke hin nur aus einer Zellreihe bestehen.

Dieser allmähliche Zerfall erinnert an die Erscheinungen, die O. Richter 1908 an Pflanzen auftreten sah, die in der Atmosphäre von Narkoticis gezogen waren, und die er mit den Namen „Mazeration bei lebendigem Leibe“ bezeichnet hat.

Die Wucherzellen sind wieder farblos, dünnwandig; die in Teilung befindlichen ließen die Kerne außerordentlich gut erkennen. Ältere, zu ansehnlicher Größe herangewachsene, haben Kerne von etwa doppelter Größe; um sie herum ist häufig ein Mantel von übriggebliebenen Chlorophyllkörnern oder farblosen, glänzenden Körperchen gebildet. Die Gestalt der Wucherzellen ist unregelmäßig: bald mehr kugel- oder tonnenförmig, bald mehr schlauchartig. Einige typische Schläuche gehen vorzugsweise aus den Zellen hervor, die direkt an die Sklerenchymfaserzellen der Bastbündel stoßen, oder doch in deren Nähe liegen. Kristallsand findet sich noch in manchen Wucherzellen vor. Die von Dippel beschriebenen Milchschaftschläuche bleiben erhalten.

Im Siebteil sind, wenigstens in der äußeren Zone, sowohl Teilungen als auch Vergrößerungen von Siebparenchymzellen zu finden. Manchmal hat es den Anschein, als ob durch das intensive Wachstum dieser Wucherzellen die Bastbündelgruppen verzerrt oder sogar gesprengt würden; doch konnte diese Frage nicht hinreichend untersucht werden.

Die weiter innen gelegenen Partien sowie Kambium und Holz zeigen keine Veränderungen.

Die Untersuchung der wulstförmigen Wucherungen an den Ansatzstellen der Nebenachsen ergibt folgendes: Außen liegen gebräunte, zerrissene Massen, die von den ursprünglichen Rindenzellen herrühren, sonst aber ist nur ein einheitliches Gewebe von farblosen Zellen vorhanden; sie werden vom Kambium, das um einige Lagen stärker als normales Kambium ist, gebildet und schließen lückenlos aneinander. Die jüngsten sind rechteckig gestaltet; die weiter in der Mitte gelegenen sind mehr in radialer Richtung gestreckt, doch geht nirgends der lückenlose Zusammenhang verloren. Nur die ganz außen liegenden besitzen richtige Schlauch- oder Keulenform.

Rein anatomisch betrachtet, erinnert dies Gewebe an den Callus, der z. B. nach Verwundung an *Populus*-Stecklingen bei Feuchtkultur auftritt. Adventivwurzeln durchbrechen das Callusgewebe; sie entstehen auf normale Weise aus endogenen Anlagen.

Es finden sich übrigens außer dreien, die schon nach außen durchgebrochen sind, noch eine ganze Anzahl von jüngeren Wurzelanlagen.

Vaseline-Versuche mit *Sambucus nigra*.

Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen:

Nr. 1 nach 38 Tagen (26. Febr. bis 4. Apr.)

„ 2 „ 45 „ (14. März „ 8. Mai)

„ 3 „ 14 „ (2. Mai „ 16. „)

„ 4 „ 25 „ (2. „ „ 27. „)

Zweig Nr. 4 war diesjährig, die andern vorjährig.

Die Lenticellen begannen etwas anzuschwellen; dann trat aus ihnen ein lockeres Wuchergewebe hervor, das sich bräunte und verkorkte. Wurde weiter gestrichen, so wurde die Vaselineschicht wieder vom Wuchergewebe durchbrochen. Dies konnte z. B. bei Nr. 4 noch dreimal wiederholt werden; hierauf beziehen sich die folgenden Angaben:

Am 2. Mai: zum erstenmal gestrichen;

29. „ : Lenticellenwucherungen brechen durch:

1. Juni: „ gebräunt; wieder gestrichen;

9. „ : „ brechen wieder durch;

20. „ : „ gebräunt; wieder gestrichen;

27. „ : „ brechen wieder durch;

7. Juli: „ gebräunt; wieder gestrichen;

16. „ : „ brechen wieder durch;

Am Ende dieser Behandlung hatten die Wucherungen allmählich an Ausdehnung gewonnen und waren teilweise miteinander verschmolzen; die ganze bestrichene Zone der Achse hatte eine kleine Verdickung erfahren (vgl. Fig. 15). Die Achse war unterhalb der Zone $9\frac{1}{2}$ mm dick, oberhalb 9 mm, in der Vaselinezone 12 bis 13 mm. Ferner fiel es auf, daß oberhalb der Vaselinezone die Lenticellen der Hauptachse in der Nähe der Ansatzstellen von zwei Nebenachsen eine geringe Anschwellung zeigten. Vaseline war hier sicher nicht vorhanden. Schnitte ergaben, daß hier Adventivwurzeln gebildet waren und im Begriffe standen, durch die Lenticellen nach außen zu dringen. Eine weitere Anzahl von Wurzeln wurde außerdem gebildet unter solchen Stellen, die nicht mit Lenticellen versehen waren. Diese Anlagen waren noch ziemlich zurück und machten sich deshalb äußerlich noch nicht bemerkbar.

Besonders interessant war das Verhalten des Zweiges Nr. 3. An diesem vorjährigen, wagerecht wachsenden Zweige war die Vaselinezone so gelegt worden, daß noch vier diesjährige Seitentriebe in sie zu liegen kamen. Am 2. Mai wurde zuerst gestrichen, am 16. Mai trat aus den Lenticellen das Wuchergewebe hervor;



Fig. 15. *Sambucus nigra*.

Wucherungen infolge Vaselinebehandlung, spätes Stadium (phot. in natürl. Größe).

am 19. Mai wurde wieder gestrichen, worauf am 31. Mai die Wucherungen durchbrachen, am stärksten an den Ansatzstellen. Der Zweig wurde dann sich selbst überlassen: die Wucherungen verkorkten. Ende Juli traten an den unteren Teilen von zwei Nebentrieben sowie an der Hauptachse direkt über der Vaselinezone zahlreiche Adventivwurzeln (etwa 30) zutage. Sie erreichten nur 0,5—2 mm Länge; dann verkümmerten sie. Als dann Mitte August der Zweig zur Untersuchung abgeschnitten wurde, stellte es sich heraus, daß an der Hauptachse noch weiter oberhalb, in den Winkeln, die zwei junge Nebenchachsen bildeten, eigentümliche, graubraune Gebilde entstanden waren (vgl. Fig. 16). Die anatomische Untersuchung ergab, daß auch sie Wurzeln waren, nur von außergewöhnlicher Dicke. Sie waren von einer ca. 8 Lagen dicken Korkschicht umgeben, im Innern vollgepfropft mit Chlorophyll und Stärke!

Die Zone zwischen diesen beiden verschiedenen Wurzelbildungen war ganz angefüllt mit Stärke (Rinde, Holz, Mark). Ebenso war oberhalb der knollenähnlichen Wurzeln alles voll Stärke. Unterhalb der Vaselinezone war der Reichtum der Gewebe an Stärke nicht ganz so groß, aber doch recht beträchtlich.

Die anatomische Untersuchung ergibt folgendes: Ein Eindringen der Vaseline hat nicht stattgefunden, nur in den Inter-

cellularen der äußersten, lockeren Schichten der Wucherungen ist sie anzutreffen.

Junge Stadien von Lenticellenwucherungen zeigen ein hypertrophisches Wachstum der Zellen der Verjüngungsschicht und der zuletzt gebildeten Füllzellen.

Je länger die Achse unter der Einwirkung der Vaseline steht, desto umfangreicher werden die Veränderungen.

Das Phellogen kann, besonders an den Rändern der Wucherungen, zu langen typischen Schläuchen auswachsen.

Das Collenchym wird ebenfalls in Wucherzellen umgewandelt; bald zeigen nur die Randpartien, bald aber Zellgruppen mitten in den Collenchymsträngen Teilungswände. Die Tochterzellen wachsen zu langen, farblosen, dünnwandigen, in radialer Richtung gestreckten Schlauchzellen heran. Mehr Blasen- oder Keulenform haben die Zellen, die in die großen Intercellularräume hineinwachsen. Auch hier beiben manchmal Stücke von den tangentialen Verdickungsplatten als Leisten erhalten.

Das Parenchym zeigt überall Teilungen und Streckung.

Es finden sich meistens Zellen, die eine tangential verlaufende neue Wand bilden, aber auch solche mit zwei oder drei neuen Wänden. Die entstehenden Wucherzellen sind tonnenförmig, mehr nach außen aber typisch schlauchförmig und geben an Länge den Collenchymzellen nichts nach.

Stärke und Chlorophyll schwinden mit zunehmender Zellgröße immer mehr, die Vakuole wird immer größer; auch der Zellkern ist meistens vergrößert. Im Siebteil zeigen, wie bei den Paraffinversuchen, die äußeren Schichten Zellteilung und Zellvergrößerung.



Fig. 16. *Sambucus nigra*.

Wurzelbildung infolge Vaselinebehandlung
(phot. in natürl. Größe).

Ein weiterer Versuch wurde mit der Mischung von Kakao-butter und Vaseline gemacht. Eine vorjährige Hauptachse wurde am 7. Mai 1912 damit überzogen; am 27. Mai begannen die Lenticellen zu wuchern.

Die anatomische Untersuchung ergab, daß dieselben Veränderungen in den Geweben aufgetreten waren wie bei den Versuchen mit Vaseline. Wurzelbildung war bei der Untersuchung (11. Juni) nicht zu konstatieren.

IV. Versuche mit *Syringa Emodi*.

Von dieser Pflanze wurden üppig wachsende sog. „Johannistriebe“ der Wirkung von Paraffin und Vaseline ausgesetzt.

Sie reagierten sehr schnell auf das Pinseln mit Anschwellen der Lenticellen.

Paraffin.

Nr. 1	nach	4	Tagen	(21. Juni bis 25. Juni)
„ 2	„	5	„	(4. Juli „ 9. Juli)
„ 3	„	7	„	(9. „ „ 16. „)
„ 4	„	6	„	(16. „ „ 22. „)

* Vaseline.

Nr. 1	nach	6	Tagen	(21. Juni bis 27. Juni)
„ 2	„	7	„	(4. Juli „ 11. Juli)
„ 3	„	9	„	(9. „ „ 18. „)

Weniger schnell reagierten im September gestrichene.

Paraffin.

Nr. 5	nach	13	Tagen	(13. Sept. bis 26. Sept.)
„ 6	„	15	„	(13. „ „ 28. „)
„ 7	13. Sept.	keine Wucherungen, starb ab.		

Die entstandenen Lenticellenwucherungen wurden bei Fortsetzung des Pinselns immer größer, dehnten sich besonders in der Längsrichtung der Achse aus, so daß diese schließlich von längsverlaufenden Streifen besetzt war, die aus dem weißlichen Wuchergewebe bestanden. Gleichzeitig zeigte die Achse Dickenzunahme.

Die anatomische Untersuchung der Paraffinwucherungen ergab folgendes:

In jungen Stadien wird nur die eigentliche Lenticellenanlage von der Hypertrophie ergriffen: Verjüngungsschicht und zuletzt

gebildete Füllzellen wachsen zu Schlauchzellen heran, schieben den Komplex der alten Füllzellen vor sich her und sprengen ihn schließlich auseinander: die Schlauchzellen treten als lockeres, weißliches Gewebe zutage.

Je älter die Stadien sind, desto mehr beteiligt sich das Parenchym; das Collenchym bleibt meist intakt; vom Phellogen wachsen nur einzelne Zellen in der Nähe der Lenticellen zu Wucherzellen aus. Die Parenchymzellen zeigen öfters Teilungswände; die aus ihnen hervorgehenden Zellen besitzen bald Keulen- oder Blasenform, bald Schlauchform und auch sonst alle Merkmale von typischen Schlauchzellen. An manchen Stellen hypertrophieren auch die Collenchymzellen und durchbrechen das Periderm; solche Durchbruchstellen reißen allmählich immer mehr auf; aus ihnen quillt dann das außen sichtbare weiße Wuchergewebe hervor. Bei fortgesetztem Pinseln geht schließlich das ganze Parenchym bis an die Bastbündel in der Bildung der Wucherzellen auf: diese isolieren sich immer mehr voneinander und zerfallen in einzelne Zellen. Auf diesem Stadium starben die behandelten Sprosse ab.

Besonders interessant waren die Veränderungen, die im Innern des Zweiges Nr. 4 vor sich gegangen waren.

Nr. 4 16. Juli 1912 gestrichen,

22. „ 1912 Wucherungen; gestrichen,

30. „ 1912 gestrichen.

Der Trieb wurde dann sich selbst überlassen: die Wucherungen vertrockneten und verkorkten allmählich, die Achse hatte an Dicke zugenommen, und im Frühjahr 1913 zeigte der Trieb normales Wachstum; er wurde am 28. Mai zur Untersuchung abgeschnitten. Querschnitte durch die verdickte Achse zeigten, daß eine Menge Veränderungen im Rindengewebe vor sich gegangen waren (vgl. Fig. 17). Von der primären Rinde waren Epidermis, Kork und Phellogen normal, Collenchym und Parenchym dagegen hypertrophiert, und zwar immer nur stellenweise, in mehr oder weniger tangential verlaufenden Streifen, so daß ein eigentümliches Bild zustande kam, in dem normale Zellagen mit anormalen Partien abwechselten. Im Collenchym bestanden diese abnormen Partien aus dünnwandigen, farblosen, vergrößerten Zellen, die meist etwas in tangentialer, manchmal aber auch radialer Richtung gedehnt waren. Diese Zellen nun bildeten die mitten im normalen Collenchym verlaufenden tangentialen Bänder, die bald nur aus einer, bald aus

Fig. 17. *Syringa Emodi*.

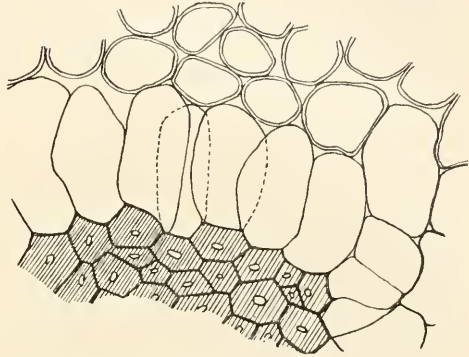
Querschnitt durch Rindenwucherung.

Pe = Periderm, Co = normales Collenchym,
 Cow = wucherndes Collenchym, pa = normales
 Parenchym, paw = wucherndes Parenchym,
 W₂ = Wucherzellen, T₂ = meristematische Zone,
 sr = abnorme sekundäre Rinde, Ca = Cambium,
 H = Holz.

mehreren Zellagen bestanden, sich auch miteinander vereinigen konnten. An solchen Stellen, wo die Wucherzellen stark radiales Wachstum zeigten, war manchmal das normale Collenchym auseinandergezerrt und wies mehr oder weniger große tangential verlaufende Risse auf, die aber nicht durch Wucherzellen ausgefüllt waren. Die an diese grenzenden oder zwischen zwei solchen Rissen liegenden Collenchymzellen waren gebräunt und tot.

Im Parenchym zeigten sich die Wucherzellen in der Überzahl; zwischen ihnen lagen in tangentialen Streifen oder mehr runden Komplexen die normalen Zellen eingestreut. Die Wucherzellen zeigten alle Stadien von Kugel- bis Schlauchform, hatten aber fast alle die Tendenz, in radialer Richtung nach der Peripherie zu wachsen. Teilungswände waren selten; der Stärke- und Chlorophyllgehalt nahm mit steigender Größe der Wucherzellen ab: die größten waren ganz frei davon. Der Zusammenhang der Zellen war ziemlich fest; ein Zerfall in einzelne Zellen war nicht festzustellen. Auffallend war es, daß häufig die eine direkt an die Bastfaserbündel grenzende Zellenreihe zu riesigen Schläuchen ausgewachsen war (vgl. Fig. 18 u. 19), während ringsum noch normales Parenchym lag. Auch zwischen einzelnen Bastfaserbündeln zeigten die Zellen dieses Verhalten: sie waren dann tangential gestreckt.

In der sekundären Rinde zeigte sich folgendes: Innen direkt an die Bastfaserbündel anstoßend lag ein Gewebe, das aus typischen, radial gedehnten Schlauchzellen bestand, etwa 10 Zellreihen stark. Auf dieses Wuchergewebe folgte ringsum ein Gürtel von wechselnder Stärke, 4 bis 10 Zellagen stark, der auf den ersten Blick den Eindruck eines Wundkorkmantels oder eines Kambiums machte. Daß hier wirklich ein Korkmantel vorlag, war nicht recht wahrscheinlich, da nach außen zu ja noch alles Gewebe (einzelne Stellen ausgenommen) am Leben war. Es zeigte sich denn auch, daß hier, mitten im Siebteil, eine meristematische Zone angelegt war, welche nach außen hin das eben beschriebene Wuchergewebe gebildet hatte.



Vom normalen Kambium wich es dadurch ab, daß an manchen Stellen die Zellen nicht lückenlos aneinander schlossen, sondern wenn auch nur kleine, so doch deutliche Intercellularen erkennen ließen.

Als Inhalt fand sich sehr reichliches Plasma, die Kerne waren sehr deutlich, auch schien es, als ob stellenweise eine regelmäßige Anordnung an die Innenwand der einzelnen Zellen zu bemerken

war, doch konnte dieser Frage nicht weiter nachgegangen werden. Die Wände waren dünn und gaben keine Cellulosereaktion.

Centripetal folgte nun wieder eine breite Schicht von Wuchergeweben, doch waren die einzelnen Zellen kleiner und mehr rundlich. Es zeigte sich, daß sie aus dem Siebparenchym hervorgegangen waren (vgl. Fig. 20). Zwischen ihnen fanden sich einzelne Gruppen

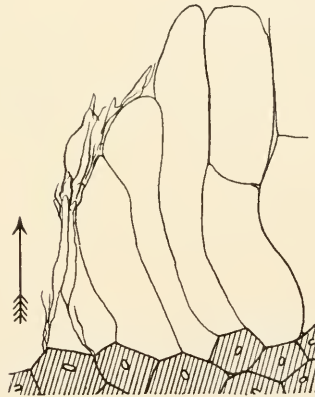


Fig. 18 u. 19. *Syringa Emodi*.
Querschnitt durch die Bastfaserregion, das Parenchym wuchert. — Leitz Obj. 7, Ok. I.

von unveränderten, Cellulosereaktion gebenden Siebröhren. Die wuchernden Siebparenchymzellen wiesen nach vorheriger Streckung in radialer Richtung eine oder mehrere tangential Teilungswände auf. Die Tochterzellen rundeten sich zumeist ab und bildeten so das eben erwähnte Wuchergewebe.

Nach innen zu folgte dann noch ein aus normalen Zellelementen bestehender Siebteil, der aber verglichen mit Kontrollsprossen ein Mehrfaches an Breite aufwies! Kambium und Holz waren intakt und unverändert.

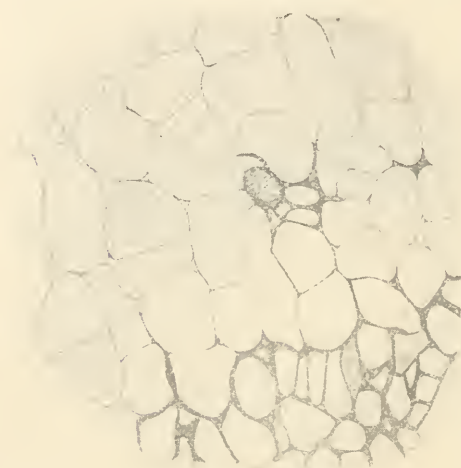


Fig. 20. *Syringa Emodi*.

Querschnitt durch die wuchernde sekundäre Rinde.
Leitz Obj. 7, Ok. I.

Für das Zustandekommen dieser merkwürdigen histologischen Veränderungen scheint der Umstand bestimmend gewesen zu sein, daß der Sproß mit einer geringen Menge Paraffin in seinem Intercellularsystem überwinterte und im Frühjahr wieder austrieb.

Sprosse, die ebenfalls 2- bis 3mal gestrichen wurden, aber noch in derselben Vegetationsperiode untersucht wurden, zeigten nur Lenticellenwucherungen und dann Abschluß derselben durch Wundkork.

Sprosse, denen immer wieder die entstehenden Lenticellenwucherungen durch Paraffin überzogen wurden, zeigten schließlich Zerfall des ganzen Parenchyms in Wucherzellen, dann aber Absterben, also auch hier wieder kein Hinübergreifen der Wucherung auf die sekundäre Rinde.

Von den durch Vaseline verursachten Wucherungen wurden nur junge Stadien untersucht, wie beim Paraffin beteiligten sich junge Füllzellen, Phellogen und benachbartes Parenchym an der Bildung der Wucherung.

V. Versuche mit *Artocarpus incisa*.

Behandelt wurden ein- und zweijährige, 3—4 mm dicke Zweige, die an der Spitze gut beblättert waren, mit

1. Paraffinöl,
2. Vaseline,
3. 0,1 % wässrige Sublimatlösung,
4. Kupferoxydammoniaklösung,
5. Mischung von Vaseline u. Kakaobutter.

Der Versuchsbaum befand sich im Warmhaus.

Der normale Zweig.

Die Lenticellen sind klein ($\frac{1}{2}$ —1 mm lang), braun, kaum emporgewölbt. Sie sind spärlich vorhanden, kurz unterhalb der Ansatzstellen früherer Blätter reichlich auftretend. — Unterhalb der behaarten Epidermis ist ein 1—3 Zellreihen starkes Periderm, zahlreiche Oxalatkristalle enthaltend, im Entstehen. Das Collenchym ist dickwandig, chlorophyllreich, etwa 8 Zellagen breit. Das Parenchym ist durch den Besitz von Milchschaftschläuchen und zahlreichen Oxalatdrusen ausgezeichnet, etwa 5—7 Zellagen breit. Sklerotische Elemente fehlen ihm vollständig. Die Bastfaserzellen liegen in getrennten Gruppen. Unterhalb der Lenticellen ist der Collenchymgürtel unterbrochen von parenchymatischem Gewebe, das sehr chlorophyllreich ist: die äußeren Schichten stellen das Phelloderm der Lenticelle vor. Die Verjüngungsschicht setzt sich zu beiden Seiten in das Phellogen fort, nach außen bildet sie wenige rundlich abgeplattete Füllzellen, deren äußerste tot und gebräunt sind. Die ganze Anlage bleibt verhältnismäßig klein und ragt nur wenig über die Oberhaut empor. Auf den braunen Füllzellen findet sich häufig, besonders bei älteren Lenticellen, ein dichtes Geflecht von (nicht näher bestimmten) Pilzhypphen vor; ein Eindringen in die Gewebe war nicht zu konstatieren.

Wirkung des Paraffinöls.

Eine Anzahl von Zweigen wurde, auf Zonen von 8—10 cm Länge, am 1. November 1911 mit Paraffin überzogen und dann in 14tägigen Abständen immer wieder gestrichen. In den ersten Februartagen 1912 machten sich Veränderungen bemerkbar: die Lenticellen wölbt sich stark empor, diese Anschwellungen platzten

auf und ließen ein weißliches, „fettig“ aussehendes Wuchergewebe hervortreten. Die Zonen wurden dann noch in gleicher Weise bis Ende Mai weiter gestrichen: die Wucherbildungen nahmen während dieser Zeit noch an Größe zu und traten besonders stark unter den Ansatzstellen der früheren Blätter auf (vgl. Fig. 21). Öfters



Fig. 21. *Artocarpus incisa*.
Zweig nach Paraffinbehandlung,
ca. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.

hatte das Wuchergewebe die Form von Plättchen angenommen, die bis 1 mm Dicke und 4 mm Höhe aufwiesen; ihre Spitze war gebräunt. Die Zweige wurden dann sich selber überlassen, die Wucherungen bräunten sich und vertrockneten. Im Oktober wurden dann die mit diesen Wucherungen besetzten Zweige untersucht. Irgendwelche Schädigungen im Wachstum der behandelten Zweige wurden nicht beobachtet. — Schnitte durch eine Lenticelle, die sich eben vorzuwölben beginnt, zeigen, daß die zuletzt gebildeten Füllzellen sich durch tangential verlaufende Querwände teilen und daß die Tochterzellen zu dünnwandigen, farblosen, in radialer Richtung gestreckten Zellen auswachsen. Spätere Stadien lassen erkennen, daß das Lenticellenphellogen nicht mehr normale, sondern mehr tonnenförmige und radial gestreckte Füllzellen bildet; sie sind anfangs ziemlich reich an Stärke. Durch den Druck, den dieses Wuchergewebe ausübt, wird der Komplex der alten, braunen Füllzellen entweder in der Mitte durchgerissen, und die beiden Hälften dann rechts und links zur Seite geklappt: aus dem Riß quillt das Wuchergewebe hervor. Auf

diese Weise entsteht eine mehr weißlich aussehende Wucherung. Oder der Komplex der alten Füllzellen wird, ohne zu zerreißen, als ganzes nach außen emporgehoben, die Wucherungen sehen dann mehr braun aus. Insbesondere die eben erwähnten Plättchen waren oft mit einer solchen Kappe von alten Füllzellen versehen. Wisniewski erhielt (a. a. O., S. 361) ebenfalls bei *Ficus* weiße und braune

Wucherungen, vielleicht lagen dort ähnliche Verhältnisse vor. Wahrscheinlicher scheint es aber zu sein, daß die Zweige, die in größeren Zwischenräumen gepinselt wurden, Wucherungen bildeten, die schnell verkorkten und somit braun wurden, während sie an den häufiger (alle 7 Tage) gepinselten weiter wuchsen und nicht verkorkten. Diese Erscheinung wurde an vielen Pflanzen bei unseren Versuchen beobachtet. — Schnitte durch noch ältere Stadien zeigen, daß dann auch das unter der Lenticelle gelegene Phelloderm und Parenchym an der Wucherung teilnehmen: sie bekommen tangential verlaufende Teilungswände, die Tochterzellen wachsen zu tonnen- bis schlauchförmigen, farblosen, dünnwandigen Zellen heran, Chlorophyll und Stärke schwinden. Der Zusammenhang der Zellen wird dabei locker, manchmal wird er nur mittels der Tangentialwände aufrecht erhalten. Die Intercellularen sind mit Paraffin erfüllt. Auch das Collenchym beteiligt sich, zunächst nur die an die Lenticelle angrenzenden Schichten. Die Zellen teilen sich, wie Längsschnitte zeigen, durch ein oder zwei, auf der Längsachse senkrecht orientierte Wände in zwei oder drei neue

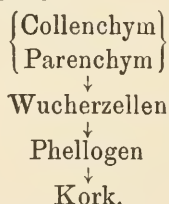
Zellen, welche dann starke Dehnung in radialer Richtung erfahren. In wenigen Fällen unterbleibt nun weitere Teilung, vielmehr teilen sich die neuen Zellen meistens durch tangential verlaufende Wände mehrfach, so daß allmählich ganze Zonen von meristematischem Gewebe entstehen. Die Radialwände des Collenchyms werden dabei in immer dünner werdende Keile ausgezogen, die stärker verdickten Tangentialwände bleiben öfters erhalten, und man findet sie dann mitten im zartwandigen Wuchergewebe wieder; sie zeigen dann aber bräunliche Farbe und geben weder Cellulose, noch Holz- oder Korkreaktion (vgl. Fig. 22). In späteren Stadien treten auch



Fig. 22. *Artocarpus incisa*.
Querschnitt durch eine wuchernde Lenticelle,
zeigt die Zerreißung des Collenchyms (Co).
(Nur die eine Hälfte der Lenticelle ist skiz-
ziert.)

mitten im Collenchym tangentielle Teilungswände auf, die Tochterzellen werden dünnwandig und tonnenförmig, teilen sich dann wieder usw., so daß gewissermaßen mitten im Collenchym ein Kambium entsteht; dessen Produkte bleiben aber rundlich bis tonnenförmig und haben festen Zusammenhang miteinander. In anderen Fällen werden die neuen Wände in radialer Richtung angelegt, die neuen Zellen dehnen sich tangential, und schließlich ist dann der Collenchymring auch an Stellen, die mit einer Lenticellenanlage nichts zu tun haben, von dünnwandigem Gewebe unterbrochen. Über solchen Stellen zerreißt dann die Oberhaut, die Wucherzellen wachsen zu Schläuchen aus und quellen aus dem Riß hervor: der Zweig ist dann von mehr Wucherungen bedeckt, als ursprünglich Lenticellen vorhanden waren. —

Die Untersuchung der mit Wucherungen besetzten Zweige, die von Mai bis Oktober sich selbst überlassen waren, ergab folgendes: zu äußerst liegen, in Schichten von wechselnder Mächtigkeit, braune, tote, zerrissene Wucherzellen, dazwischen Paraffintropfen. Dann folgen, an manchen Stellen nur 1—2, an anderen bis zu 30 Zelllagen von Korkzellen: Sie sind tafelförmig bis isodiametrisch gestaltet, stets dünnwandig. Sie gehen hervor aus einem Phellogen von wechselnder Stärke, es schließt sich mit den Rändern an das normale Phellogen, soweit dies noch vorhanden ist, an. Zustande kommt es dadurch, daß in einiger Entfernung unter den toten Wucherzellen die noch lebenden mehrfach Teilungswände anlegen, die zum Wundrand ungefähr parallel verlaufen. Die zeitliche Aufeinanderfolge ist also folgende:



Außerhalb des Korkmantels liegen bisweilen größere Partien von collenchymatischem Gewebe, das noch normale Struktur besitzt; die Zellen sind natürlich tot, die dicken Wände sind braun gefärbt, geben keine Cellulose-, Holz- oder Korkreaktion, und lösen sich in konz. H_2SO_4 nur sehr schwer. — Im übrigen ist innerhalb des Korkmantels noch lebendes Collenchym vorhanden: streckenweise in zusammenhängenden, größeren Komplexen, an anderen Stellen durch rundliche Wucherzellen in kleinere Inseln auseinander gezerzt.

Von einem geschlossenen, nur durch Lenticellenanlagen unterbrochenen Ring kann keine Rede mehr sein. Das Parenchym hat sich nur unterhalb früherer Lenticellenanlagen verändert und ist dort an der Wundkorkbildung beteiligt (vgl. Fig. 23). — Vereinzelt fanden sich Rindenstrahlen, deren Zellen sich tangential gestreckt und vermehrt hatten. Sonst konnten an der sekundären Rinde, an Kambium und Holz Veränderungen nicht festgestellt werden. — Besonders merkwürdig war nun noch, daß in der so veränderten primären Rinde sich zahlreiche sklerotische Zellen fanden. Ihre Form ist etwa isodiametrisch, die Wände sind stark verdickt und verholzt, von breiten, einfachen Tüpfelkanälen durchsetzt. Sie liegen einzeln oder in Gruppen bis zu 30 Stück sowohl im unveränderten Parenchym, als auch im zartwandigen Wuchergewebe des Collenchyms und Parenchyms. Auch in normal gebliebenen Collenchymzellen tritt Verholzung ein. In den normalen, ein- oder zweijährigen Vergleichszweigen fanden sich solche Zellen niemals vor, sehr selten in dreijährigen, dann mit zunehmendem Alter immer häufiger. Für die Rinde alter Zweige ist eine starke Sklerosierung überhaupt typisch (Möller, 1882, S. 82—83). Wir hätten hier also eine Entwicklungsbeschleunigung: es treten Zellelemente auf, die normalerweise erst mehrere Vegetationsperioden später zur Ausbildung gelangt wären. Was im einzelnen ihre Entwicklung veranlaßt, ist wohl schwer zu entscheiden. Da bei diesen paraffinierten Zweigen sich das unveränderte Parenchym und stellenweise die Wucherzellen ganz mit Stärke angefüllt zeigten, so könnte man annehmen, daß hier ein Überschuß von plastischem Material sei, der ausgenutzt würde. Bei Versuchen mit anderen Pflanzen fanden wir unter ähnlichen

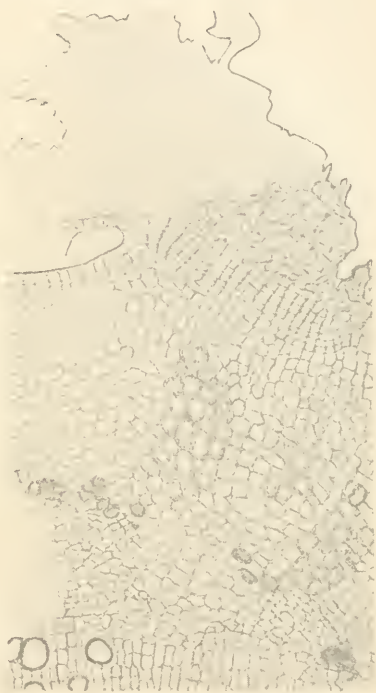


Fig. 23. *Artocarpus indicisa*.
Querschnitt durch eine ältere Lenticellen-
wucherung.

Verhältnissen die Bildung von zahlreichen Adventivwurzeln. Aber irgendwelche Beziehung zwischen Stärkegehalt und Verteilung der Sklereiden ließ sich nicht feststellen. Andererseits hat durch die Sprengung des Collenchymrings und das Auftreten zartwandiger Zellen das mechanische System der Rinde eine Störung erfahren, so daß die Anlage von spezifisch mechanischen Elementen in etwa verständlich erscheint. Hiermit könnte auch zusammenhängen, daß sie unter einer großen Wucherung vielfach zahlreicher und in größeren Gruppen anzutreffen sind. Dies alles sind jedoch nur Vermutungen, die erst durch ausgedehntere Versuche Beweiskraft erhalten würden. — Das Auftreten von verholzten Tracheiden mitten im zartwandigen Calluswuchergewebe beschreibt z. B. Wulff (1908, S. 7—8; Taf. V, Fig. 3). Sie sind jedoch für die Rinde hier vollständig neuartig. — Daß die im vorhergehenden kurz als „Wucherzellen“ bezeichneten Zellen imstande sind, gleichgültig welcher Herkunft, sich in Phellogen oder Sklereiden umzuwandeln, macht uns darauf aufmerksam, daß zwischen ihnen und den als „Schlauchzellen“ bezeichneten ein wesentlicher Unterschied in bezug auf ihre weiteren Entwicklungsmöglichkeiten besteht: beides sind abnorme, dünnwandige Produkte, aber mit dem intensiven Wachstum, das schließlich zur Bildung der (oft das 10fache an Länge betragenden) Schlauchzellen führt, ist auch Degeneration verbunden. Diese äußert sich ja im Schwinden des Chlorophylls, in Vergrößerung und Undeutlicherwerden des Kernes und Anordnung von kleinen, lichtbrechenden Körperchen um ihn herum, in der Abnahme des Plasmagehaltes usw. Das Endresultat ist dann der Tod. Küster (1903, S. 68) hat hierfür die Bezeichnung „kataplastische Hypertrophie“ vorgeschlagen; er sagt: „Die Bezeichnung „kataplastische Hypertrophie“ für abnormale Volumenzunahme der Zellen, verbunden mit degenerativem Schwund ihres lebendigen Inhaltes, wähle ich im Anschluß an einem von Beneke vorgeschlagenen Terminus: den funktionellen „Niedergang der Zelle“ bezeichnete Benecke . . . als Kataplasie; da in unserem Fall der unverkennbare Niedergang sich mit Volumenzunahme verbindet, lag es nahe, von kataplastischer Hypertrophie zu sprechen.“ Im Gegensatz hierzu würden dann stehen die Veränderungen, die wir eben an den sich selbst überlassenen, nicht weiter gepinselten Zweigen auftreten sahen; da hier Zellteilungen stattfinden, die zur Bildung von Gewebe führen, das dem Ursprungsgewebe nicht gleicht (die Merkmale für Hypertrophie fehlen, vgl. die Collenchymbilder), so haben wir hier von

heteroplastischer Hyperplasie zu sprechen (Küster, 1903, S. 136). Zweifelhaft erscheint uns dann, ob hier ebenfalls Kataplasmen vorliegen, oder doch nicht Prosoplasmen. Für ersteres spricht die geringe Differenzierung des neuen Gewebes, und bei weiterer Paraffinbehandlung würden sicherlich, wie bei anderen Versuchsobjekten, alle Merkmale der Kataplasie auftreten. In den vorliegenden Stadien fehlten diese aber noch; genau genommen sind allerdings die beobachteten Stereiden der Rinde nicht überhaupt, sondern nur in diesen Entwicklungsstadien fremd. Es ist möglich, daß nach längeren Ruhepausen der Zweige noch andere Differenzierungen stattgefunden hätten. Küster rechnet alle Callusbildungen zu den Kataplasmen, Prosoplasmen sollen nur bei Gallen vorkommen. Wulff (1908, S. 10) macht darauf aufmerksam, daß die von ihm beschriebenen Wucherungen der Himbeere durch die Bildung von Tracheidenknäueln und pathologischen Frühjahrsholzes prosoplastischen Charakter bekommen.

Wirkung von Vaseline.

Es reagierten mit Lenticellenwucherungen

Nr. 1 gestr. 3. Nov. 1911 am 7. Febr. 1912

„ 2 „ 11. „ 1911 „ 15. Jan. 1912

„ 3 „ 30. Jan. 1912 „ 15. März 1912

Die Wucherungen bleiben meist klein, dafür schwillt allmählich die ganze Zone auf, die Oberhaut zerreißt stellenweise, oder bekommt kleine Buckel: die Zonen zeigen ein ganz anderes Aussehen als die mit Paraffin behandelten (vgl. Fig. 24). Auch die anatomische Untersuchung liefert andere Bilder: das gesamte Parenchym, bis zu den Bastfaserbündeln, wächst zu Wucherzellen aus. Teilungswände sind häufig, die entstehenden Zellen sind dünnwandig, meist radial orientiert und zeigen, je weiter sie nach außen liegen, desto mehr typische Schlauchform und Schwinden von Stärke und Chlorophyll. Das Collenchym ist unverändert und wird von den wuchernden Parenchymzellen nach außen geschoben (vgl. Fig. 25). Das Phelloderm legt an vielen Stellen tangential verlaufende



Fig. 24. *Artocarpus incisa*.
Zweig nach Vaselinebehandlung,
ca. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.

Teilungswände an, es entstehen zartwandige, farblose Wucherzellen, besonders dort, wo es seitlich an die Lenticellenanlage stößt; an anderen Stellen kommt es hierdurch zur Bildung der kleinen Buckel, die schließlich auch aufplatzen können. Das Phellogen bleibt nur selten erhalten, es geht in der Bildung von Wucherzellen auf. Der weitere Verlauf ist so, daß meist zuerst das Collenchym sich bräunt und abstirbt, dann geschieht dasselbe mit dem darunter befindlichen Wuchergewebe. Alle Zweige gingen schließlich ein.



Fig. 25. *Artocarpus incisa*.
Querschnitt durch eine wuchernde Lenticelle, linke Hälfte. —

Wirkung der Mischung von Vaseline und Kakaobutter.

Hier wurden dieselben Resultate erzielt, wie durch Behandlung mit einer Vaseline.

Wirkung von Sublimat und Kupferoxydammoniak.

Wucherungen wurden nicht erhalten, die Zweige gingen ein.

Mit allen Stoffen wurden auch noch die lenticellenfreien Blattstiele behandelt, Wucherungen traten nicht auf.

VI. Versuche mit *Philodendron pinnatifidum*.

Von dieser im Warmhaus befindlichen Pflanze wurden Luftwurzeln behandelt, und zwar die mit Pneumathoden versehenen Haftwurzeln. Mit Nährwurzeln wurden keine Versuche gemacht. Zur Verwendung kamen:

1. Paraffinöl,
2. Vaseline,
3. Vaselineöl,
4. 0,1proz. wässriges Sublimat,
5. Kupferoxydammoniak.

Bau der normalen Haftwurzel.

Bei der anatomischen Untersuchung stand die ausführliche Arbeit von O. Porsch (1911) zu Gebote. Für die freundliche

Überlassung von *Philodendron*-Material spreche ich Herrn Prof. Dr. Porsch meinen besten Dank aus.

Schneidet man eine etwa 1 cm dicke Wurzel quer, so sieht man zu äußerst zwei Reihen dünnwandiger, kollabierter Zellen, die das Velamen vorstellen. Dann folgen 2—3 Schichten stark verdickter und verholzter Steinzellen, darunter das Korkstereom, dessen äußere Partie aus eng ineinander geknäuelten Zellen mit dickeren gelblichen Wänden besteht, während den inneren Teil dünnwandige, weitleumige, etwas radial gestreckte Zellen bilden (vgl. Fig. 26). An diese schließt sich das Rindenparenchym an: die Zellen erscheinen auf dem Querschnitt kreisrund, zeigen Chlorophyllgehalt; sie besitzen Tonnenform und sind 3—6 mal länger als breit. Regellos verteilt liegen Gerbstoffzellen und Harzgänge. Die Pneumathoden sind in jungem Zustand in einiger Entfernung von der Wurzelspitze als längliche weißliche Flecken erkennbar; weiter aufwärts sind sie dann braun, schwach wulstförmig emporgewölbt, mit einem Längsriß in der Mitte. Wie die anatomische Untersuchung zeigt, wird dieser an den Seiten von gebräunten, etwas dickwandigeren Zellen ausgekleidet. Am Ende wird er von den chlorophyllführenden Rinden- zellen durch einen Komplex von gebräunten, dickwandigeren Zellen getrennt. In älteren Stadien sind viele von den an den Seiten liegenden Zellen weiter verdickt und verholzt.

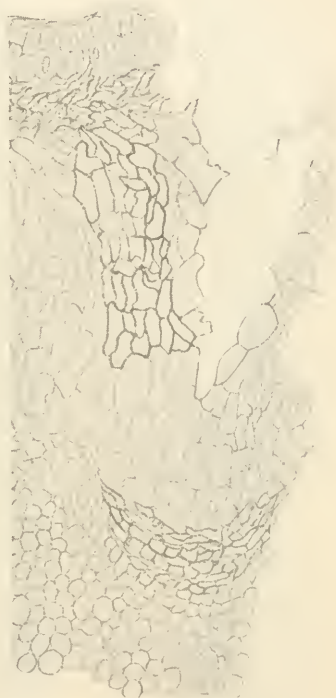


Fig. 26. *Philodendron pinnatifidum*. Querschnitt durch eine normale Pneumathode.

Paraffinwirkung.

Nach mehrmaligem Bestreichen begannen die Pneumathoden anzuschwellen und zwar:

Nr. 1	gestr.	31. Okt.	1911,	nach 23 Tagen,
„ 2	„	29. Dez.	1911,	„ 34 „
„ 3	„	29. „	1911,	„ 34 „

Nr. 4 gestr.	4. März 1912,	nach 30 Tagen,
„ 5 „	3. Juli 1912,	„ 21 „
„ 6 „	19. Mai 1913,	„ 27 „
„ 7 „	19. „ 1913,	„ 24 „

Nach wenigen Tagen quillt dann ein lockeres, weichliches Wuchergewebe hervor, das sich bald bräunt. Bei weiterer Behand-



Fig. 27. *Philodendron pinnatifidum*.
Pneumathodenwucherungen infolge Paraffinbehandlung (phot. in natürl. GröÙe).

lung mit Paraffin nehmen die Wucherungen noch an Größe zu, hört man auf zu streichen, so tritt nach wenigen Tagen Bräunung ein, die Wucherungen vertrocknen. Hemmung im Wachstum zeigten die Wurzeln nicht; wurden sie in der mit Wucherungen besetzten Zone durchschnitten, so wurden, wie bei normalen Wurzeln, mehrere Adventivwurzeln gebildet (vgl. Fig. 27). So verhielt sich z. B. Nr. 2, trotzdem vom 29. Dezember bis 29. Mai 17mal mit Paraffin gepinselt worden war. — Schneidet man eine Wucherung quer, so findet man an Stelle der Pneumathode einen ausgedehnten Zellkomplex von farblosen, schlauchförmigen, dünnwandigen Elementen, die genau in radialer Richtung nach außen zu orientiert sind. Wie die Untersuchung zeigt, teilen die in

der Nähe der Pneumathode liegenden Parenchymzellen sich durch Wände, die auf der Längsachse senkrecht stehen, in mehrere Abschnitte, legen dann auch tangential verlaufende Wände an, und die so entstandenen Tochterzellen zeigen dann intensives Wachstum in radialer Richtung, das zur Bildung von langen Schläuchen führt.

Die typischen Merkmale für diese Zellen sind: die Wände sind sehr dünn, färben sich mit Chlorzinkjod hellviolett; der Chlorophyllgehalt ist gänzlich verschwunden, das Plasma bildet nur einen dünnen Wandbeleg, der Hauptraum der Zelle wird von einer riesigen, mit farblosem Zellsaft angefüllten Vakuole eingenommen. Der Zellkern ist mehr oder weniger vergrößert, öfters von farblosen, stark lichtbrechenden Körnchen umgeben. Der Zusammenhang der Zellen ist sehr locker, vielfach sind sie nur noch mit den Tangentialwänden verbunden. Auf diese Weise entstehen ausgedehnte Intercellulargänge, die von Paraffin erfüllt sind. Die folgende kleine Tabelle zeigt die Größenverhältnisse:

Schlauchzellen		Normale Zellen (im Querschnitt)		Abnormer Zellkern	Normaler Zellkern
Länge μ	Breite μ	Länge μ	Breite μ	Länge : Breite μ	Länge : Breite μ
160	34	22	22	8 : 8	6 : 4
132	36	24	24	10 : 10	4 : 4
164	36	24	22	8 : 6	6 : 5
210	38	30	20	9 : 9	6 : 4
100	30	26	24	10 : 10	5 : 4
96	46	22	22	8 : 8	6 : 5
104	44	28	24	9 : 9	6 : 6
108	46	28	26	10 : 10	6 : 4
100	40	24	24	24 : 10	6 : 4
55	30	24	24	12 : 10	4 : 4
54	32	28	26	10 : 8	6 : 4
174	38	30	26	7 : 7	6 : 6
120	34	22	24	8 : 8	4 : 4
120	40	22	22	10 : 8	5 : 4
108	20	24	24	9 : 9	5 : 5
174	22	26	24		

Während die Gerbstoffzellen ihren Gehalt an Gerbstoffen verlieren und mit auswachsen, werden die Harzgänge mit der sie umgebenden Scheide unverändert hinausgeschoben und sind dann weit außen zwischen den Schlauchzellen anzutreffen; dabei können sie bisweilen stark deformiert werden. — Bei längerer Versuchsdauer gehen schließlich die außenliegenden Schlauchzellen zugrunde und bräunen sich in größerem Umfang. Dasselbe geschieht auch bald, wenn mit dem Pinseln aufgehört wird, die Wucherungen bilden dann trockene, braune Haufen. Interessant war es nun zu ver-

folgen, welche weiteren Veränderungen im Innern der so behandelten Wurzeln vor sich gingen. Zunächst erfolgte ein Abschluß der selbst geschaffenen Wunden durch Wundkorkbildung parallel zum Wundrande. Dabei war ein verschiedenes Verhalten zu bemerken: entweder bekamen in einer Zone die eben auswachsenden Parenchymzellen mehrere tangentielle Teilungswände, schlossen sich eng aneinander an, blieben meist tafelförmig und verkorkten. Die regelmäßige Anordnung war dabei öfters gestört durch das Auftreten von größeren Intercellularen, die mit Paraffinöl angefüllt waren. Oder die Anlage des abschließenden Gewebes war komplizierter: aus mehr nach innen zu liegenden normalen Parenchymzellen bildete sich durch mehrfache tangentielle Teilungen ein dünnwandiges Phellogen, etwa 4–8 Zelllagen stark, und dieses bildete nach außen

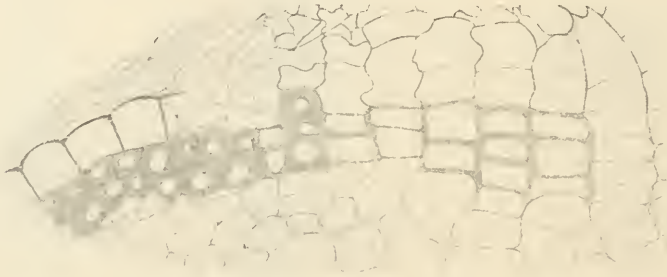


Fig. 28. *Philodendron cannaefolium*.

Querschnitt durch eine Wucherung der Haftwurzel, den Wundabschluß zeigend.

tafelförmige bis isodiametrische Zellen, deren Wände etwas dicker waren, die Mittellamelle war deutlich verholzt, darauf war Cellulose gelagert. Innerhalb dieses Gewebes verholzten einige Zellen unter Wandverdickung vollständig, besonders die an Harzgänge angrenzenden Zellen. Nach außen schlossen sich hieran mehrere Lagen von dickwandigen, mit Chlorzinkjod sich gelbbraun, mit Phloroglucin und Salzsäure sich nur manchmal schwach rot färbenden Zellen, die stark ineinander geknäuelte waren und mit den normalen Zellen des Korkstereoms somit große Ähnlichkeit aufwiesen. Außerhalb des Wundkorkmantels lag in beiden Fällen der Komplex der toten, gebräunten und zerrissenen Schlauchzellen. Bei *Philodendron cannaefolium* war der Wundabschluß vielfach dadurch auffällig, daß das Wundphellogen, nachdem es nach außen dünnwandigen, weitleumigen Kork gebildet hatte, seine Wände unter

Aussparung zahlreicher Tüpfelkanäle allmählich stark verdickte und verholzte (vgl. Fig. 28). Seitlich schlossen sich diese zwei oder drei Zellreihen an die normale, subepidermale Steinzellschicht an; man kann hier also direkt von einem Ersatz des Hypoderms sprechen. — Was auf Querschnitten weiterhin sofort in die Augen fiel, war das Vorhandensein von eigenartigen, regellos im normalen Parenchym verteilten „Nestbildungen“ (vgl. Fig. 29): in der Mitte eine oder mehrere Zellen mit unregelmäßigen und starken Wandverdickungen, die vom Parenchym meistens durch ein oder mehrere dünnwandige Zellen ringsum getrennt sind. Die nähere Untersuchung ergab, daß diese Gebilde auf zweierlei Weise entstehen: eine einzelne oder mehrere benachbarte Zellen sterben ab; man



Fig. 29. *Philodendron pinnatifidum*.

Paraffinbehandlung, Querschnitt, Nestbildung. — Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

wird das wohl auf die Rechnung des Paraffins zu setzen haben, das sich reichlich in den Interzellularen vorfindet, wobei es allerdings sonderbar erscheint, daß immer nur sehr wenige Zellen dem Tode verfallen, während die überwiegende Mehrzahl der Zellen durch das Paraffinöl gar keine Veränderungen erfährt. Darauf wird auch später noch zurückzukommen zu sein. —

Dann beginnen die Zellen, die den kollabierten, gebräunten Zellen zunächst liegen, gegen diese in die entstandene Lücke hinein zu wachsen (vgl. Fig. 30). Sie versehen sich darauf, wie Längs- und Querschnitte zeigen, mit mehreren Teilungswänden. Die innen liegenden Tochterzellen wachsen weiter, legen sich fest an die Zellreste an und verdicken allmählich an den Berührungsstellen ihre Wände durch Einlagerung von Holzstoff. Die Teilungswände, zu

denen noch mehrere, parallel verlaufende kommen können, sind dünn geblieben und verkorken. Der ganze Vorgang ist also eine innere Wundkorkbildung. Abgestorbene Gewebepartien werden durch einen Korkmantel vom gesunden Gewebe getrennt. Das, was hier vom Kork eingeschlossen wird, besteht aber außer den Wänden, gebräunten Resten des Zellinhaltes, Luft und Paraffinöl, auch noch aus den dicken verholzten Wandpartien ursprünglich normaler Zellen. Dabei treten diese Partien mit den Wänden der toten Zellen öfters in einen derartig innigen Zusammenhang, daß eine scharfe Trennung nicht möglich ist: auch Holzreaktionen verhelfen nicht dazu, es hat den Anschein, als ob hier ein gummi-

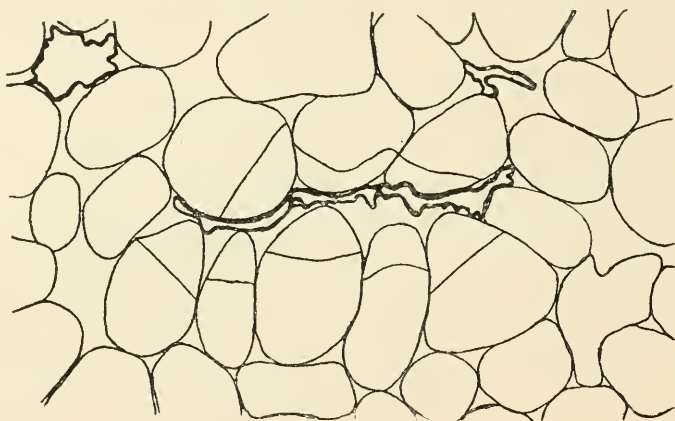


Fig. 30. *Philodendron pinnatifidum*.

Paraffinbehandlung, Querschnitt durch Parenchym, Beginn der Nestbildung.

Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

artiger Stoff, der Holzreaktion gibt, gebildet wird und in innigen Zusammenhang mit den Zellwänden tritt. Wenigstens läßt sich bei der zweiten Art der „Nestbildungen“ das Auftreten eines solchen Stoffes verfolgen. Hier sind tote Zellen anfangs überhaupt nicht vorhanden, eine Anzahl von Zellen, die einen Interzellulargang auskleiden, beginnt damit, die daranstoßenden Wandpartien zu verdicken und zu verholzen; dabei läßt sich dann manchmal sehr schön verfolgen, wie der Interzellulargang allmählich durch Holzgummi mehr und mehr ausgefüllt wird (vgl. Fig. 31). Dann können weitere Veränderungen auftreten, die diese Gebilde ziemlich kompliziert gestalten: die Zellen vergrößern sich (in die Breite), bekommen Teilungswände, die zum Teil ganz unregelmäßig ver-

laufen und teils verkorken, teils verholzen; auch ursprüngliche, nicht an den Intercellulargang stoßende Wände und schließlich ganze Zellen verholzen und bekommen unregelmäßige Wandverdickungen (vgl. Fig. 32). Wie aus der Kombination von Längs- und Querschnitten hervorgeht, kommen dabei manchmal größere Komplexe von Kugel- oder Ellipsoidform zustande, die dann von mehreren



Fig. 31.

Philodendron pinnatifidum.

Längsschnitt durch Parenchym mit abnormen Wandverdickungen.

Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

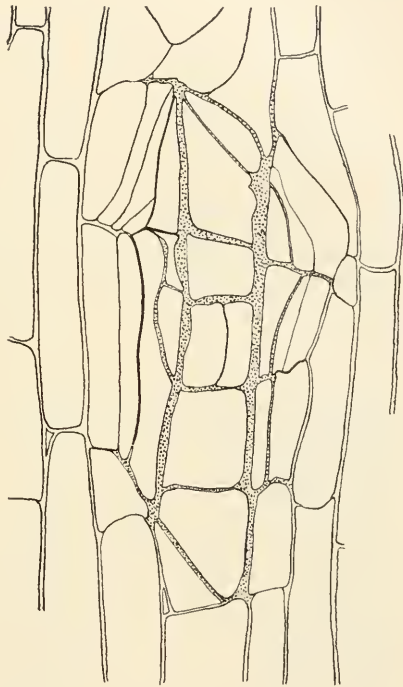


Fig. 32.

Philodendron pinnatifidum.

Paraffinbehandlung, Längsschnitt. Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III. — Verkl. auf $\frac{2}{3}$.

Korkschichten abgeschlossen werden. Wir haben hier also auch wieder eine innere Korkbildung vor uns, die man, weil es sich um den Abschluß pathologisch veränderter Zellen handelt, ebenfalls unter dem Begriff des Wundkorkes registrieren kann.

Bildungen, die mit den hier gefundenen eine gewisse Ähnlichkeit haben, beschreibt Vöchting 1892, vgl. Tafel VIII, Fig. 23 u.

24, Tafel IX, Fig. 1, 4, 9, 12. Die Bildungen traten an der Verwachsungsfläche zweier Exemplare von *Beta vulgaris* auf, es fanden sich gebräunte Zellreste, die vom gesunden Gewebe durch Kork getrennt waren, und auch leistenartige, verdickte Elemente. — Von den Faktoren, die zur Bildung von Wundkork führen (vgl. z. B. Küster 1903, S. 187ff.), kommt für unseren Fall gesteigerte Transpiration nicht in Frage, wahrscheinlich aber die chemischen Umwandlungen der Wandsubstanz. Doch sind durch das Füllen der Interzellularen mit Paraffin die normalen Verhältnisse stark verändert und die Ermittlung dieser Frage sehr erschwert.

Versuche mit Vaseline und Vaselineöl.

Hiervon sei nur in aller Kürze bemerkt, daß durch die Wirkung dieser Stoffe sich ebenfalls Wucherungen erzielen ließen, die von den eben geschilderten nicht abwichen, nur blieben die durch Vaseline verursachten kleiner und zeigten kein so starkes Hervorquellen von Wuchergewebe, — ebenso zeigten die Schlauchzellen meist geringere Größe. „Nestbildungen“ im Parenchym wurden nicht gefunden.

Sublimat und Kupferoxydammoniak

bewirkten keine Wucherbildung und brachten die Wurzeln allmählich zum Absterben.

Philodendron cannaefolium

reagierte auf Paraffinbehandlung in ähnlicher Weise wie *Ph. pinna-tifidum*. Die Wucherungen verschmolzen häufig zu ausgedehnten Längsstreifen.

VII. Wucherungen an anderen Pflanzen.

Da eine genauere Beschreibung der Wucherbildungen, die sich ja noch an einer ganzen Reihe von Pflanzen (siehe Auswahl!) erzielen ließen, zu weit führen würde, sollen im folgenden nur ganz kurz einige Ergebnisse herausgegriffen werden, die im Einklang mit dem Vorhergehenden bestätigen, daß die Behandlung mit Paraffin usw. zur Bildung hypertrophischer und hyperplastischer Gewebewucherungen führt.

Catalpa syringaefolia.

Paraffinversuche: Junge Wucherungen bestehen aus den schwach hypertrophierten Geweben der Lenticellenanlage (jüngste Füllzellen,

Phellogen, Phelloderm). Später beteiligen sich die Parenchym-(nach Zellteilung) und Collenchymzellen, die zu großen farblosen Blasen anschwellen. Auch im Periderm schwellen die eigentlichen Phellogenzellen zu großen Blasen an, während die Phellodermzellen Teilungswände bekommen.

Justicia Neesii.

An den grünen Trieben dieses Strauches sind die Lenticellen in vier regelmäßigen Längsreihen angeordnet, die den Blattspursträngen folgen. Durch Paraffin und Vaseline ließen sich umfangreiche Lenticellenwucherungen erzielen, so daß schließlich die Triebe mit vier, aus Wuchergewebe bestehenden „Flügeln“ versehen waren. Außer dem Lenticellengewebe beteiligt sich das Parenchym (das sich lebhaft teilt) und Collenchym, das teils nur Hypertrophie, teils auch Teilung zeigt.

Ribes aureum.

Durch Behandlung mit Paraffin, Vaseline, Vaselineöl entstanden deutliche Wucherungen. Die Hypertrophie, die teilweise zur Bildung außerordentlich großer Schlauchzellen führte, erstreckte sich bis zum Holz, Fig. 33 zeigt Kambiumzellen, die zu Schläuchen ausgewachsen. In vielen Fällen trat übrigens die Wucherung an den Ansatzstellen von Nebentrieben besonders heftig auf (vgl. Fig. 34).

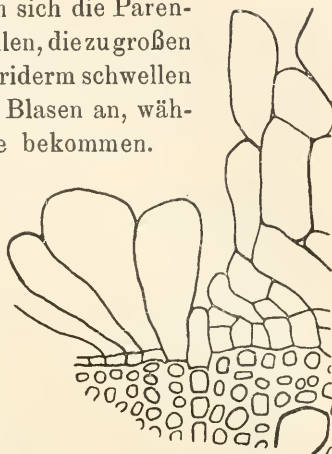


Fig. 33. *Ribes aureum*.
Paraffinbehandlung, Querschnitt
durch wucherndes Kambium. —



Fig. 34. *Ribes aureum*.
Links ein normaler, rechts ein mit Paraffin be-
handelter Zweig (phot. in natürl. Größe).

Spiraea sorbifolia.

Paraffinversuche: Die Wucherungen bedecken als millimeterhohe Plättchen in großer Zahl die ganze Zone, außerdem treten Adventivwurzeln auf. Bisweilen verschmelzen aufeinanderfolgende Wucherungen und bilden dann Längsstreifen. Die Wucherzellen, die hauptsächlich aus dem sich lebhaft teilenden Parenchym hervorgehen, bleiben klein und haben festen Zusammenhang, daher auch die Bildung der ziemlich zähen Plättchen.



Fig. 35.

Spiraea concinna.
Ein mit Paraffinwucherung besetzter
Zweig (phot. in ca.
 $\frac{2}{3}$ natürl. Größe).

Spiraea concinna.

Paraffinversuche: Zuerst treten zahlreiche, weiße Wucherungen auf von Stecknadelkopfgröße; dann reißt das Periderm auf und blättert ab, die Wucherungen werden größer, quellen stark hervor, vereinigen sich und bedecken als zusammenhängende Streifen den Zweig. An den Ansatzstellen von Nebenzweigen traten sie so stark auf, daß diese mehrfach abfielen! (vgl. Fig. 35). Die Wucherung kommt zustande durch Teilung und Auswachsen der Parenchymzellen; an den Ansatzstellen der Nebenzweige geht die Wucherzellbildung bis an den Holzzylinder.

Salix longifolia.

Paraffinversuche: Bei jüngeren (ein- und zweijährigen) Zweigen bestanden die Veränderungen manchmal nur in einer Lockerung, „Maceration“, des Lenticellen- und Parenchymgewebes. — Dann aber konnten auch kräftige, durch Schlauchzellbildung verursachte Wucherungen auftreten, ebenso Adventivwurzeln. An älteren Zweigen (4 cm stark) beteiligten sich außer Lenticellen besonders intensiv die Rindenstrahlen durch radiale Streckung ihrer Zellen. Bei längerer Versuchsdauer erfuhr außerdem das Rindenparenchym eine Verbreiterung um das Drei- bis Vierfache seiner früheren Ausdehnung. Bisweilen fanden sich in diesem abnormen Parenchym größere, abgestorbene Gewebepartien, die von mehreren Korkschichten umgeben waren. Auch hier traten wieder Adventiv-

wurzeln auf, die aber nicht ganz bis nach außen gelangten. Bei jüngeren Zweigen fanden sich (nach längerer Versuchsdauer) wieder wie bei *Aesculus* und *Philodendron* „Nestbildungen“ im Parenchym

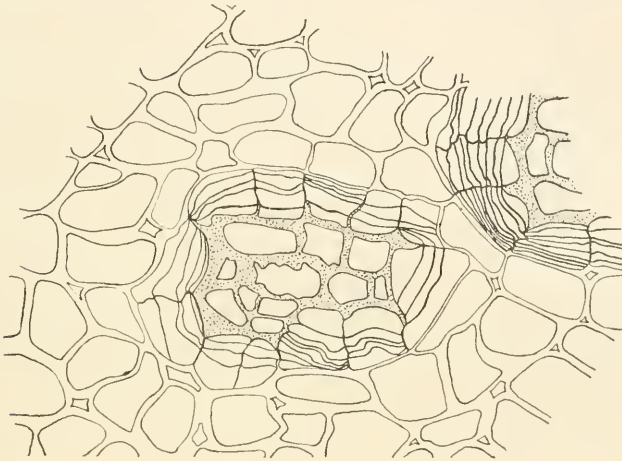


Fig. 36. *Salix longifolia*.

Paraffinbehandlung, Querschnitt durch eine Nestbildung im Parenchym, verholzte Membranen punktiert. — Leitz Obj. 7, Ok. I.

vor. Zellen oder Zellkomplexe mit abnorm verdickten und verholzten Wandungen wurden mit Korkschichten (oft 7—12) umgeben (vgl. Fig. 36).

Robinia hispida.

Durch Paraffin entstanden Lenticellen und Rindenwucherungen, an den Ansatzstellen von Nebenzweigen wieder so stark, daß diese durchknickten. Besonders interessant war die Wirkung der Vaseline: die bestrichene Zone (Nov. 1911 bis Juli 1912) bekam kleine Lenticellenwucherungen und schwoll außerdem recht beträchtlich an (vgl. Fig. 37a und b). Die Untersuchung (leider ließ sich durch einen Zufall die Entwicklungs-

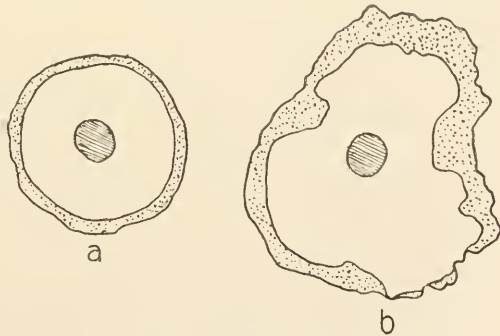


Fig. 37. *Robinia hispida*.

Querschnitte: a durch normalen Zweig, b direkt darüber durch Vaselinezone. Rinde punktiert, Mark schraffiert. Natürl. Größe.

geschichte nicht verfolgen) ergab eine Fülle von merkwürdigen histologischen Veränderungen (vgl. Fig. 38—40). Das Kambium

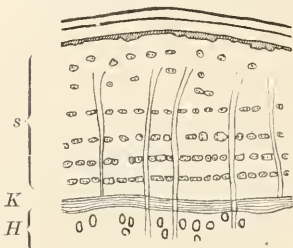


Fig. 38. *Robinia hispida*.
Schematisierter Querschnitt durch die normale Rinde. — (s = sekundäre Rinde, Bastbündel punktiert; c = Kambium; H = Holz mit Gefäßen.

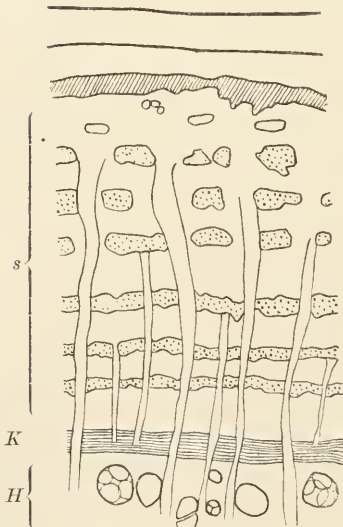


Fig. 39. *Robinia hispida*.
Schematischer Querschnitt durch die infolge der Vaselinebehandlung veränderte Rinde. (Buchstabenerkl. wie in Fig. 38.) Im Holzteil — H — stark vergrößerte Gefäße mit Thyllen.

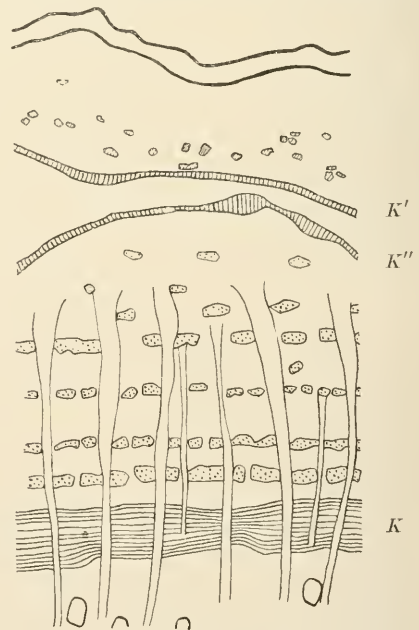


Fig. 40. *Robinia hispida*.
Schematisierter Querschnitt durch die abnorm veränderte Rinde. — Das Kambium ist sehr stark ausgebildet. K' u. K'' bezeichnen zwei im Rindengewebe verlaufende Korkschichten.

Fig. 38—40 bei Zeiß Ok. III, Obj. 1 Abbé auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

(Ceratenchym) zusammen (vgl. Fig. 41). Die Rindenstrahlen konnten unter Bildung eigentümlicher Wandverdickungen regelrecht verholzen (vgl. Fig. 42). Noch komplizierter waren die Verhältnisse in der primären Rinde: sie hatte ebenfalls eine beträchtliche Verbreiterung erfahren, die Parenchymzellen waren teils tot, teils lebend, bald unverändert, bald zeigten sie Teilungen oder Hypertrophie. Zwischen den zarten Wucherzellen lagen dann dickwandige, verholzte Zellen, über deren Herkunft nichts ermittelt werden konnte. Durch das abnorme Gewebe zogen sich (nicht



Fig. 41. *Robinia hispida*.

Querschnitt durch wucherndes Parenchym mit zerquetschten Siebröhren (punktiert). — Leitz Ok. I, Obj. 7.

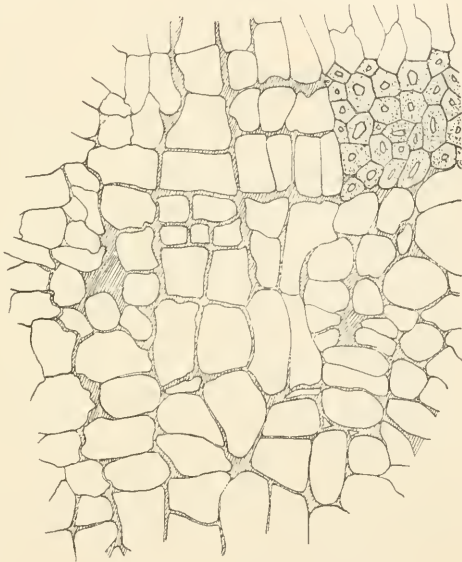


Fig. 42. *Robinia hispida*.

Querschnitt durch einen verholzten Rindenstrahl. Die abnorm dicken und verholzten Membranen sind schraffiert. — Leitz Ok. I, Obj. 7.

überall) ein oder zwei schmale Bänder von Kork, die folgende Zusammensetzung zeigten (in der Reihenfolge von innen nach außen!): 1. dünnwandige, weitlumige verkorkte Zellen. 2. tafelförmige Korkkambiumzellen. 3. verholzte, unregelmäßig und stark verdickte Zellen. 4. Zellen mit dicken Wänden, angefüllt mit Gerbstoff. Es ließen sich noch weitere eigentümliche Veränderungen aufzählen, da aber entwicklungsgeschichtliche Daten fehlen, soll davon abgesehen werden.

Rhamnus frangula

reagierte auf Behandlung mit Vaseline ebenfalls mit Rindenanschwellung und Wundholzbildung.

Zusammenfassung der anatomischen Ergebnisse.

Bei dieser kurzen Übersicht wollen wir erstens die Beteiligung der einzelnen Gewebe, und zweitens den Gesamtcharakter der auftretenden Wucherungen berücksichtigen.

I. Auf Bestreichen mit Paraffin oder Vaseline reagieren nicht alle Gewebe, entsprechend der Beschaffenheit ihrer Zellen, mit Veränderungen: Die Epidermis aller behandelten Zweige reagierte nicht; der Grund liegt darin, daß ihre Zellen vielfach (infolge Peridermbildung) überhaupt nicht mehr leben, vielleicht auch darin, daß sie stark verdickte und wachstumsunfähige Membranen besitzen. Nur die (verhältnismäßig zartwandigen) Epidermiszellen des Blattstiels von *Aesculus* zeigten teils Vergrößerung, teils Teilung.

Das Periderm verhält sich verschieden: vollständig verkorkte Zellen reagierten nicht, wohl aber bisweilen jugendliche Korkzellen (*Clerodendron*, *Ribes*) mit radialer Zellstreckung, man kann also immerhin von einer Beteiligung des Korkes sprechen. Jugendliche Korkzellen hypertrophieren ebenfalls unter dem Einfluß von feuchter Luft (Küster 1903, S. 81).

Das Phellogen kann ein ganz verschiedenes Verhalten zeigen: es reagiert entweder überhaupt nicht, oder wächst zu typisch hypertrophischen Zellen heran (*Catalpa*, *Sambucus*, *Clerodendron*), oder es erfährt eine Vermehrung seiner Zellen, wobei deren Charakter erhalten bleibt (*Sambucus*). Es kann ferner als solches erhalten bleiben und abnormen Kork (*Aesculus*) und abnormes Phelloderm bilden (*Aesculus*, Vaselineölversuch).

Das Phelloderm bleibt ebenfalls unverändert oder hypertrophiert (*Sambucus*), manchmal erst nach Teilungen (*Catalpa*), oder wird vermehrt (*Aesculus*, Vaselineölversuch).

Die Lenticellen reagieren gewöhnlich: (Ausnahmen *Ginkgo*, *Sophora*, *Ilex*, *Solanum*), sie zeigen typische Hypertrophie ihrer Gewebe, von den alten Füllzellen abgesehen. Die dazugehörigen Phellodermzellen bekommen auch Teilungswände.

Das Collenchym reagiert entweder gar nicht (*Artocarpus*, Vaseline; *Aesculus*, Paraffin und Vaseline), oder zeigt Hypertrophie

(*Sambucus*) oder lebhafte Teilung (*Artocarpus*, Paraffin; *Sambucus*, *Clerodendron*), die Teilungsprodukte können zu typisch hypertrophischen Zellen oder ohne erhebliches Wachstum zu mehr parenchymatischen Zellen werden (*Artocarpus*).

Das Parenchym kann in seiner Hauptmasse unverändert bleiben (*Artocarpus*, Paraffin) oder nur Zellvergrößerung zeigen (*Syringa*) oder Zellvergrößerung nach vorheriger Teilung (bei den meisten Pflanzen). Weitere Elemente der primären Rinde wie Milchsaftschläuche, Idioblasten, Harzgänge bleiben unverändert. Die Harzgänge bei *Philodendron* können jedoch nachträglich stark verholzen. Ebenso können im Parenchym noch Verholzung und innere Korkbildung auftreten (*Salix*, *Philodendron*, *Aesculus*).

In der sekundären Rinde können folgende Veränderungen eintreten: die mechanischen Elemente (Bastfasern, Steinzellen) zeigen zwar kein Wachstum, können aber in ihrer Anordnung gestört werden (passive Verschiebung der Bündel, Sprengung eines geschlossenen Ringes), eventuell erfahren sie eine Vermehrung ihrer Zellen (*Robinia*). Das Parenchym kann Zellteilungen (*Aesculus*) oder Zellvergrößerung (*Sambucus*, *Ribes*) oder Vermehrung seiner normalen Zellen erfahren (*Syringa*). Das gleiche gilt von den Markstrahlen (*Artocarpus*, *Robinia*, *Ribes*); diese können außerdem noch zerrissen werden (*Clerodendron*, *Ribes*) oder verholzen (*Clerodendron*, *Robinia*). Siebröhren und Geleitzellen zeigen kein Wachstum oder werden zerquetscht (*Robinia*, *Clerodendron*).

Das Kambium geht entweder in der Bildung hypertrophischer Zellen auf (*Ribes*, *Sambucus*) oder erfährt eine Verstärkung (*Aesculus*, Vaselineöl; *Robinia*, *Clerodendron*). Nach außen vermag es abnorme Zellen zu bilden (*Clerodendron*, *Aesculus*), nach innen abnormes Holz (*Clerodendron*, *Robinia*). Das Holz wird sonst nicht verändert, die Markstrahlen können Verbreiterung erfahren (*Clerodendron*, Vaseline). —

II. Für die Charakteristik der erhaltenen Wucherungen ist ihre Entwicklungsgeschichte von Bedeutung. Zuerst entstehen fast stets die eigentlichen Lenticellenwucherungen; es sind Hypertrophien, und zwar niemals progressive, sondern stets kataplastische, d. h. durch Plasmaverbrauch, Auflösung und Degeneration der Inhaltskörper gekennzeichnete (Küster, 1903, S. 67). Sie weisen somit dieselben Merkmale auf wie die „hyperhydrischen“ Gewebe,

die durch abnormen Wassergehalt in der Pflanze zustande kommen: dahin gehören auch die von Deveaux, Schenk, v. Tubeuf und anderen beschriebenen Lenticellenwucherungen.

Später gehen die Lenticellenwucherungen allmählich über in „Rindenwucherungen“, die sich bis zum Holzkörper ausdehnen können. Diese sind in seltenen Fällen als kataplastische Hypertrophien aufzufassen, meistens bekommen sie durch lebhaftere Teilungen den Charakter von Hyperplasien. Es erfolgt sowohl eine Vermehrung normaler Zellen (Homöoplasie) als auch die Bildung von Zellen, die anders gestaltet sind als ihr Ursprungsgewebe (Heteroplasie). Die Heteroplasien zeigen gering differenziertes Gewebe und sind somit wieder Kataplasmen, in seltenen Fällen könnte man von Prosoplasmen sprechen, wenn man nämlich das Auftreten der Stereiden bei *Artocarpus* und das Verholzen der Parenchymzellen bei *Aesculus*, *Salix* und *Philodendron* als „neuartige Differenzierungsvorgänge“ auffasst. Schließlich kann ein Abschluß der Wucherungen erfolgen durch Wundkork (nach Küster zu den Kataplasmen gehörig).

C. Physiologischer Teil.

Im folgenden wollen wir uns zuerst mit den Wucherungen und ihrer Ätiologie, dann mit weiteren Erscheinungen beschäftigen, die wir, zum Teil wenigstens, als Korrelationserscheinungen zu deuten haben. An den Schluß soll eine kurze Zusammenfassung der Gesamtergebnisse kommen.

I. Die Wucherungen.

Damit Wucherungen überhaupt zustande kommen, muß erstens eine Anzahl von Bedingungen erfüllt sein, die sich aus äußeren Faktoren und inneren, in der Pflanze liegenden, zusammensetzen, zweitens müssen dann die Pflanzen in geeigneter Weise mit den Paraffinen in Berührung kommen.

Die Abhängigkeit der Wucherbildungen von der Beschaffenheit der Versuchspflanzen geht ja ohne weiteres aus den Versuchen hervor: unter gleichen äußeren Bedingungen und bei gleicher Behandlung gelingt es bei vielen Pflanzen überhaupt nicht, Wucherungen hervorzurufen. Wenn wir die Liste der Pflanzen, die nicht rea-

gierten, überblicken, so könnte es den Anschein haben, als ob zwischen Nichtreagieren und Nichteindringen des Paraffins eine enge Beziehung bestände. In der Tat überwiegen in der Liste solche Pflanzen, die Achsen ohne Lenticellen, d. h. ohne Eingangspforten für Paraffin, haben, und es ist gewiß von Bedeutung, daß alle Pflanzen, die überhaupt reagierten, mit Lenticellen versehen sind. Aber daß hier allein das Eindringen des Paraffins entscheidet, dagegen spricht mancherlei: z. B. erfolgte bei *Acacia*, *Ginkgo*, *Gleditschia* u. a. wohl ein Eindringen, aber kein Reagieren. (Allerdings war vielfach z. B. bei *Ilex*, *Sophora*, *Evonymus*, die Menge des eingedrungenen Öles sehr gering.) Besonders spricht dagegen, daß bei ein und derselben Pflanzenart bisweilen Reagieren und Nichtreagieren nebeneinander erfolgte. Es liegt, über die spezifische Disposition hinaus, noch eine individuelle vor. So waren z. B. eine ganze Anzahl Zweige von *Rhamnus frangula*, die doch eine sehr große Anzahl von Lenticellen besitzen, trotz aller Bemühung nicht zum Wuchern zu bringen, obschon das Öl eingedrungen war und andere Zweige mit Wucherungen reagierten. Ebenso verhielt es sich mit *Ficus elastica*, und bei *Ficus australis* wurden überhaupt nur in einem Fall nach monatelanger Einwirkung Wucherungen erhalten, während z. B. Wisniewskis Pflanze schon nach einmaligem Bestreichen nach wenigen Tagen reagierte (a. a. O., S. 361). Es könnten allerdings die Pflanze von Wisniewski und die des Münsterischen Gartens trotz gleicher Benennung verschiedene Spezies gewesen sein. Es wurden auch Versuche gemacht, um lenticellenfreie Zweige durch künstliches Hineinbringen von Paraffinöl zum Wuchern zu bringen. Zu diesem Zweck wurde an Zweigen von *Kerria* und *Rosa* mittels eines scharfen Skalpells die Oberhaut auf kleineren Strecken entfernt und die Wunden sofort mit Paraffin überzogen; im Laufe der Versuche erfolgte wohl ein Eindringen, aber keine Wucherbildung. Auch das Injizieren von Paraffin in hohle Stengel blieb erfolglos (*Vicia faba*).

Bis jetzt handelte es sich um die Einwirkung von Paraffin; wir wenden uns jetzt der Vaseline zu. Hier ist von einem Eindringen in das Zweiginnere keine Rede, und in der Beziehung ist es gleichgültig, ob ich einen Zweig mit vielen Lenticellen oder mit wenigen oder gar keinen behandle, und wenn auch hier wieder lenticellenbesetzte Zweige (*Gleditschia*, *Ginkgo* u. a.) nicht reagieren, so ist das Nichteindringen nicht Schuld daran. In Kürze dürfen wir sagen, daß für das Zustandekommen der Wucherungen, von

anderen Faktoren abgesehen, die innere Beschaffenheit der Pflanze von Bedeutung ist. Die Lenticellen brauchen nicht zu reagieren, gerade so, wie es bei Feuchtkultur noch niemals die Koniferenlenticellen getan haben, und wie es einzelne Kartoffelrassen nicht tun (Küster, 1903, S. 78). Dasselbe gilt natürlich von anderen Geweben und von jeder einzelnen Zelle, und in der Tat zeigen die anatomischen Bilder solch verschiedenes Verhalten zur Genüge. —

Dabei kann die Verschiedenheit auch von dem angewandten Stoff herrühren (vgl. *Artocarpus*, Vaseline und Paraffinversuch!), doch wurde ein durchgreifender Unterschied in der Wirkungsweise von Paraffin und Vaseline nicht gefunden. (Vielleicht würden sich bei ausgedehnteren Versuchen die abnormen Holzbildungen, die ich bei *Robinia* und *Rhamnus* beobachtete, als für Vaseline charakteristisch herausstellen.) Ein weiterer, die Wucherbildung begünstigender Faktor könnte darin bestehen, daß bei den Lenticellen besitzenden Pflanzen durch die Behandlung von vornherein ein kambiales Gewebe zum Wachstum gereizt werden kann, das Lenticellenphellogen nämlich, während bei anderen Pflanzen nur Dauerewebe zur Verfügung steht. Dagegen spricht u. a. die Bildung der Intumeszenzen bei *Clerodendron*. Schließlich ist die Wucherbildung abhängig von Wachstumsintensität. Lebhaft wachsende Sprosse reagieren am schnellsten, während der Ruheperiode erfolgt kein Reagieren, und mit Ende des Sommers und Beginn des Herbstes pflegen die Wucherungen immer langsamer aufzutreten. Bei der Durchsicht der Versuche wird man aber finden, daß diese Beziehungen zwischen Wachstumsintensität und Reaktionszeit keine strenge Gültigkeit haben, häufig bleiben Sprosse unverhältnismäßig lange mit Wucherbildung zurück. Es ist vielleicht noch von Interesse, die Reaktionszeiten einer häufig behandelten *Salix longifolia* zu verzeichnen. Die zur Verwendung kommenden Zweige waren möglichst gleichartig und befanden sich an derselben Pflanze. Auf Bestreichen mit Paraffin reagierten:

Nr.	1 gestr.	2. Nov.	Anfang April,
"	2 "	9. "	" "
"	3 "	1. Dez.	" "
"	4 "	15. Jan.	" "
"	5 "	15. Febr.	Ende März,
"	6 "	11. März	Mitte April,
"	7 "	16. April	7. Juni,
"	8 "	20. Mai	16. Juni,

Nr. 9	gestr.	12. Juni	30. Juni,
„ 10	„	25. Juni	9. Juli,
„ 11	„	10. Juli	6. August,
„ 12	„	6. Aug.	Mitte Sept.,
„ 13	„	20. Aug.	Ende Sept.,
„ 14	„	Anf. Sept.	Ende Sept.

Die Ende September und im Oktober gestrichenen reagierten dann nicht mehr. — Wenngleich ferner die Reaktionszeit für eine bestimmte Pflanze nicht konstant ist, schwankt sie doch bisweilen nur innerhalb enger Grenzen, vgl. z. B. *Clerodendron*; man könnte hier fast eine Reaktionszeit von etwa 6 Tagen als typisch bezeichnen, während bei anderen Objekten unter allen Umständen erst viel später Wucherungen auftreten. — Vaseline wirkt im allgemeinen langsamer als Paraffinöl. —

Der Einfluß von äußeren Faktoren wurde nicht weiter untersucht. Es scheint uns wahrscheinlich zu sein, daß das Licht zur Bildung der Wucherungen nicht nötig ist, in einem Fall wurde dies direkt bei *Philodendron* konstatiert. Steigerung der Temperatur hätte insofern Komplikationen herbeigeführt, als dadurch die Konsistenz der zum Überstreichen verwandten Stoffe verändert worden wäre.

Wir haben eben die Beziehungen zwischen Wachstumsintensität und Reaktionszeit betont. Außer dem Wachstum kommen nun noch in Frage die Vorgänge, deren Störung für die Bildung der Wucherungen entscheidend ist: Atmung, Transpiration, Assimilation. Eine chemische Wirkung der Stoffe kommt für uns aus den in der Einleitung angeführten Gründen nicht in Betracht. Wir beschäftigen uns zunächst mit der Transpiration. A priori leuchtet ein, daß diese durch Paraffin- und Vaseline Wirkung verändert wird. Überziehen wir ein Zweigstück lückenlos mit diesen Stoffen, so wird eine Transpiration durch Epidermis, Spaltöffnungen, Lenticellen und andere zufällige Öffnungen unmöglich gemacht; das betreffende Stück ist dann lediglich auf die Transpiration, die außerhalb der bestrichenen Zonen stattfindet, angewiesen. Das Paraffin breitet sich außerdem ja aus, verstopft auf weite Strecken die Interzellularen und wird somit manchen Zellen jede Möglichkeit nehmen, Wasser in Dampfform abzugeben. Es wurden auch Versuche angestellt, um Genaueres über die Größe der Transpirationshemmung zu erfahren. Zahlenmäßige Angaben über die Beteiligung der

Lenticellen an der Transpiration haben Haberlandt (1875) und Klebahn (1883) schon gemacht. Haberlandt fand z. B. (S. 20) für Zweige von *Sambucus nigra* folgende Gewichtsverluste, ausgedrückt in Prozentsen des Anfangsgewichtes der Zweige:

Zweig mit offenen Lenticellen		Zweig mit verklebten Lenticellen
10,60 %	nach 5 Tagen	7,66 %
19,65 "	" 10 "	15,90 "
28,02 "	" 15 "	23,71 "

Der Anteil, den die Lenticellen an der Transpiration haben, ist also recht beträchtlich. Übrigens ist es für unsere Darstellung von Nachteil, daß über die Hauptfunktion der Lenticellen unter den Autoren keine Einigkeit herrscht. Deveaux (1900, S. 225) sieht in ihnen „avant tout des organes de transpiration“, eine Ansicht, die Haberlandt (1909, Anmerkung, S. 441) für irrig erklärt. — Die von Haberlandt und Klebahn angewendete Methode (sie arbeiteten mit Zweigstücken, die entlaubt und deren Schnittflächen verklebt wurden) wurde von uns nicht benutzt, weil es auch darauf ankam, zu sehen, ob durch die Wucherungen die Transpiration etwa regulatorisch beeinflußt würde. Wenn z. B. der Vaselineüberzug von Wucherungen durchbrochen wird, so ist ein Steigen der Transpiration wahrscheinlich, und wenn nach der Durchbrechung in vielen Fällen eine weitere Wucherbildung sistiert wird, so könnte man das als Anzeichen dafür auffassen, daß nun wieder Bedingungen herrschen, die sich dem normalen Zustand nähern. Um diesbezügliche Resultate zu erheben, war es also nötig, zuerst die Transpiration des normalen Zweiges, dann die des gepinselten und schließlich die des mit Wucherungen besetzten festzustellen.

Da die Messung durch Wägen nicht möglich war, erfolgte sie mittels Potetometer (Versuchsanstellung nach Renner, 1911), wodurch ja aber nur die Wasseraufnahme registriert wird! Das ist (vgl. die Kritik Burgersteins 1904) ein großer Nachteil, und im Laufe der Versuche stellten sich bei den nach mehreren Vorversuchen ausgewählten Versuchspflanzen *Salix longifolia* und *Clerodendron Bungei* weitere zahlreiche Schwierigkeiten ein: so erfolgte bei *Salix* eine ganz unregelmäßige Ausbildung von Adventivwurzeln und Abwerfen von Blättern, die Wucherungen traten erst nach vier

Wochen auf und waren sehr klein, die Triebe von *Clerodendron* reagierten zwar verhältnismäßig gut, waren aber nur durch Entfernen der großen Blätter turgeszent zu erhalten u. a. mehr. Es soll deshalb, da die Ergebnisse einer strengen Kritik nicht standhalten würden, von einer genaueren Mitteilung der ausgedehnten Versuche, die übrigens keine Transpirationsunterschiede zwischen normalen und behandelten Pflanzen ergaben, abgesehen werden. Der experimentelle Nachweis der Transpirationshemmung und der Bedeutung der Wucherungen ist nicht geglückt, und wir müssen uns mit der berechtigten Annahme begnügen, daß die Transpiration wirklich erheblich gestört wird, daß es zu einem Wasserüberschuß innerhalb der Pflanze kommt. Wenn wir diese Tatsache zur Erklärung der Wucherbildung heranziehen, so werden wir uns nach ähnlichen Erscheinungen umzusehen haben, die durch Wasserüberschuß entstehen. Dies ist bei Lenticellen-, Rindenwucherungen und Intumescenzen der Fall, die Küster deshalb als „hyperhydrische Gewebe“ zusammenfaßt (1903, S. 74). Anatomisch betrachtet, zeigen diese Fälle weitgehende Ähnlichkeit mit unseren Wucherungen. Man vergleiche z. B. damit die Darstellung, die Deveaux (1900) von Lenticellenwucherungen, Sorauer (1907) von der Lohkrankheit beim Apfel- und Pflaumenbaum sowie von der „Wassersucht“ bei *Ribes aureum* gibt (S. 210ff. u. 335ff.). Allerdings sind die hyperhydrischen Gewebe meist nur durch Hypertrophie gekennzeichnet, doch macht sich auch hier „zuweilen eine Neigung zu hyperplastischen Gewebeänderungen bemerkbar“ (Küster, S. 75). Schenk (1889) fand bei *Artemisia* nicht nur Zellvergrößerung, sondern auch Teilungen (S. 568). Überdies liegt eine eingehende Untersuchung der verschiedenen Rindenwucherungen noch nicht vor. —

Wenn wir „Wasserüberschuß“ innerhalb der Pflanze als wirksamen Faktor bezeichnen, so ist damit nichts Genauereres ausgesagt: der Wassergehalt einer Zellgruppe wird bestimmt durch das Verhältnis, in dem der osmotische Druck dieser Zellen zu dem der Nachbarzellen steht, und darauf kommt es an. Jede Steigerung der osmotischen Kräfte bedeutet eine erhöhte Kapazität der Zelle für Wasser, und eine solche wurde auch nachgewiesen mit Hilfe der plasmolytischen Methode. Schon die Auflösung der oft beträchtlichen Stärkemengen sprach ja für eine Zunahme des osmotischen Druckes in den betreffenden Zellen. Ob außerdem mit dem Wassergehalt auch der Gehalt an Mineralstoffen zunimmt, darüber

wurden vorläufig keine Versuche angestellt. Die Bestimmung des osmotischen Druckes erfolgte mittels Plasmolyse durch KNO_3 -Lösungen bei *Clerodendron Bungei*; es wurden eine Anzahl normaler Pflanzen mit solchen verglichen, die infolge Paraffinwirkung kräftige Wucherungen gebildet hatten. Aus dem betreffenden Stengelstück wurden radiale Längsschnitte angefertigt, diese dann sofort auf den Objektträger in die Lösung gebracht und mittels Pinzette mehreremal hin und her geschwenkt, um wirklich Benetzung zu erzielen, was bei Paraffin enthaltenden Schnitten besonders nötig war. Das aufgelegte Deckglas wurde sofort an den Rändern abgedichtet. Die folgenden Zahlen geben an, wieviel Prozent von einer normalen Lösung von KNO_3 die Flüssigkeit enthalten muß, um Plasmolyse eben zu erzielen.

A. Normale Pflanzen.

7. Internodium	{	Collenchym	35 ‰ n,
		Parenchym	35 ‰ "
5. Internodium	{	Collenchym	35 ‰ "
		Parenchym	35 ‰ "
5. Internodium	{	Collenchym	37,5 ‰ "
		Parenchym	37,5 ‰ "
5. Internodium	{	Collenchym	37,5 ‰ "
		Parenchym	37,5 ‰ "

B. Paraffin-Pflanzen.

Topfexemplar, 3. Internodium.

Collenchym: 37,5 bis 40 ‰ n.

Parenchym: normales nicht mehr vorhanden.

Parenchymwucherzellen: sehr wenige bei 35 ‰ und 37,5 ‰ n, mehr bei 40 ‰ n viele erst bei 50 ‰ und 60 ‰ n.

Collenchymwucherzellen: ganz farblose, typische Schläuche erst bei 60 ‰ n.

Freiland, 5. Internodium.

Collenchym: 40 ‰ n.

Parenchym: 40 ‰ n.

Parenchymwucherzellen: meist bei 37,5 ‰, andere erst bei 50 bis 60—70 ‰ n.

Collenchymwucherzellen: meist 37,5 ‰ n.

Freiland, 4. Internodium.

Collenchym: sehr wenig bei 40% n, meist bei 45% n.

Parenchym: „ „ „ 40 „ „ „ 45 „ „.

Parenchymwucherzellen: wenige bei 40 und 45% n, meist bei 50% n, andere auch dann noch nicht.

Collenchymwucherzellen: nicht vorhanden.

Hierzu ist folgendes zu bemerken: mit Collenchym und Parenchym ist auch bei den paraffinierten Pflanzen normales, unverändertes Gewebe gemeint. Mit Parenchymwucherzellen sind kurzweg alle schon veränderten Parenchymzellen bezeichnet: von eben sich dehnenden oder teilenden Zellen bis zu typischen Schlauchzellen sind alle Übergänge vertreten. Die Zellen befinden sich demnach in ganz verschiedenen Wachstumsstadien und ganz verschieden engem Zusammenhang miteinander, die Intercellularen sind mit Paraffin angefüllt, Stärke und Chlorophyll ist bei jungen Wucherzellen noch vorhanden, bei alten aber aufgelöst. Nur auf Grund dieser pathologischen Verhältnisse und der Ungleichwertigkeit der Zellen lassen sich die verschiedenen Zahlenwerte erklären, die zwischen 35% und 70% schwanken. Im allgemeinen ließ sich feststellen, daß die mehr normalen Zellen niedrigeren, die mehr Schläuchen ähnlichen höheren Druck aufwiesen. Bei etwa 65% fängt die Plasmahaut an permeabel zu werden, dies äußert sich darin, daß die Plasmolyse allmählich zurückgeht; genaue Grenzen lassen sich jedoch nicht ziehen, man kann mit dem Mikroskop eben nur einen bestimmten Zellkomplex einstellen und dann (durch Zeichnung) kontrollieren, ob die Plasmolyse zurückgeht. Jedenfalls ließ sich feststellen, daß es Zellen gab, deren Protoplast sich nach $\frac{1}{2}$ - bis 2stündigem Liegen in 60% n noch immer in kontrahiertem Zustand befand, und der nach Überführung in schwächere Lösungen wieder seine normale Lage einnahm. Zellen, die erst in höheren Lösungen (70% n, 75% n) plasmolysierten, zeigten durch Rückgang der Plasmolyse an, daß sie permeabel waren. (Der Salpeter konnte in einem Fall mittels der Diphenylamin-Schwefelsäureprobe nachgewiesen werden.) Dieselben Verhältnisse gelten auch für die abnormen Zellen, die aus dem Collenchym hervorgehen. Jüngere waren 37,5% n isosmotisch, einige typische farblose Schläuche plasmolysierten erst bei 60% n. Die Mehrzahl der richtigen, „ausgewachsenen“ Schlauchzellen aber zeigte auch bei Anwendung von 80, 90, 100, 125, 150% n überhaupt keine Abhebung: die Plasma-

haut war permeabel geworden. Auch hier schien etwa 60 % n die Grenze zu bilden, wenn nämlich Zellen bei stärkeren Lösungen plasmolysierten, so zeigten sie doch später durch Rückgang ihre Permeabilität an. Zusammenfassend dürfen wir über unsere mit Paraffin behandelten Pflanzen aussagen: 1. unveränderte Rindengewebe zeigen eine kleine Druckerhöhung. 2. Wuchergewebe bestehen aus Zellen, die 37,5 bis 60 % KNO_3 n isosmotisch sind, d. h. es ist eine Steigerung bis zu 20 % eingetreten. 3. Ausgewachsene Wucherzellen zeigen Permeabilität der Plasmahaut als Degenerationserscheinung. —

Wir können uns nun vorstellen, daß die Druckerhöhung, die die normalen Gewebe erfahren, als Wachstumsreiz auf das Protoplasma wirkt. —

Es war vorhin gesagt worden, daß, wenn wir von der nichtbewiesenen Anhäufung von Mineralstoffen absehen, die Bildung der osmotisch wirksamen Substanzen durch Auflösung der Stärke erfolgen könne. Eine weitere Entstehungsmöglichkeit hängt mit der Atmung zusammen. Wenn wir voraussetzen, daß durch dünne Paraffin- oder Vaseline-schichten im günstigsten Fall nur Spuren von Sauerstoff dringen könnten, so sind wir berechtigt, die Sauerstoffversorgung unserer Gewebe als stark gehemmt, bei manchen Paraffinversuchen als unterbunden zu betrachten. Da andererseits die Zellen sich teilen und wachsen, so haben sie Energie nötig, und deshalb tritt dann hier nach unserer Meinung intramolekulare Atmung ein. Wenn wir nun auch genaueres hierüber nicht aussagen können, so können wir uns doch gut vorstellen, daß die auftretenden Produkte von Bedeutung sind: erstens können sie Substanzen von hohem osmotischen Wert vorstellen, und zweitens können die gebildeten Stoffe als solche das Protoplasma zum Wachstum reizen.

Neben gehemmter Transpiration kommt also auch Sauerstoffmangel bei unseren Wucherungen in Frage. Damit stellen wir uns, wenn wir unsere Wucherungen in Parallele setzen mit den schon oft genannten, unter Wasser oder in feuchter Luft entstehenden Lenticellenwucherungen, teilweise in Gegensatz zu der Ansicht anderer Autoren. Nur Schenk (1889, S. 566ff.) nimmt bei den von ihm beschriebenen Wucherungen Sauerstoffmangel als Reizursache an und vergleicht sie deshalb auch mit dem „Ärenchym“ der Sumpfpflanzen. Die späteren Autoren betonen vielmehr die unter Umständen günstige Wirkung von Sauerstoff und halten

die Berührung der Zweige mit feuchter Luft oder Wasser für den unentbehrlichen Reiz (v. Tubeuf, 1898, S. 410, Küster, 1903, S. 74ff.). Für die Rindenwucherungen bei *Ribes aureum* ist nach Sorauer (1907, S. 335ff.) „Wasserüberschuß“ die Ursache, Th. Wulff (1908, S. 19) hält für das Zustandekommen der von ihm beschriebenen Himbeerkallose überreiche Stickstoff- und Wasserzufuhr für wahrscheinlich. Eine eingehendere experimentelle Untersuchung der Rindenwucherungen scheint uns indes noch nötig zu sein. In diesem Zusammenhang sei auch noch aufmerksam gemacht auf eine Arbeit von Ritter (1913); dieser führt die bei Mucoraceen beobachtete Bildung von Riesenzellen auf die Wirkung von Säuren, und zwar speziell auf die Wirkung der Wasserstoffionen zurück (S. 373).

Schließlich können wir noch fragen, wie es bei unseren Wucherbildungen mit der Assimilation steht. Die Photosynthese wird hier in der Rinde, als ganzes betrachtet, nur eine geringe Rolle spielen, doch ist zu bemerken, daß z. B. die Parenchymzellen durch mehr oder minder reichlichen Gehalt an Chlorophyll ausgezeichnet sind, und daß eine Störung der Photosynthese hier für die einzelnen Zellen vielleicht von Bedeutung sein könnte. Auf die Dauer ist eine Photosynthese unmöglich gemacht (Schwinden des Chlorophylls), von den Vorgängen der Chemosynthese können wir nichts aussagen. Irgend eine geringe Assimilation wird, da Zellwachstum und Teilung stattfindet, wohl erfolgen. Vielleicht treten hier ähnliche Wachstumsprozesse auf, die Roux als Vorgänge „rein dimensionalens Wachstums“ bezeichnet hat (vgl. Küster, 1903, S. 68). Dieses soll im Gegensatz zum „Massenwachstum“ nicht durch Vermehrung, d. h. Assimilation, sondern vornehmlich durch Umlagerung der bereits vorhandenen organischen Substanz gekennzeichnet sein. —

II. Weitere Erscheinungen.

Außer den abnormen Gewebeänderungen traten durch Paraffin- und Vaselinebehandlung noch weitere Erscheinungen auf, auf die wenigstens ganz kurz hingewiesen werden soll. Dahin gehört die Bildung von Adventivwurzeln. Eine solche wurde beobachtet bei *Sambucus*, *Spiraea*, *Salix* (vgl. vorne), die Fälle waren ziemlich selten. Es wäre möglich, daß es, da durch Wucherung die Rinde als Leitungsbahn ausgeschaltet wird, zu einer übermäßigen An-

häufung von plastischem Material kommt (wie bei Ringelung) und daß dadurch die Bildung angeregt wird. Hier scheinen aber noch andere Faktoren mitzuspielen, deren weitere Zergliederung nicht erfolgte. Bei *Ginkgo* bekamen die Blätter an Zonen, die im Frühjahr mit Vaseline überzogen waren, ganz abnorme Formen (vgl. Fig. 43), eine direkte Berührung der Knospen mit Vaseline hatte nicht stattgefunden. Wurden die Knospen absichtlich mit Paraffin oder Vaseline überzogen (bei *Ribes*), so blieben sie außerordentlich lange in ihrer Entfaltung gehemmt. Auch sonst zeigten bisweilen ganze behandelte Pflanzen starke Entwicklungshemmung: *Aesculus*-Triebe trieben verspätet und mit kleineren Blättern aus,



Fig. 43. *Ginkgo biloba*.

Abnorm ausgebildete Blätter infolge Vaselinebehandlung (natürl. Größe).

manchmal erst im Herbst. Wenige Pflanzen vertrugen überhaupt kein Paraffin (*Ginkgo*). In einigen Fällen trat indirekt dadurch Schädigung ein, daß infolge Wucherbildung einzelne Zweige abgeworfen wurden oder umknickten (*Spiraea*, *Robinia*, *Sambucus*).

III.

Wenn wir das Physiologische kurz zusammenfassen, können wir sagen:

1. Die an Sproßachsen beobachteten Wucherungen werden nicht durch chemische Wirkung von Paraffin und Vaseline verursacht, sondern
2. wahrscheinlich durch Transpirationshemmung; vielleicht auch noch durch Sauerstoffmangel.

3. In den Wucherzellen herrscht verschiedener, aber höherer osmotischer Druck als in normalen Zellen.
4. Durch Überziehen der Zweigoberfläche können auch Adventivwurzeln und abnorme Blätter gebildet werden.

Diese Arbeit wurde angefertigt im botanischen Institut der Universität Münster, auf Veranlassung und unter Leitung von Prof. Tobler, dem ich für das große Interesse, mit dem er die Arbeit ständig verfolgte, meinen aufrichtigen Dank sage. Ebenso schulde ich großen Dank Prof. Correns für hilfreiche Unterstützung und Herrn Privatdozenten Dr. Heilbronn für manchen Rat.

Literatur-Verzeichnis.

- Burgerstein, A., 1904, Die Transpiration der Pflanzen (Jena).
- Devaux, H., 1900, Recherches sur les lenticelles. Annales des sciences naturelles, ser. VIII, Botanique, tom. XII, p. 1.
- Duggar, M. B., 1901, Physiological studies with reference to the germination of certain fungous spores. Bot. Gazette, Vol. XXXI, p. 38—69.
- Gola, G., Bull. Soc. Botan. Ital., 1912.
- Haberlandt, G., 1875, Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Bd. LXXII, Abteil. I.
- , 1909, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl.
- Heller, A., 1904, Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen. Flora, Bd. 93, S. 1.
- Klebahn, H., 1883, Über Struktur und Funktion der Lenticellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. I, S. 113—121.
- , 1884, Die Rindenporen. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVII, N. F., Bd. X.
- Küster, E., 1903, Pathologische Pflanzenanatomie (Jena).
- Krzyż, Über die Aufnahme von Vaselineöl durch Balsaminen. Z. f. Pflanzenkr., Bd. XXIII, 1913, Heft 1.
- Marx, L., 1911, Über Intumescenzbildung an Laubblättern infolge von Giftwirkung. Öster. bot. Zeitschr., Bd. 60.
- Müller, C., 1890, Ein Beitrag zur Kenntnis der Formen des Collenchyms. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 8, S. 150—166.
- Porsch, O., 1911, Araceae. I. Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron Sellowii*, C. Koch. (Ergebnisse der botanischen Expedition der k. Akad. d. Wiss. nach Südbrasilien 1901, Druckschriften d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad., Bd. 78, Wien.)
- Rahn, O., 1906, Ein Paraffin zersetzender Schimmelpilz. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. XVI, S. 382—384.
- Richter, O., 1908, Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotica. Naturw. Zeitschr. Lotos 1908, Bd. 56, S. 106.

- Ritter, G. E., 1913, Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucoraceen und ihre Beziehung zur *Mucor*-Hefebildung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 351—403.
- Roux, W., 1892, Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik (Leipzig).
- Schenck, H., 1889, Über Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XX, S. 526—571.
- Schmidt, R. H., 1891, Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. Flora, Bd. 74, S. 300—370, 3. Aufl.
- Sorauer, P., 1907, Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Berlin).
- v. Tubeuf, C., 1898, Über Lenticellenwucherungen (Aërenchym) an Holzgewächsen. 1898, Forst.-naturw. Zeitschr., S. 408 ff. (Tübingen).
- Vöchting, H., 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper.
- Vouk, V., 1909, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lenticellen an Wurzeln von *Tilia*. S. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. CXVIII, Abt. I, S. 18.
- Wisniewski, P., 1910, Über Induktion von Lenticellenwucherungen bei *Ficus*. Bull. d. l'acad. d. sc. de Cracovie, Sér. B.
- Wulff, Th., 1908, Studien über heteroplastische Gewebewucherungen am Himbeer- und am Stachelbeerstrauch. Archiv für Botanik, Bd. VII.