Untersuchungen
über die
Zellkerne in den stärkeführenden Zellen
der
Hölzer.

Von
Dr. Bernhard Schorler.

Einleitung.

Während die Pflanzenanatomen früherer Jahre die Zellwandung zu ihrem ausschliesslichen Studium machten und vom Zellinhalt nur Stärke- und Chlorophyllkörner in den Bereich ihrer Untersuchungen zogen, ist es seit 1840 besonders der Protoplasmaleib der Zelle, auf welchen die mikroscopische Forschung in der Botanik sowohl, als auch in der Zoologie ihr Hauptaugenmerk richtet. Die Struktur des Protoplasmas, seine Lebenserscheinungen und seine Beziehung zur Zellbildung und Zelltheilung werden eingehend untersucht. Vor Allem aber wird der Zellkern als ein hervorragend an allen Gestaltungsvorgängen der Zelle betheiligtes Glied des Protoplasmaleibes erkannt und seinem Studium ein ganz besonderes Interesse zugewandt. Zunächst wird durch die glänzenden Beobachtungen von Strasburger, Buetschli und anderen [1]) das Verhalten des Nucleus bei der Zelltheilung, seine Betheiligung an derselben und seine Bedeutung für dieselbe klargelegt. Dann folgen Untersuchungen von Frommann [2]), Flemming [1]) etc. über die feinere Struktur des Zellkerns, und durch

---

[1]) Ausführliche Literaturangaben bei W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Arch. f. mikrosc. Anat. B. 16 u. 18.

[2]) Frommann, Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Jena 1880.

die Arbeiten von Schmitz[1]), Treub[2]) und Johow[3]) wird seine allgemeine Verbreitung in den Pflanzenzellen und das Vorkommen von vielkernigen Zellen bei Thallophyten und Dicotylen nachgewiesen. In neuester Zeit endlich sind durch Treub[4]), Johow[5]) und Kallen[6]) Untersuchungen veröffentlicht worden, die uns mit der späteren Lebensgeschichte des Nucleus, mit den Form- und Strukturveränderungen, welche derselbe in älteren ausgewachsenen Gewebezellen und beim schliesslichen Absterben erleidet, bekannt machen.

Die vorliegende Arbeit möchte unsere Kenntniss über die Zellkerne besonders in Bezug auf die Dauer ihrer Lebensfähigkeit und die Veränderungen, welche dieselben mit dem zunehmenden Alter erleiden, erweitern. Sie würde sich also, insofern sie auch das Verhalten ruhender Kerne in älteren Zellen zum Gegenstand hat, eng an die letzterwähnten Arbeiten von Treub, Johow und Kallen anschliessen.

Die Untersuchungen beziehen sich auf Zellen, deren Zellenqualität zwar durch das periodische Auftreten der Stärke bekannt ist, über deren Protoplasma und Zellkern aber bis jetzt noch keine speciellen Angaben vorliegen; sie erstrecken sich ferner auf die gymnospermen und dicotylen Hölzer, welche durch die Ausbildung von Jahresringen in ganz besonderem Maasse geeignet sind, über das Alter ihrer einzelnen Elemente Aufschluss zu geben. — Die Arbeit, welche ihre Entstehung einer Anregung des Herrn Hofrath Strasburger verdankt, wurde im botanischen Institute zu Jena unter der gütigen Leitung des Herrn Professor Stahl angefertigt; ich ergreife mit Vergnügen die Gelegenheit, diesen meinen hochverehrten Lehrern für manchen freundlichen Rath meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

[1]) Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Halle 1879; Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten, Sitz.-Ber. der niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn, 4. Ausg. 1879. Sep.-Abd., 7. Juni 1880.

[2]) M. Treub, Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales, Comptes rend., 1 Sept. 1879.

[3]) Fr. Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Dissert. Bonn 1881.

[4]) Treub, Notice sur les noyaux des cellules végétales, Arch. d. Biol. 1880.

[5]) Johow, Die Zellkerne von Chara foetida, Bot. Zeit. 1881, Nr. 45 u. 46.

[6]) Fr. Kallen, Verhalten des Protoplasmas in den Geweben von Urtica urens, Flora 1882, Nr. 5 u. 6.

Die stärkeführenden Zellen.

Die stärkeführenden Zellen unserer Bäume und Sträucher haben wegen ihrer hohen physiologischen Bedeutung schon seit langer Zeit Veranlassung zu vielfachen Untersuchungen gegeben. Namentlich war es die Frage, welche Zellformen überhaupt fähig seien, während des Winters Stärke aufzuspeichern, die man eifrig zu beantworten trachtete. Der erste Forscher, welcher diese Verhältnisse richtig erkannte, war C. Sanio[1]). Er fand, dass ausser den Markstrahlzellen drei Formen von Zellen im Winter Stärke zu führen vermögen: Faserzellen, gefächerte Faserzellen und Holzparenchym. Die Faserzellen sind nach ihm von gleicher Gestalt und gleichem Bau wie die gewöhnlichen Holzfasern, unterscheiden sich aber von diesen durch ihren Stärkegehalt. Durch nachträgliche Scheidewandbildung gehen aus den ersteren die gefächerten Faserzellen hervor, deren Scheidewände zart und dünn bleiben. Die Holzparenchymzellen endlich, welche auch durch Querwandbildung aus einer grösseren Faserzelle, aber schon im cambialen Zustande hervorgehen, sind, im Gegensatz zu den beiden ersteren Arten, nie dickwandig und haben quere Scheidewände, die von gleicher Stärke wie die Seitenwände sind.

Ueber die Qualität der stärkeführenden Elemente machte zuerst Schacht[2]) folgende nähere Angaben: *„Die Markstrahlzelle stirbt nicht gleich der Holzzelle frühe ab; die Markstrahlzellen fünf- und sechsjähriger Jahresringe enthalten noch häufig Zellsaft.“* Aehnlich spricht er sich über das Holzparenchym aus: *„Das Holzparenchym führt nicht wie die ausgebildete Holzzelle frühzeitig Luft, es behält seinen Zellsaft länger und füllt sich häufig mit*

---

[1]) Sanio, Untersuchungen über die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers dicotyler Holzgewächse, Halle 1858. Daselbst auch ausführliche Angaben der früheren Literatur.

[2]) Schacht, Die Pflanzenzelle, S. 205.

Stärkemehl." Zur Zeit wird nach De Bary[1]) reichlicher Stärkegehalt, und zumal periodischer Wechsel desselben, als Kriterium der Zellqualität betrachtet, denn die Auflösung und Neubildung der Stärke ist stets an einen aktiven Protoplasmakörper gebunden.

Was endlich die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen anbetrifft, so liegen nur wenige Angaben in der botanischen Literatur vor. Th. Hartig[2]) ist der Meinung, dass das Stärkemehl in den Markstrahlzellen und in den „Schichtfasern" einem centralen Zellkern entspringe, *„der jedoch nur kurz vor und während der Mehlbildung nachweisbar ist.*" Weitere Untersuchungen und zwar die letzten über diesen Gegenstand veröffentlichte A. Gris[3]). Er sagt von den stärkeführenden Zellen: *„Ces mêmes cellules sont munies d'un nucléus, et je ne crois point inutile de faire remarquer, en passant, que cet organe, dont je me suis efforcé ailleurs de faire ressortir l'importance comme appareil d'élaboration et de sécrétion des matières contenues dans la cellule végétale, ne fait point défaut aux éléments des rayons médullaires et du parenchyme ligneux. J'ai constaté souvent, à l'époque de la reproduction estivale de la fécule dans le tronc des arbres, que ces éléments munis de parois épaisses interrompues de distance en distance par des amincissements possèdent, comme les cellules délicates des feuilles et des tubercules, un véritable nucléus qu'un amas de petits granules amylacés dérobe souvent à l'oeil de l'observateur armé des plus forts grossisements.*"

Wenn nun auch eine direkte Betheiligung des Zellkerns an der Bildung und Auflösung der Stärkekörnchen nach neueren Untersuchungen nicht stattfindet, so sind die Beobachtungen Gris' doch insofern richtig, als, wie im Folgenden des Näheren gezeigt werden soll, der Zellkern sich in allen stärkeführenden Zellen findet, aber sich sehr häufig durch überliegende Stärkekörnchen der Beobachtung entzieht. Die Anwendung der in neuerer Zeit in die botanische Mikrochemie eingeführten Färbungsmittel macht es uns jedoch möglich, die Kerne überall auffinden und ihre Gestalt und Struktur feststellen zu können. Als bestes Tinktionsmittel hat sich auch hier das Haematoxylin erwiesen; die anfänglich gebrauchte Methylgrün-Essigsäure liess namentlich kleinere Kerne

---

[1]) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, S. 122.

[2]) Th. Hartig, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen, Bot. Zeit. 1859, S. 99.

[3]) A. Gris, Comptes rend. 1866. Tom. 62, p. 603.

wenig scharf vor den Stärkekörnchen hervortreten. Bei Anwendung des Haematoxylins wurde das zu untersuchende Material, frische Aeste oder Theile älterer Stämme, vorerst in absolutem Alkohol aufbewahrt, dann Schnitte desselben in Haematoxylin gefärbt und schliesslich in Glycerin übertragen. Bei einer derartigen Behandlung färben sich die Zellkerne mehr oder weniger intensiv violett und treten, trotz der reichlich in den Zellen angehäuften Stärkekörnchen, scharf hervor. Um feinere Struktureigenthümlichkeiten zu beobachten, wurden Schnitte von lebendem Material mit Pikrinsäure oder absolutem Alkohol behandelt und dann gefärbt.

I. Die Coniferen.

1. Taxineae.

Bei Taxus baccata sind die stärkeführenden Zellen fast ausschliesslich auf die Markstrahlen beschränkt; das durch Hartig und Kraus nachgewiesene Strangparenchym kommt nur in verschwindend kleinen Mengen vor und soll deshalb hier einstweilen unbeachtet bleiben.

Untersucht man nun nach der oben angegebenen Methode präparirte Radialschnitte eines einjährigen Zweiges, so kann man in den Markstrahlzellen die intensiv violett gefärbten, scharf hervortretenden Zellkerne vom Cambium bis an das Mark leicht beobachten. Dieselben nehmen einen beträchtlichen Theil des Zelllumens ein, sind, je nach der mehr kürzeren oder längeren Form der Zelle, von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt, mit einer durchschnittlichen Länge von 10,5 μ und einer Breite von 9 μ und liegen central in einem Netz von Protoplasmafäden. Nicht sämmtliche Kerne färben sich gleichmässig intensiv. Die ellipsoidischen Formen weisen insofern zuweilen eine Ungleichmässigkeit auf, als nicht der ganze Kern, wie bei denen mit kreisrundem Umriss, sondern nur ein Ende desselben sich intensiv tingirt, das andere Ende aber blass gefärbt erscheint. Gewöhnlich ist mit dieser ungleichmässigen Farbstoffaufspeicherung eine Unregelmässigkeit der äusseren Form des Nucleus verbunden, indem dieser nicht mehr ellipsoidisch ist, sondern an der intensiver gefärbten

Hälfte eine schärfere Zuspitzung zeigt, die entweder nach der Rinde oder nach dem Mark zu gerichtet ist. Um die innere Struktur der Kerne genau beobachten zu können, ist es rathsam, die Präparate nur mit einer ganz verdünnten Hämatoxylinlösung zu färben. Dann zeigen dieselben ein deutlich feinkörniges Aussehen, welches herrührt von zahllosen kleinen runden Körnchen von nahezu gleicher Grösse, die sich lebhaft färben und einer nur wenig tingirbaren homogenen Masse eingelagert sind. Ich bezeichne diese beiden Bestandtheile des Kernes nach dem Vorgange von Schmitz die ersteren als „Chromatinkörnchen", die letztere als „Grundsubstanz." Die Chromatinkörnchen, die in ihrer Kleinheit eine innere Differenzirung nicht erkennen lassen, stellen allein die tingirbare Substanz des Kernes dar. Auch der Nucleolus, der sich nur durch ein etwas anderes Lichtbrechungsvermögen und durch seine Grösse auszeichnet, gehört zu ihnen. Er ist bei Taxus 3—4mal grösser, als ein gewöhnliches Körnchen und liegt meist excentrisch, gelangt aber vielfach nicht zur Beobachtung. Im Allgemeinen liegen die Chromatinkörnchen dicht an einander und können zuweilen scheinbare stäbchen- oder perlschnurähnliche Formen bilden; ein eigentliches Kerngerüste jedoch konnte ich nicht wahrnehmen. Bei jenen oben erwähnten Kernen, die eine besonders lebhafte Färbung des einen zugespitzten Endes zeigen, hat eine Verschiebung der Chromatinkörnchen stattgefunden, dieselben sind in der einen Hälfte dicht zusammengedrängt, während sie in der anderen nur spärlich vertheilt sind. Diese ungleichmässige Vertheilung der tingirbaren Substanz möchte ich nicht für eine Wirkung der angewandten Reagentien halten, denn sie zeigt sich in gleicher Weise an durch Alkohol oder Pikrinsäure erhärteten Kernen, andererseits aber bleiben viele ellipsoidische Formen unter denselben Bedingungen von dieser Unregelmässigkeit verschont. Es muss deshalb diese jenen Kernen schon im lebenden Zustande eigenthümlich gewesen sein.

Die Grundsubstanz des Nucleus vermag nur ganz wenig Farbstoff einzulagern, sie erscheint auch bei Anwendung sehr starker Ölimmersionen durchaus homogen und lässt weder irgendwelche Differenzirungen noch grössere oder kleinere Vacuolen erkennen. An der Oberfläche des Kernes verdichtet sich dieselbe zu einer zarten Schicht, der „Kernmembran", die den Kern allseitig umschliesst und oft mit doppelten Contouren hervortritt. —

Es fragt sich nun, lassen sich die Kerne in den stärkeführen-

den Zellen zu jeder Jahreszeit auffinden, oder werden sie im Frühjahre mit der Stärke aufgelöst und im Sommer mit derselben wieder neu gebildet? Obgleich von vornherein ein derartiges Verhalten höchst unwahrscheinlich ist, glaubte ich doch, auf diesen Punkt etwas näher eingehen zu müssen, weil nach Th. Hartig[1]) die Kerne nur kurz vor und während der Mehlbildung nachweisbar sein sollen und auch De Bary[2]) hierüber nur unbestimmte Angaben macht. Durch zahlreiche, auch auf andere Bäume und Sträucher ausgedehnte Untersuchungen ergab sich, dass die Kerne stets vorhanden sind und nirgends eine jährliche Auflösung und Neubildung oder auch nur zu irgend einer Zeit eine wahrnehmbare Aenderung ihrer inneren Struktur erfahren.

Die Kerne in den Markstrahlzellen der untersuchten einjährigen Zweige sind also, wie die Zellen selbst, von ganz verschiedenem Alter, aber trotzdem überall ganz gleich construirt; sie unterscheiden sich in dieser Beziehung nicht von den allerjüngsten Kernen der Cambiumregion, ausser dass bei letzteren, der Gestalt der Cambiumzellen angemessen, nur langellipsoidische Formen vorkommen, die aber niemals eine ungleichmässige Anhäufung der Chromatinkörnchen an einem Ende des Kernes zeigen. Wenn nun auch die Kerne in den einjährigen Zweigen keine Strukturdifferenzen aufweisen, so wäre es doch möglich, dass dieselben mit dem zunehmenden Alter sich anders verhielten. Um dieses festzustellen, wurden Aeste bis zu einem Alter von 114 Jahren in Untersuchung genommen, die von den alten prächtigen Taxusbäumen des botanischen Gartens zu Jena herrührten. Das Holz derselben zeigte bis zum 21. oder 22. Jahresringe splintige Beschaffenheit, vom 22. bis zum 114. Jahresringe dehnte sich das braungefärbte Kernholz aus. In allen Markstrahlzellen des Splintes war während des Winters reichlich Stärke abgelagert und alle diese Zellen zeigten einen lebenden Protoplasmaleib und normalen Zellkern, der, wie in jüngeren Zellen, stets nur in der Einzahl vorhanden ist. Eine Vermehrung des Kernes hatte, von all den untersuchten Schnitten, nur in 2 Zellen stattgefunden. Diese enthielten je zwei Kerne von der Grösse der übrigen, zeigten auch dieselbe innere Struktur und hatten im ersteren Falle eine unregelmässige, im zweiten eine regelmässige Kugelgestalt.

Dass sämmtliche Markstrahlzellen des Splintes, selbst diejenigen des 21. Jahresringes, noch als lebend angesehen werden

[1]) l. c. S. 4.
[2]) l. c. S. 122.

müssen, ergiebt sich schon aus der reichlichen Ablagerung von Reservestoffen in ihnen. Doch kann man sich auch direkt von dem Leben derselben überzeugen durch das Verhalten des Protoplasmas wasserentziehenden Mitteln gegenüber. Behandelt man frische Schnitte mit concentrirter Zuckerlösung, so tritt die nur für lebendes Protoplasma charakteristische Contraktion des Plasmaschlauches in allen Markstrahlzellen der sämmtlichen 21 Jahresringe zu Tage. Bei weiterem Zusatz von destillirtem Wasser dehnt sich derselbe wieder aus und nimmt seine ursprüngliche Lage wieder ein. Einen weiteren für sämmtliche Zellen gültigen Beweis ihres Lebens vermochte ich nicht aufzubringen. Strömungserscheinungen des Protoplasmas, die Russow[1]) in den Markstrahlzellen verschiedener Bäume nachgewiesen hat, konnte ich nur in ganz jungen Markstrahlzellen beobachten. Und das neuerdings durch Loew und Bokorny[2]) in die botanische Mikrochemie eingeführte Reagens von alkalischer Silberlösung, zur Unterscheidung von lebendem und todtem Protoplasma, wirkte zwar bei einigen an Spirogyra und anderen Algen angestellten Voruntersuchungen ganz ausgezeichnet, gab jedoch an frischen Holzschnitten keine günstigen Resultate.

Bei Beantwortung der Frage, ob die Zellkerne in den Markstrahlzellen, die ja nicht nothwendigerweise mit dem Protoplasma abzusterben brauchen, noch als lebendig oder bereits abgestorben anzusprechen seien, kann, da dieselben ihrer Zartheit wegen im frischen Zustande nicht zu sehen und sichtbar zu machen sind, nur die innere Struktur der erhärteten Kerne und ihr Verhalten gegen Reagentien in Betracht kommen. Da nun die Nuclei in dieser Beziehung, ja auch was Grösse und Gestalt anbetrifft, vollständig mit den theilungsfähigen Kernen des Cambiums übereinstimmen, wie jene eine den Kern allseitig begrenzende Membran und auch die Chromatinkörnchen noch in der ursprünglichen Reichhaltigkeit besitzen, und da sie sich noch ebenso intensiv färben wie jene, so müssen sie nothwendigerweise auch wie die Kerne des Cambiums als lebendig angesehen werden.

Mit dem 22. Jahresringe beginnt gewöhnlich die Desorganisation der Markstrahlzellen. Dieselbe zeigt sich zunächst in einem nur noch spärlichen Auftreten der Stärkekörnchen und dadurch,

---

[1]) Neue dörptsche Zeitung 1881. Sep.-Abdr.

[2]) Die chemische Ursache des Lebens theoretisch und experimentell nachgewiesen von O. Loew und Th. Bokorny, München 1881. S. auch Pflüger's Archiv XXV, S. 105.

dass der protoplasmatische Wandbeleg sich bei Zusatz von wasserentziehenden Mitteln nicht mehr als geschlossener Sack von der Wand der Zelle zurück zieht. Der Zellkern zeigt in diesem Stadium, das in einigen Markstrahlen bis zum 25. Jahresringe andauert, noch vollkommen die Struktur lebender Kerne, auch hat eine Verminderung der Chromatinkörnchen nicht stattgefunden, weshalb derselbe sich noch intensiv färbt. Schliesslich aber nimmt auch der Nucleus an der Desorganisation theil. Ein allmähliges Undeutlichwerden und Verschwinden der Chromatinkörnchen bildet den ersten wahrnehmbaren Schritt derselben. Während dieses Vorganges tritt eine merkliche Grössenzu- oder -abnahme, oder innere Vacuolenbildung nicht ein, doch nehmen die Kerne meist eine Kugelform an. Noch vermag der völlig homogen gewordene Zellkern in geringem Grade Farbstoffe einzulagern; sobald aber im umgebenden Zellinhalt gelbe bis gelbbraune Flecken, von einer beginnenden Harzbildung herrührend, auftreten, verliert er diese Fähigkeit und wird schliesslich missfarbig braun. Die Kernmembran tritt dann nicht mehr deutlich hervor, trotzdem aber sind die Kerne scharf gegen den übrigen Inhalt abgegrenzt und ohne Erhärtung oder Tinktion im Kernholz wahrnehmbar. Die homogenen braunen Kernleichen behalten entweder die Gestalt und die glatten Contouren der lebenden Kerne durch das ganze Kernholz, oder sie werden unregelmässig zackig und kleiner und zerfallen auch wohl zuweilen in kleine Theilstückchen, die sich dann in dem gelbbraunen Zellinhalt der Beobachtung entziehen. Dabei kann man beobachten, wie an dem unregelmässigen zackigen Kern ein Tröpfchen fetten Oeles von unbekannter Natur auftritt, welches sich mit dem Kleinerwerden des Kernes vergrössert. Ob hier zwischen beiden eine nähere Beziehung existirt und das Tröpfchen vielleicht ein Produkt der Zersetzung des Kernes ist, oder ob ein bloss zufälliges Zusammentreffen vorliegt, konnte nicht festgestellt werden. Uebrigens treten auch im umgebenden Zellinhalt, sobald sich dieser zu bräunen beginnt, ähnliche Tröpfchen auf.

Bis ungefähr zum 40. Jahresringe erhalten sich die kugeligen oder ausgezackten Kernleichen in den meisten Markstrahlzellen, in älteren Zellen zerfallen sie vielfach, doch kann man sie noch mit Leichtigkeit in regelmässigen und unregelmässigen Gestalten im 114. Jahresringe auffinden. —

In Schnitten aus dem Kernholz, namentlich aus Stellen, die sich durch eine etwas hellere Farbe vor ihrer Umgebung abheben,

finden sich hin und wieder Markstrahlzellen, die noch reichlich Stärke enthalten. Derartige Zellen zeigen zwar vielfach in den gelben Harzeinlagerungen deutliche Spuren der Desorganisation, zuweilen aber fehlen ihnen diese vollständig, sie enthalten dann nur eine grosse Menge normaler d. h. nicht corrodirter Stärkekörner und machen so ganz den Eindruck lebendiger Zellen. Auf dieselben machte zuerst Hartig[1]) aufmerksam. Er fand sie *„im gesunden Kernholz, selbst im gesunden Mark alter Bäume“* und glaubte, dass die Stärke in ihnen alljährlich aufgelöst und wieder neu gebildet würde, und dass das Kernholz noch ebenso lebensthätig sei als der Splint. Diesen Ausführungen trat Sanio[2]) entgegen; er verwarf die Annahme eines lebensthätigen Kernholzes und bestritt überhaupt das Vorkommen von Stärke in demselben. Gris[3]) endlich, der isolirte stärkeführende Zellen im Kernholz der Eiche fand, erkannte die wahre Natur jener und sagte von denselben: *„Les granules amylacés que ces cellules renferment ne sont pas nécessairement de nouvelle formation; ils peuvent avoir été sécrétés depuis longtemps et avoir échappé par une circonstance quelconque au phénomène de la résorption.“*

Dass bei allen diesen Vorkommnissen nicht von lebenden Zellen, denn nur in solchen könnte die Auflösung und Neubildung der Stärke vor sich gehen, die Rede sein kann, ergiebt sich schon aus der vollständig isolirten Stellung jener Zellen, die rings von abgestorbenen Elementen umgeben sind, dann aber auch aus dem gänzlichen Fehlen eines lebenden Protoplasmakörpers und tingirbaren Kernes. Es sind eben abgestorbene Zellen, deren Stärkegehalt, wie Gris richtig bemerkt, beim Uebergang des Splintes in Kernholz durch irgend einen Umstand der Auflösung entgangen ist. Vielleicht könnte man sich ihr Vorkommen folgendermaassen erklären: Beim Uebergang des Splintes in Kernholz sterben die Zellen gewöhnlich nicht plötzlich ab, sondern verlieren nur ganz allmählig ihren Protoplasmaleib und mit ihm die Fähigkeit der Stärkeaufspeicherung, wofür der Umstand spricht, dass nach dem Kernholz hin der Stärkegehalt nach und nach geringer wird. Verschiedene Markstrahlzellen aber sterben an jener Grenze ganz plötzlich ab; dies kann zu jeder Jahreszeit, im Sommer sowohl, als auch im Winter geschehen. Ist das letztere der Fall, sterben also die noch reichlich mit Stärke gefüllten Zellen während des

[1]) Bot. Zeitung 1859, p. 111.
[2]) Bot. Zeitung 1860.
[3]) l. c. p. 606.

Winters ab, so kann die in ihnen enthaltene Stärke im Frühjahr, wegen des mangelnden Protoplasmas und der eiweissartigen stärkeumbildenden Fermente, nicht mehr aufgelöst werden, und so entstehen die isolirten stärkeführenden Zellen im Kernholz. Für die Annahme eines plötzlichen Absterbens jener Zellen scheint mir auch noch der Umstand zu sprechen, dass in allen jenen Zellen sich keine braunen Kernleichen nachweisen lassen, was seinen Grund nur in einem etwas abweichenden Desorganisationsverlauf der Kerne haben kann. Das Absterben erfolgt wahrscheinlich, wie bei dem Uebergang der Cambiumzellen in Tracheiden in der Weise, dass der Kern seiner Membran verlustig geht und in kleine Theilstückchen zerfällt, die sich der Beobachtung entziehen.

Nach dem Mark zu kommen Stärkezellen seltener vor als in der Nähe des Splintes, sie haben in dem alten Kernholz eine Umwandlung in braune Harzmasse erfahren.

Die Wurzeln von Taxus baccata zeigten ganz die nämlichen Verhältnisse wie Stamm und Aeste, sowohl was innere Struktur der lebenden und todten Kerne, als auch was die Zeit des Absterbens derselben und die Stärkeablagerung in den Zellen anbetrifft. —

An Taxus schliessen sich ihrer systematischen Stellung nach an Cephalotaxus und Ginkgo. Von beiden wurden nur jüngere Aeste untersucht.

Cephalotaxus drupacca unterscheidet sich von Taxus anatomisch besonders durch die verhältnissmässig reichliche Ausbildung echten stärkeführenden Holzparenchyms, welches aus langgestreckten Zellen besteht. Die Kerne in den Markstrahlzellen gleichen in Gestalt, Grösse und innerer Struktur vollständig den Taxuskernen. Das Holzparenchym, das nach der Tinktion Nuclei eben so deutlich erkennen lässt wie die Markstrahlen, zeichnet sich durch Kernformen aus, die, der Gestalt der Zelle angemessen, bedeutend in die Länge ausgezogen sind, oder zuweilen vollständig den radialen Durchmesser der Zelle ausfüllen, wobei sie die etwaigen Unregelmässigkeiten der Zellwände annehmen.

Ginkgo biloba besitzt um ein Beträchtliches kleinere kugelige oder ellipsoidische Kerne, die auch nicht sehr reich an tingirbarer Substanz sind.

2. Abietineae.

Pinus silvestris.

Die stärkeführenden Elemente des Kieferholzes vertheilen sich auf das Markstrahl- und das die Harzgänge als Epithel auskleidende Parenchym, letzteres mit ausserordentlich dünnen Scheidewänden. Die Zellkerne, welche bei der Tinktion ungemein scharf hervortreten, haben in beiden Formen des Parenchyms eine gleiche Ausbildung erfahren, sie liegen fast stets central in der Zelle, erreichen oder übertreffen an Grösse die Taxuskerne, sind meist von kugeliger, flachscheibenförmiger oder ellipsoidischer Gestalt und erscheinen durch Ausbildung zahlreicher kleiner Chromatinkörnchen fein granulirt. Ein etwas grösseres Körnchen tritt als Nucleolus zuweilen deutlich hervor, ist aber meist durch überliegende Chromatinkörnchen verdeckt. In den langprismatischen Zellen des Cambiums haben die Kerne eine ellipsoidische oder scheibenförmige Gestalt, in den angrenzenden langen englumigen Bastzellen hingegen sind sie ausserordentlich längsgestreckt und unregelmässig stäbchen- oder wurmförmig. Im letzteren Falle füllen sie den grössten Theil des Zelllumens allein aus. Die langgestreckten Kernformen zeigen neben einer feinen Granulirung immer zwei scharf hervortretende Nucleolen. Die an das Cambium angrenzenden Jungholzzellen sterben sehr bald ab, und zwar schreitet die Desorganisation mit der Verholzung vorwärts. Mit dem Protoplasma verschwindet auch der Zellkern, ohne eine Spur einer braunen Kernleiche in den Tracheiden zurückzulassen. — Um festzustellen, bis zu welchem Jahre der Kern in den stärkeführenden Zellen seine Lebensfähigkeit bewahrt, wurden Scheiben eines Stammes von 51 Jahren und eines Astes von 47 Jahren untersucht. In beiden Fällen hatte sich noch kein dunkelgefärbtes Kernholz gebildet. Die Markstrahlen zeigen insofern eine ganz eigenthümliche aber constante Erscheinung, als ihre äussersten Zellreihen, d. h. die oberste und unterste eines jeden Markstrahles, schon im jüngsten Jahresringe Protoplasma und Zellkern und mithin auch die Fähigkeit der Stärkeablagerung vollständig verlieren. Die Reservestoffe werden stets nur in den mittleren Zellreihen der Markstrahlen aufgespeichert, und nur in diesen Zellen lässt sich ein contrahirbarer Protoplasmaleib und neben zahlreichen Stärkekörnchen ein grosser lebhaft tingirbarer Kern bis

zum 35. Jahresringe nachweisen. Ein eben so hohes Lebensalter erreichen die stärkeführenden Parenchymzellen, welche die Harzgänge umkleiden. Während des Zeitraumes von 35 Jahren haben die Kerne eine mikroskopisch wahrnehmbare Veränderung nicht erlitten. Selbst die ältesten färben sich noch ganz intensiv, es hat weder eine Verminderung noch eine Vermehrung der tingirbaren Substanz stattgefunden, auch sind dieselben noch scharf durch eine doppelt contourirte Kernmembran gegen den übrigen Zellinhalt abgegrenzt.

Vom 35.—40. Jahresringe sterben die Zellen ab. Der Protoplasmaleib wird allmählig dünner und zieht sich bei Einwirkung von wasserentziehenden Mitteln nicht mehr von der Wand der Zelle zurück. Die Stärke wird nur noch in einzelnen Körnchen und schliesslich gar nicht mehr abgelagert. Zuletzt aber ergreift auch den Zellkern die Desorganisation, die hier jedoch wesentlich anders verläuft als bei Taxus. Der Kern wird nämlich nicht homogen, sondern verliert zunächst seine Kernmembran; ob dieses nun durch eine langsame Auflösung von aussen her geschieht, oder ob durch eine Aufquellung des Kernes die Membran platzt, konnte ich nicht feststellen. Die frei gewordenen Chromatinkörnchen färben sich noch eine Zeit lang, verschwinden aber sehr bald vollständig. Jene homogenen braunen Kernleichen, die bei Taxus sich durch das ganze Kernholz finden, treten also hier nicht auf. —

Wie Pinus silvestris verhielten sich auch die untersuchten jüngeren Aeste von P. Pinaster, P. Mughus und P. Jeffreyi. —

Picea excelsa.

Bei Picea excelsa tritt zu den stärkeführenden Elementen der vorigen Art noch echtes Holzparenchym hinzu, das wie jene in allen Zellen einen grossen, nach der Tinktion ungemein scharf hervortretenden Nucleus von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt und reichem körnigem Inhalt aufweist. Einige Zellen der Markstrahlen, oder auch des Holzparenchyms, die besonders reichlich mit Stärke angefüllt sind, besitzen, abweichend vom allgemeinen Typus, einen langgestreckten Kern mit unregelmässig eingebuchteten und stumpfzackigen Contouren, die noch schärfer hervortreten, wenn man die Stärkekörner in warmem Wasser auflöst, durch welches Verfahren die erhärteten Kerne keine Veränderung erleiden. Die Ursache dieser unregelmässigen Begrenzung kann nur

in einer Einwirkung der Stärkekörnchen gesucht werden. Dieselben werden in so grosser Anzahl in der Zelle angelegt, dass sie bei ihrem Wachsthume nicht allein das Lumen derselben vollständig ausfüllen, sondern sich sogar aus Mangel an Raum in die weiche Masse des Kernes eindrücken und auf dessen Oberfläche Erhöhungen und Vertiefungen erzeugen, die jedoch nie scharfeckig sind, sondern stets nur geschweifte Umrisse erkennen lassen. Der in eine unregelmässige Form gepresste Kern nimmt seine ursprüngliche regelmässige Gestalt wieder an, sobald das ihn beengende Hindernis schwindet, d. h. sobald im Frühjahr die Stärke aufgelöst wird.

In einer Scheibe aus einem 61 Jahre alten Stamme konnte ich bis zum 32. Jahresringe in den stärkeführenden Zellen einen contrahirbaren Protoplasmaleib und normale tingirbare Kerne nachweisen. Im 33. Jahresringe begann die Desorganisation, die sich auch hier zuerst durch das Aufhören der Plasmacontraktion kundgab. Vom 33.—36. Jahresringe traf ich die Kerne in allen Stadien des Zerfalles, der sich wie bei Pinus abspielt; es finden sich also in älteren Zellen keine braunen Kernreste.

Abies alba.

Die Markstrahlzellen, welche neben dem Auskleidungsparenchym die hauptsächlichsten Stärkereservoirs der Tanne darstellen, sind ganz bedeutend in die Länge gestreckt und lagern während des Sommers sehr viel Stärke ab. Die Kerne in diesen Zellen lagern, im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Fällen, meist nur wenig Farbstoff ein und haben zum grössten Theil eine ausserordentlich unregelmässige Gestalt. Es kommen langstäbchen- und wurmförmige, korkzieherähnliche oder U förmig gebogene, brillenförmige und unregelmässig gelappte und gezackte Formen vor. Diese eigenthümliche Ausbildung der Kerne hat zum grössten Theil ihren Grund in dem lang andauernden Wachsthum der Markstrahlzelle in der Längsrichtung, an welchem auch der Kern theilnimmt, theilweise aber auch in dem durch eine reiche Stärkeablagerung entstehenden Raummangel, wodurch die Nuclei von den wachsenden Stärkekörnchen in mancherlei Formen gepresst werden. Vielfach werden auch die Kerne durch die Einwirkung der Stärkekörnchen aus ihrer centralen Lage gerückt und einer Wand der Zelle angedrückt, wobei sich die Unebenheiten jener am Kern abformen; oder die langgestreckten Kerne, die ursprüng-

lich parallel der Längswand der Zelle gerichtet sind, werden in eine schiefe Lage verschoben. Zuweilen machen sie den Eindruck einer sich vorbereitenden Theilung vermittelst Durchschnürung. Aber obwohl ich Kerne beobachtete, welche die Form einer 8 angenommen hatten, deren beide Theile nur noch durch eine ganz schmale Verbindungsbrücke mit einander zusammenhingen, so gelang es mir trotz eifrigen Suchens doch nicht, Zellen mit 2 oder mehreren Kernen aufzufinden. Ich nehme deshalb an, dass diese Figuren mit einer Kernvermehrung nicht zusammenhängen, sondern Produkte der Einwirkung von Stärkekörnchen darstellen und im Frühjahr wieder verschwinden.

Die Zellen des Umkleidungsparenchyms, sowie die der Cambiumregion und manche kurzen Markstrahlzellen besitzen kugelige Kerne, die sich bedeutend intensiver färben, als die langgestreckten Formen.

Für die innere Struktur folgt aus diesen letzten Angaben, dass die langgestreckten Kerne mit der bedeutenden Massenzunahme ihrer Grundsubstanz eine gleiche Vermehrung der Chromatinkörnchen nicht erfahren haben. Es scheint vielmehr häufig sogar eine Abnahme der tingirbaren Substanz vor sich gegangen zu sein. Die Chromatinkörnchen liegen weit auseinander, selten sind sie an einem Ende des Kernes dichter angehäuft. Die meist in der Zweizahl vorhandenen kleinen, aber scharf hervortretenden Nucleolen vertheilen sich bei eingeschnürten Kernen mit den Chromatinkörnchen in beide Theilstücke. Die schmale Verbindungsstelle zwischen letzteren enthält gar keine Chromatinkörnchen, doch erleidet die Grundsubstanz und die Kernmembran an dieser Stelle keine Unterbrechung.

In einem 65 Jahre alten Stamme fanden sich bis zum 45. Jahresringe in Markstrahl- und Umkleidungsparenchym Zellen, welche reichliche Stärkeeinschlüsse und bei geeigneter Behandlung lebhafte Contraktionserscheinungen des Protoplasmas zeigten. Vom 45.—50. Jahresringe wurde der Stärkegehalt in den Zellen allmählig geringer und hörte endlich ganz auf. Hand in Hand mit der Stärkeabnahme ging die Desorganisation der Zelle, die sich auch hier zuerst durch das Aufhören der Contraktion des Protoplasmas kundgab. Doch fanden sich bis zum 48. Jahresringe noch tingirbare Kerne, die eigenthümlicher Weise sämmtlich eine regelmässig kugelige oder ellipsoidische Gestalt besassen und sich ausserordentlich intensiv färbten, so dass sie, auch in der übrigen Struktur, den Kernen der Cambiumregion vollständig glichen. Das Ab-

sterben der Kerne ging auf zweierlei Weise vor sich. Entweder verlor der Kern zunächst seine Membran und zerfiel in winzige Theilchen, oder er behielt dieselbe und wurde durch die Auflösung der Chromatinkörnchen in der Grundmasse zu einer homogenen braunen Masse, die jedoch auch sehr bald zackige Umrisse erhielt und zerfiel. Vom 51. Jahresringe an fanden sich keine Kernreste mehr.

Von zwei anderen untersuchten Arten der Gattung Abies, nämlich Abies cephalonia und A. Nordmannia besass die erstere in ihren dick mit Stärke angefüllten Markstrahlzellen unregelmässig langgestreckte Kerne, welche deutlich Eindrücke von Stärkekörnern zeigten. Die Zellen des Holzparenchyms dagegen, und in jungen Aesten auch die Zellen des Markes, enthielten einen regelmässig ellipsoidischen Kern. Abies Nordmannia hatte nur wenig Stärke in den Markstrahlzellen und in dem Holzparenchym abgelagert. Die centralgelagerten Zellkerne waren infolge dessen auch vollkommen regelmässig kugelig oder ellipsoidisch.

Die grossen Zellkerne von Larix europaeus und L. Griffithii zeigen bei reichlichem Stärkegehalt der Markstrahl- und Holzparenchymzellen unregelmässige Contouren, die jedoch nach dem Auflösen der Stärke im Frühjahr nicht mehr zu beobachten sind. Die Kerne nehmen dann ihre ursprüngliche kugelige oder ellipsoidische Form wieder an.

3. Araucarieae.

Auraucaria imbricata.

In den langen englumigen Jungbastzellen sind die Kerne von stäbchenförmiger oder unregelmässig gekrümmter Gestalt und füllen den grössten Theil des Zelllumens aus. Doch sind sie scharf umschrieben und zeigen zahlreiche, dicht aneinander liegende und sich intensiv färbende Chromatinkörnchen und meist zwei etwas grössere Nucleolen, die sich aber nicht so intensiv färben wie jene und zuweilen von einem farblosen stark lichtbrechenden Hofe umgeben sind und dadurch leicht in die Augen fallen. In den Zellen des Cambiums und in den kurzen Markstrahlzellen des Holzes und Bastes finden sich regelmässig kugelige oder wenig ellipsoidische Formen, in denen die Nucleolen nur selten deutlich hervortreten. Auch die Markzellen zeigen in jungen Aesten runde oder ellipsoidische Kerne, die in Gestalt und Struktur vollständig denen der Markstrahlzellen gleichen.

4. Cuninghamieae.

Wellingtonia gigantea.

Wenn wir bei unserer Betrachtung auch hier wieder von den jüngsten Elementen ausgehen, so treffen wir in der Cambiumregion zuerst stäbchen- oder scheibenförmige Kerne, die im Bast in jene bekannten wurmförmigen Gestalten übergehen, nach dem Holze zu aber mit der Ausbildung der Tracheiden absterben, ohne Reste zu hinterlassen. Die Markstrahlzellen des Holzes und Bastes und die langen englumigen Holzparenchymzellen schliessen meist einen langspindel- oder stäbchenförmigen Kern ein, der bei reichlicher Reservestoffablagerung vielfach durch Stärkeeindrücke unregelmässig wird. Auch kann man zuweilen kugelige Formen mit gebuchteten Umrissen wahrnehmen. In den intensiv sich färbenden Kernen gelangt nur selten ein Nucleolus zur Beobachtung.

Die untersuchten Zweige von Cuninghamia sinensis hatten in den Markstrahlen und in den langen englumigen Holzparenchymzellen wenig Stärke abgelagert. In den Zellen der ersteren waren die Kerne von kugeliger oder ellipsoidischer, in letzteren von stäbchenförmiger Gestalt. Beide Formen zeigten regelmässige glatte Umrisse.

5. Cupressineae.

Die untersuchten Arten der Juniperinae, J. Sabina, J. nana und J. virginiana zeigen sämmtlich die grossen grobgranulirten Zellkerne der vorigen Arten. Auch hier passt sich die Gestalt des Nucleus der Form und dem Stärkegehalt der Zelle an. So sind die Kerne in den langen Zellen der Cambiumregion und in den engen Holzparenchymzellen stets langgestreckt, zuweilen unregelmässig. Vollkommen kugelige Gestalten sind auch in den Markstrahlzellen selten. Stärkeeindrücke konnte ich, da Reservestoffe wenig abgelagert waren, seltener beobachten. Betreffs der Tinktion ist zu erwähnen, dass die Kerne von J. Sabina ein von den übrigen abweichendes Verhalten zeigen; während nämlich diese sich rasch und intensiv färben, vermögen jene nur äusserst langsam und spärlich Farbstoffe einzulagern.

Von den Thujopsideen wurden Biota tatarica und Thuja occidentalis untersucht. Thuja hatte nur wenig Stärke in den Markstrahlzellen, etwas mehr in dem Holzparenchym auf-

gespeichert. Die Kerne besassen meist eine regelmässig kugelige oder eine ellipsoidische Gestalt. Anders lagen die Verhältnisse bei Biota. Reiche Stärkeablagerung hatte hier eine unregelmässige Gestaltung der Kerne zur Folge gehabt. Neben langgestreckten und wurmförmig gekrümmten Formen fanden sich unregelmässig kugelige, mit gezackten und gelappten Umrissen, oder ganz unregelmässig verdrückte Kerne, welch letztere gewöhnlich einer Wand der Zelle anlagen. Die Tinktion war vielfach eine ungleichmässige, indem ein Ende des Nucleus, das gewöhnlich zu einer längeren Spitze ausgezogen war, sich bedeutend intensiver färbte, als die übrige Masse. Namentlich waren die Kerne der Markstrahlzellen mit dieser Ungleichmässigkeit in der Farbstoffeinlagerung behaftet, während diejenigen der langen englumigen Holzparenchymzellen sich gleichmässig tingirten. Ein grösserer kugeliger Nucleolus ist meist vorhanden, doch tritt derselbe nicht immer scharf aus den umgebenden Körnchen hervor.

Die untersuchten Cupressineen im engeren Sinne, Chamaecyparis obtusa und Ch. pisifera enthalten in Markstrahl- und Holzparenchymzellen grosse lebhaft tingirbare Kerne von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt mit einem deutlich hervortretenden homogenen Nucleolus.

Anhang.

Die Gnetaceen.

Die Zellkerne der Gnetaceen unterscheiden sich in Grösse, Gestalt und innerer Struktur nicht von denen der Coniferen. Es finden sich in den stärkeführenden Zellen von Ephedra helvetica grosse kugelige oder ellipsoidische Kerne, welche, von einer doppelt contourirten Kernmembran begrenzt, zahllose kleine lebhaft tingirbare Chromatinkörnchen, wohl auch einen oder mehrere Nucleolen, die aber selten hervortreten, enthalten. Die Jungbastregion zeichnet sich auch hier durch besonders lange wurmförmig gekrümmte Kerne aus.

II. Die dicotylen Hölzer.

Die dicotylen Hölzer, die im Frühjahr zur Bildung ihrer mächtigen Laubkrone eine ausserordentlich grosse Menge von Reservestoffen nöthig haben, bedürfen natürlich auch während des Winters ausgedehnter Behälter für dieselben. Dementsprechend finden wir bei ihnen die stärkeführenden Zellen in einer ganz ausserordentlichen Reichhaltigkeit entwickelt. Die Markstrahlen haben an Höhe und Breite bedeutend zugenommen, das Holzparenchym bildet auf Radialschnitten breite Bänder, und auch die Holzfasern nehmen als „Faserzellen" und „gefächerte Faserzellen" an der Funktion des Parenchyms theil und speichern während des Sommers reichlich Stärke auf. Ueber das Verhalten der Zellkerne in diesen stärkeführenden Zellen sollen die folgenden Untersuchungen, die nach der systematischen Stellung der einzelnen Hölzer aufgeführt sind, Aufschluss geben.

1. Moreae.

Morus alba.

Die stärkeführenden Elemente beschränken sich auf die Markstrahlen und auf das Holzparenchym, letzteres als dicker Mantel die Gefässe umgebend und auf Radialschnitten breite Stränge bildend. Im Winter sind beide Formen ganz mit Stärkekörnchen vollgepfropft, doch sucht man in ihnen vergebens nach den grossen lebhaft tingirbaren Kernen, wie sie so ausgezeichnet bei den Coniferen uns entgegen traten. Die Zellen scheinen auf den ersten Blick sämmtlich kernlos zu sein, und nur eine sorgfältige Untersuchung lässt uns in einigen Zellen einen Nucleus wahrnehmen, der, meist kaum von der Grösse eines Stärkekörnchens, nur ganz blass gefärbt erscheint und in den meisten Fällen durch aufgelagerte Stärke verdeckt ist. Erst wenn man letztere in heissem

Wasser oder Speichel auflöst, kommt der Kern in allen Zellen zum Vorschein. Derselbe ist entweder von regelmässig kugeliger Gestalt, oder zeigt unebene stumpfzackige Umrisse. Langgestreckte Kernformen kommen in den oft ziemlich langen Markstrahl- und Holzparenchymzellen, oder auch in den langen Cambium- und Jungbastzellen gar nicht vor. Bei sehr starker Vergrösserung kann man am Nucleus eine Kernmembran und ein Kernkörperchen, zuweilen auch eine feine Granulirung beobachten.

In einem 6 Jahre alten Aste fand sich der Kern in allen stärkeführenden Zellen bis in das Mark hinein, ohne, auch in den Zellen des Markes nicht, eine Aenderung seiner Struktur oder seines Tinktionsvermögens zu erfahren. In einem 20jährigen Aste waren die Zellen bis zum 7. Jahresringe reichlich mit Stärke angefüllt und liessen bei geeigneter Behandlung einen contrahirbaren Protoplasmaleib und einen normalen tingirbaren Kern erkennen. Im 8. Jahresringe stellte sich in der allmählichen Abnahme der Stärke das erste Anzeichen einer beginnenden Desorganisation ein. Der protoplasmatische Wandbeleg konnte nun auch durch wasserentziehende Mittel nicht mehr von der Zellwand abgelöst werden. Schliesslich starb auch der Nucleus ab, indem er zunächst seine Granulirung einbüsste, dann sein Tinktionsvermögen verlor und endlich zu einer homogenen braunen Masse erstarrte, an welcher eine gesonderte Kernmembran nicht mehr hervortrat. In einigen Fällen zerfiel der Kern, ohne seine Granulirung zu verlieren in kleine Theilchen, die sehr bald nicht mehr nachweisbar waren. Dabei schien der Auflösung der Kernmembran eine Auflockerung und Vergrösserung des ganzen Kernes vorausgegangen zu sein. Die braunen Kernleichen lagen im Kernholz in einer gelben Harzmasse, die mitunter auch Stärkekörnchen umschloss, und reichten häufig bis zum Mark. —

2. Ulmaceae.

Ulmus effusa.

Ein 28 Jahre alter Ast besass bis zum 14. Jahresringe stärkeführende Markstrahl- und Holzparenchymzellen mit lebendem Protoplasmaleib und tingirbarem Kern, welch letzterer, wie der der vorigen Art, klein und von kugeliger oder unregelmässig ellipsoidischer Gestalt ist und nur wenig Farbstoff einlagert. Braune Kernreste finden sich im Kernholz selten.

3. Betulaceae.

Betula alba.

In einem 15 Jahresringe zählenden Aste waren die Zellen der Markstrahlen und des Holzparenchyms von der Rinde bis zum Mark dicht mit Reservestoffen erfüllt. Die stark verdickten Zellen des Markes enthielten keine Stärke mehr. Die Nuclei sind in allen diesen Zellen nach der Tinktion mit Hämatoxylin leicht zu beobachten, obgleich sie nur langsam und in nicht sehr reichem Maasse Farbstoffe einlagern. Sie sind etwas grösser als die der vorbeschriebenen Arten und meist von unregelmässig spindelförmiger, oder hin und wieder auch von kugeliger Gestalt. Nicht immer liegt der Kern central, sondern vielfach irgend einer Wand der Zelle an. Zuweilen finden sich langgestreckte Formen, deren Längsrichtung nicht mehr mit der der Zelle zusammenfällt, sondern die dieselbe unter einem spitzen, ja zuweilen sogar unter einem rechten Winkel schneidet. Alle diese Verschiebungen sind ebenfalls der Einwirkung der Stärke zuzuschreiben. Ein oder zwei Nucleolen treten in den meisten Kernen hervor. Die Kerne der ältesten und die der jüngsten Jahresringe zeigen weder in Struktur noch in Tingirbarkeit irgendwelche Verschiedenheiten. Ueber die Dauer der Lebensfähigkeit der stärkeführenden Zellen konnten keine Untersuchungen angestellt werden. Gris[1]) fand in einem 39jährigen Stamme bis zum Mark reichlich Stärke abgelagert.

4. Cupuliferae.

Quercus pedunculata.

Zur Untersuchung kamen verschiedene jüngere Aeste und ein 60jähriger Stamm. Die ersteren enthielten, wenn ihr Alter 16 oder 17 Jahre nicht überschritt, in allen Markstrahl- und Holzparenchymzellen zwischen zahlreichen Stärkekörnchen einen ellipsoidischen kleinen Nucleus von einer Länge von 6 μ und einer Breite von 2,3 μ. Zuweilen war ein Ende des Kernes, oder wohl auch beide zu einer längeren Spitze ausgezogen, die vielfach nur wenig Farbstoff einlagerte. Ein Nucleolus ist seltener zu beobachten. Plasmacontraktion und tingirbare Kerne beobachtete ich in dem 60jährigen Stamme bis zum 18. Jahresringe. In älteren

---

[1]) l. c. p. 604.

Markstrahl- und Holzparenchymzellen fanden sich nur noch homogene braune Kernleichen, oder der Auflösung entgangene Stärkekörnchen.

Fagus silvatica.

Die Zellkerne der Buche unterscheiden sich in Grösse und Struktur nicht von denen der Eiche. Ihre Desorganisationszone liegt zwischen dem 15. und 20. Jahresringe. Braune Kernreste kommen in älteren Zellen nicht vor.

5. Salicineae.

Salix alba. S. elegantissima. S. Helix.

Markstrahlen, Holzparenchym und Faserzellen sind die Träger der Reservestoffe, namentlich aber dienen hier die Faserzellen in einer ganz auffallend grossen Anzahl als reichgefüllte Stärkemagazine. In einjährigen Trieben ist fast eine jede dieser Zellen mit grossen Stärkekörnern dicht erfüllt, sodass ein derartiger Zweig eine ganz unglaubliche Stärkemenge einschliesst. In dickeren Aesten sind die stärkeführenden Faserzellen auf den jüngsten oder die 2 jüngsten Jahresringe beschränkt, in älteren Theilen kommen sie nicht mehr vor. Die Weiden stehen also, was die Vertheilung der Stärke und die massenhafte Ablagerung derselben betrifft, ganz vereinzelt da.

Die Grösse, Gestalt und Tinktionskraft der Nuclei ist nicht allein bei den einzelnen Arten, sondern auch meist in den verschiedenen Zellen einer Art eine ganz verschiedene. So treten uns in den langen englumigen Zellen der stärkefreien Jungbastregion wurmförmig gekrümmte Kerne entgegen, welche reich an tingirbarer Substanz und von beträchtlicher Grösse sind, und meist einen Nucleolus enthalten. In den angrenzenden Cambium- und Markstrahlzellen finden sich central oder excentrisch gelagerte, intensiv gefärbte, grosse, kugelige oder spindel-, stäbchen- und sichelförmige Kerne, die deutlich contourirt sind und zwischen zahlreichen Chromatinkörnchen einen scharf markirten Nucleolus enthalten. Neben diesen lebhaft tingirbaren Kernen finden sich in älteren, aber noch reichlich stärkeführenden Markstrahlzellen, namentlich des 5. und 6. Jahresringes Nuclei von vollkommener Kugelgestalt, die nur äusserst wenig Farbstoffe einlagern und auch bei sehr starker Vergrösserung homogen erscheinen. Sie sind die ersten Anzeichen einer beginnenden Desorganisation der Markstrahlzellen, die im 7. Jahresringe durch

das Verschwinden der Stärke und durch das Auftreten brauner Kernleichen und gelber Harzflecke deutlicher zu Tage tritt.

Die Kerne in den englumigen Holzparenchym- und Faserzellen kommen vielfach erst nach dem Auflösen der Stärkekörnchen in diesen Zellen zum Vorschein. Sie haben meist eine unregelmässige, oft nicht einmal scharf contourirte Gestalt und vermögen nur in ganz geringen Mengen Farbstoff einzulagern. Ausser einem Nucleolus sind nur selten Chromatinkörnchen wahrzunehmen. Es gleichen also diese Kerne ganz jenen im Absterben begriffenen der älteren Markstrahlzellen, auch sie sind, trotz der Nähe des Cambiums, schon desorganisirt und sterben im 2. Jahresringe vollständig ab, ohne braune Kernreste zu hinterlassen.

Bei den Weiden tritt uns also ein höchst eigenthümliches Verhalten der stärkeführenden Zellen entgegen. Während bei allen bis jezt beschriebenen Hölzern dieselben ihre Lebensfähigkeit, die sich durch die Contraktion des Protoplasmas und durch die gleichmässige Struktur des Nucleus documentirte, bis zu einer bestimmten Zone in allen Zellen unverändert beibehielten, so tritt uns hier der Fall entgegen, dass das Absterben der einen Zellform schon im ersten oder zweiten Jahresringe, das der anderen aber erst viel später beginnt, sodass in einer gleich alten Zone des Astes oder Stammes intensiv violett gefärbte Kerne neben solchen mit nur ganz wenig tingirbarem Inhalt vorkommen.

Populus alba und P. dilatata. In den nur spärlich mit feinkörniger Stärke und grösseren Tropfen fetten Oeles angefüllten grossen Markstrahlzellen finden sich bis zum 10. Jahresringe kleine regelmässig kugelige oder ellipsoidische Zellkerne, die sich gleichmässig aber nicht sehr lebhaft färben. Im Kernholz sind braune Kernleichen von unregelmässiger Gestalt wahrzunehmen.

6. Loranthaceae.

Viscum album.

Das Holz der Mistel besteht, wie Sanio[1]) zuerst nachgewiesen, aus getüpfelten Gefässen, Holzparenchym und bastähnlichen Holzzellen, neben Ring- und Spiralgefässen in der Markkrone. Die getüpfelten Gefässe werden durch Zellen gebildet, die den gewöhnlichen Parenchymzellen sehr ähnlich gestaltet sind, in Längsreihen über einander liegen und durch grosse Poren mit

[1]) l. c. S. 56.

einander in Communication stehen. Die Holzparenchymzellen, die einen beträchtlichen Theil des Holzkörpers darstellen und bei der Tinktion mit Hämatoxylin, dadurch dass ihr Protoplasma diesen Farbstoff einlagert, sich scharf von den inhaltlosen Gefässzellen abheben, speichern während des Sommers nur sehr wenig Stärke auf, was sich einestheils aus dem geringen Bedarf an Reservestoffen im Frühjahre, anderntheils aber aus der reichen Entwicklung des Holzparenchyms leicht erklärt. Die Nuclei in diesen Zellen übertreffen an Grösse und Masse nicht allein die der untersuchten dicotylen Hölzer, sondern auch die der Coniferen um ein Beträchtliches. Sie haben eine Länge von 25,5 μ und eine Breite von 9 μ. Ausser den ellipsoidischen kommen auch noch kugelige und langgestreckte Gestalten vor, stets aber haben dieselben glatte Umrisse. Nur in einigen englumigen Zellen, in denen der Nucleus das Zelllumen in radialer Richtung vollständig ausfüllte, fand ich denselben unregelmässig; und zwar einmal einseitig eingeschnürt durch ein Stärkekörnchen, das sich zwischen Zellwand und Kern entwickelt hatte, in einem anderen Falle durch Unebenheiten der Zellwand unregelmässig ausgebuchtet. Die Kerne sind sehr reich an tingirbarer Substanz, sie färben sich bei Behandlung mit Hämatoxylin so tief violett, dass von innerer Struktur gewöhnlich gar nichts zu sehen ist. An nicht oder nur schwach gefärbten Kernen kann man leicht die ausserordentliche Menge Chromatinkörnchen wahrnehmen, die, dicht gedrängt an einander liegend, den grössten Theil der Masse des Kernes darstellen. Die Nucleolen, die in der Zweizahl vorhanden und von der Grösse eines Stärkekorns der Mistel sind, werden meist von den Chromatinkörnchen verdeckt. Die deutlich als doppelt contourirte Schicht wahrzunehmende Kernmembran fand ich an den Kernen einiger älteren Zellen einige Male einseitig oder auch vollständig aufgelöst; in letzterem Falle kam ein unregelmässiger, mehr oder weniger aus einander gerissener Haufe noch intensiv gefärbter Chromatinkörnchen zur Beobachtung. Ausser der Kernmembran war der Nucleus zuweilen von einer dickeren, ausserordentlich stark lichtbrechenden, aber nicht tingirbaren Schicht umgeben. Eine einzige Parenchymzelle zeigte 2 Kerne, die etwas kleiner als die übrigen, aber reich an körnigem Inhalt waren.

Wesentlich verschieden von den Zellkernen der Parenchymzellen sind diejenigen in den „bastähnlichen Holzzellen.“ Dieselben sind langgestreckt wurmförmig, meist arm an tingirbarer Substanz, doch mit deutlicher Kernmembran und zwei scharf her-

vortretenden Nucleolen, die an beiden Enden des Kernes liegen. Aehnlich gestaltete Kerngebilde finden sich noch in der Bastregion, wo sie häufig das enge Lumen starkverdickter Zellen zum grossen Theile ausfüllen. Die weitlumigen Zellen des Bastes haben, wie die Holzparenchymzellen, grosse kugelige oder ellipsoidische Kerne, die zuweilen den Raum mit einer grösseren Krystalldruse theilen.

Das Absterben der Nuclei geht meist in der Weise vor sich, dass dieselben zuerst die Fähigkeit der Farbstoffeinlagerung verlieren und ein gelbbraunes Aussehen bekommen. Dann erst erfolgt das Kleinerwerden und schliessliche Verschwinden der Chromatinkörnchen, wobei der Nucleus, der am längsten der Auflösung widersteht, überall deutlich zur Beobachtung gelangt. Wie lange sich die Kerne in diesem Stadium erhalten, konnte nicht festgestellt werden.

Von den weiteren Untersuchungen greife ich nur noch einige heraus, die eine etwas eingehendere Besprechung verlangen. An erster Stelle möchte ich hier

Staphylea pinnata erwähnen, welche in ihren stärkeführenden Zellen Kerne besitzt, die im Winter durch die Einwirkung der wachsenden Stärkekörnchen die wunderbarsten unregelmässigen Formen annehmen. Da zeigen sich in den mit Stärke ganz vollgepfropften Markstrahl- und Holzparenchymzellen gezackte, ausgebuchtete, stäbchen- und keulenförmige, oder sogar dreistrahlige Gestalten mit angeschwollenen Enden, und nur sehr selten tritt uns ein regelmässig kugeliger oder ellipsoidischer Nucleus, wie er sich im Frühjahr und Sommer in fast allen Zellen findet, entgegen. Dass jene Kerne nicht etwa durch übergelagerte Stärkekörnchen nur scheinbar unregelmässig gestaltet sind, kann man leicht feststellen, wenn man die Stärke in erhärteten Präparaten auflöst, dann treten die unregelmässigen Umrisse der Kerne scharf hervor. Die Nuclei liegen nicht immer central in der Zelle, sondern sind häufig durch die Stärke einer Längswand angedrückt, deren Unebenheiten sich dann an dem langgedrückten Kern abformen. Auch in den unregelmässigsten Kernen sind Chromatinkörnchen und ein Nucleolus, den zuweilen ein heller Hof umgiebt, nachweisbar. Im 8. Jahresringe sterben die Kerne ab.

Bemerkenswerth ist endlich noch Sorbus torminalis durch die ausserordentlich lange andauernde Lebensfähigkeit seiner stärkeführenden Zellen. Ich beobachtete an einem Anfang Juni gefäll-

ten, und noch keine oder nur ganz wenig Stärke enthaltenden Stamme lebhaft tingirbare Kerne in Markstrahl- und Holzparenchymzellen vom jüngsten bis zum 85. Jahresringe. Die ältesten Kerne unterscheiden sich von den jüngsten weder in der Fähigkeit der Farbstoffeinlagerung, noch in der inneren Struktur. Sie haben sämmtlich eine kleine ellipsoidische Gestalt und lassen eine Kernmembran und neben einem grösseren Nucleolus auch kleine Chromatinkörnchen erkennen. Das Protoplasma zeigt in diesen alten Zellen nur selten bei Zusatz von wasserentziehenden Mitteln Contraktionserscheinungen. Im 87. Jahresringe ging der Splint ganz plötzlich in dunkelbraun gefärbtes Kernholz über, in welchem keine braunen Kernreste aufzufinden waren.

Ergebnisse.

Durch die vorliegenden Untersuchungen wird das Vorhandensein eines lebenden Protoplasmaleibes in allen stärkeführenden Zellen bestätigt und das constante Vorkommen eines Zellkernes in denselben nachgewiesen. Dieser Zellkern ist so zarter Natur, dass er in lebenden Zellen gar nicht sichtbar ist, sondern erst nach der Erhärtung und Tinktion zum Vorschein kommt. Seine Gestalt ist ursprünglich eine kugelige oder ellipsoidische, die jedoch durch formverändernde Einwirkungen von aussen her, namentlich durch die Zugkraft eines länger andauernden Längenwachsthums der Zelle, oder durch den Druck der massenhaft abgelagerten Stärkekörnchen dauernd oder zeitweilig unregelmässig wird. In der Grösse variiren die Nucleï ganz ausserordentlich; im Allgemeinen gilt jedoch, dass die Coniferenkerne durchschnittlich grösser sind als die der dicotylen Hölzer. Die folgende Tabelle möge eine kurze Uebersicht über die Grössenverhältnisse der verschiedenen Kerne geben, natürlich können diese Angaben nur vergleichsweise einigen Werth beanspruchen:

	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Taxus	90 μ	15 μ	10,5 μ	9,0 μ
Pinus	37,5	22,5	15,0	13,5
Abies	142,5	19,5	21,0	7,5
Chamaecyparis .	111,0	9,0	16,5	4,5

	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Wellingtonia . .	30	15,0	13,5	7,5
Biota	45	15	14	5
Tsuga	54	19,5	8	7,5
Araucaria . . .	82,5	18	10,5	10,4
Morus	60	10,5	4,5	3
Robinia . . .	49,5	12,1	3	1,5
Rhus	28,5	15	4,5	3,5
Crataegus . . .	57	13	4,5	6
Viburnum . . .	100,5	25,5	7,5	6,5
Quercus	31	10	6	2,3
Azalea	67,5	19,5	7,5	7,5
Staphylea . . .	33	16,5	6	4,5
Fraxinus . . .	90	9	15	1,5
Acer	93	9	12	3
Viscum	72	16,2	25,5	9

Was endlich die innere Struktur anbetrifft, so weisen auch hierin die Kerne geringe Differenzen auf. So zeigt die bei den einen mehr bei den anderen weniger intensive Färbung quantitative Verschiedenheiten der tingirbaren Substanz an. Dieselbe wird repräsentirt durch winzige kugelige Chromatinkörnchen, die in dem ersten Falle in grosser Anzahl vorhanden sind und dicht gedrängt an einander liegen, im zweiten aber weniger zahlreich und weniger dicht gedrängt sind. Ob die Nucleoli, die in der Ein- und Zweizahl vorhanden sein können, qualitativ gleich zu stellen sind den Chromatinkörnchen, möchte ich auf Grund ihrer häufig abweichenden Tinktion und besonders auf Grund ihres Verhaltens beim Verschwinden der tingirbaren Substanz, wobei sich die Nuclei meist am längsten erhalten, bezweifeln. Eine Kernmembran ist an den meisten Kernen nachweisbar.

Dass die Kerne in den ausgewachsenen Holzzellen nicht allein lebend, sondern in manchen Fällen sogar noch theilungsfähig sind, bezeugen besonders die Kerne in den gefächerten Faserzellen. Da dieselben nach Sanio ihre queren Scheidewände erst nach der vollständigen Ausbildung und Verholzung der mütterlichen Zelle bilden, so muss der ursprünglich in der Einzahl vorhandene Kern eine mehrmalige Theilung erfahren, denn nach der Scheidewandbildung findet sich, wie bei Vitis vinifera leicht zu beobachten ist, in jedem Fach ein normal ausgebildeter Kern mit reichem körnigen Inhalt. Für das Leben der Kerne in anderen älteren Zellen

spricht besonders ihre mit den Kernen der Cambiumregion übereinstimmende Struktur. Die Kerne sind in dem Holze alter Stämme so lange unverändert anzutreffen, als noch Stärke in den Zellen zur Ablagerung gelangt. Aktives Protoplasma hingegen lässt sich bis zu demselben Zeitpunkte, wenigstens durch Contraktion, nicht immer nachweisen, es muss aber, wie die Ablagerung einzelner Stärkekörnchen lehrt, noch vorhanden sein. Wie nun die Stärke nicht überall bis zu dem gleichen Jahresringe abgelagert wird, so schwankt bei den verschiedenen Hölzern auch die Dauer der Lebensfähigkeit des Kernes ganz ausserordentlich. Während er bei der einen Art schon im ersten Jahresringe abstirbt, erreicht er bei einer anderen *(Sorbus torminalis)* ein Lebensalter von 86 Jahren[1]). — Beim Absterben braucht der Kern nicht nothwendigerweise zu verschwinden; es findet dies allerdings öfters statt und zwar in der Weise, dass der Kern seine Kernmembran einbüsst und in kleine Theilchen zerfällt, die sich bald der Beobachtung entziehen. In vielen Fällen aber zeigt sich die Desorganisation des Kernes nur in einer tiefgreifenden Veränderung der inneren Struktur. Der Kern verliert dann seine körnige Beschaffenheit und erstarrt ohne wahrnehmbare Grössenzu- oder -abnahme und ohne irgendwelche Vacuolenbildung zu einer homogenen braunen scharfumschriebenen Masse, an welcher jedoch eine doppelt contourirte Kernmembran nicht mehr hervortritt. Möglicherweise wird diese Erscheinung durch eine Harzinfiltration hervorgerufen, wenigstens sind die braunen Kernleichen nur in den Zellen anzutreffen, die eine reiche Ablagerung dieses Stoffes aufweisen. So finden sie sich in dem mit Harz innig durchtränkten dunkelbraunen Kernholz von *Taxus baccata* bis zum innersten, dem 110. Jahresringe. Die Gestalt der abgestorbenen Kerne ist in den untersuchten Fällen meist eine kugelige oder ellipsoidische, zuweilen kommen jedoch, namentlich in älterem Kernholz auch unregelmässige Formen vor, die wahrscheinlich erst nach der Erstarrung entstanden sind und sich

[1]) Vielleicht kommen in alten Birken, deren Holz ja nur aus Splint besteht, oder besonders in alten Palmen, bei denen die ursprünglich angelegten Zellen, da neuer Zuwachs nicht stattfindet, noch funktioniren müssen, noch viel ältere Zellkerne vor.

von den unregelmässigen Formen lebender Kerne, abgesehen von der inneren Struktur, besonders durch ihre scharfeckigen Umrisse unterscheiden.

In seinem neuesten Werke: „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute“ hat Herr Professor Strasburger, einige Untersuchungen über denselben Gegenstand veröffentlicht. Da mir jedoch das Buch erst in die Hände kam, als meine Arbeit bereits fertig vorlag, so sind jene Untersuchungen in derselben nicht berücksichtigt. —

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: NF_9

Autor(en)/Author(s): Schorler Bernhard

Artikel/Article: Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer. 329-357