

Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen.

Von

Dr. Franz R. v. Höhnel.

(Mit Tafel VI.)

In meiner ersten Mittheilung über den Ablösungsvorgang von Zweigen habe ich eine Reihe von anatomischen Thatsachen constatirt, die im engsten Zusammenhange mit der Eigenthümlichkeit gewisser Zweige, sich unter Umständen gesetzmässig von der Mutteraxe abzulösen, stehen.

Die Ungunst der Jahreszeit in Verbindung mit dem Umstande, dass mir ein nur sehr ungenügendes Material zu Gebote stand, erlaubte es mir aber nicht, die wichtige Frage zur Entscheidung zu bringen, ob bei den Ablösungsvorgängen in Rede stehender Zweige eine Mohl'sche Trennungsschichte im Spiele ist oder nicht. Ich glaubte zwar bezüglich der Coniferen, dass die constatirten Thatsachen vollständig genügten, um die Abtrennung zu erklären; nichtsdestoweniger konnte immerhin doch noch eine Trennungsschichte hinzutreten und erst die thatsächliche Abtrennung bewirken. Bei den Laubhölzern begnügte ich mich damit, die sogenannte Trennungszone an der Zweigbasis der „Absprünge“ gefunden und deren anatomischen Bau erörtert zu haben, indem ich die Frage nach dem Auftreten einer Trennungsschichte aus oberwähnten Gründen gänzlich unentschieden lassen musste.

Nachdem mir nun mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor de Bary, bald nach Zusendung meiner ersten Arbeit über den in Rede stehenden Gegenstand gütigst brieflich mitgetheilt hatte, dass er sich bereits vor Jahren an *Quercus pedunculata* von der Existenz einer zartzelligen neugebildeten Trennungsschichte (wie beim Laubfalle) überzeugt hätte, und ich wenige Wochen später bei *Populus* dasselbe gesehen hatte, nahm ich vor einigen Monaten die Arbeit an reichlichem im vorigen Herbste gesammelten Materiale wieder auf, dessen Untersuchung über alle wesentlichen Punkte völlige Klarheit brachte, und namentlich das allgemeine Vorkommen der Mohl'schen Trennungsschichte erwies.

Zu den Untersuchungsergebnissen übergehend will ich zunächst an der Hand einiger genau studirter Fälle den Vorgang der Abtrennung näher beleuchten, um am Schlusse der Abhandlung eine übersichtliche Zusammenstellung der über den in Rede stehenden Vorgang bisher überhaupt erhaltenen wesentlichen Resultate zu geben.

Bei *Populus nigra* und *alba*, die sich völlig gleich verhalten, ist das Alter der abspringenden Zweige sehr verschieden. Ich fand ein- bis dreizehnjährige Absprünge, doch mögen noch ältere vorkommen. So viel ich beobachten konnte, sind alle abspringenden Zweige mehr oder weniger krank. Ich konnte unter einigen hundert mir durch die Hände gegangenen Absprüngen kaum einige finden, die nicht sichtlich Zeichen des Absterbens an sich trugen, und möchte daher Röse's Angabe, dass frische, lebensfähige Zweige zu Absprüngen wurden, für unrichtig erklären. Zweige, die aus irgend welcher Ursache absterben, werden, wenn ihre Basis eine Trennungszone aufweist, d. h. einen gewissen Bau besitzt, zu Absprüngen. Fehlt die Trennungszone, so kann der Zweig nicht abspringen, und er muss am Baume vertrocknen. Da bei *Populus alba* und *nigra* wohl die Mehrzahl der Zweige eine Trennungszone aufweist, so liefern beide Arten sehr reichliche Absprünge, und erscheinen sie von dünnen Zweigen in der Regel fast völlig gesäubert. Zwischen solchen Zweigen, deren Basis verholzt ist, und anderen mit völlig entwickelter Trennungszone finden alle möglichen Uebergänge statt, d. h. es gibt Fälle, wo die Trennungszone nur theil- oder stellenweise entwickelt ist. Von den äusseren Ursachen scheinen namentlich die Beleuchtungsverhältnisse von hervorragendem Einflusse auf das Absterben von Zweigen, und daher die Entstehung von Absprüngen zu sein. Zweige, die durch das Wachstum der ganzen Pflanze oder durch andere zufällige Umstände in weniger günstige Beleuchtungsverhältnisse gerathen, sterben ab und werden eventuell zu Absprüngen. Es ist in der That auffallend, dass nur solche Gehölze, die eine lichte Stellung lieben, einigermaßen reichliche Absprünge liefern. Bei den drei einheimischen *Evonymus*-Arten — den einzigen selbst tiefen Schatten vertragenden Gehölzen, welche zweifellos Absprünge liefern — sind diese sehr selten¹⁾.

Die Ablösung der Zweige geschieht bei *Populus* immer an der Basis, in jener Zone, wo die untersten Knospenschuppen entsprangen. Nie fand ich Pappelzweige der Länge nach in Abschnitte zerfallen, was bei den Ulmen sehr schön zu sehen ist.

Die Trennungsfläche ist immer mehr weniger stark gekrümmt, so zwar, dass die am Mutterzweige zurückbleibende Narbe mehr weniger tief konisch ausgehöhlt erscheint, um so tiefer in der Regel, je älter der Absprung ist. Ein- bis zweijährige Zweige springen mit fast ebenen Flächen ab.

Jene Zweige, welche des Abwurfes fähig sind, erscheinen an der Basis fast immer mehr minder auffallend verdickt, so zwar, dass die Dicke des Zweiges an der Basis oft mehr als doppelt so gross ist als 1—2 Cm. darüber. Sowohl Holzkörper als auch Rinde nehmen daran Antheil. Der erstere kann mehr als zweimal, letztere fünf- bis sechsmal dicker an der Basis sein als unmittelbar darüber. Wo diese basale Verdickung am grössten ist, da erfolgt die Zweiglostrennung, da befindet sich die Trennungszone, in welcher die Trennungsschicht entsteht.

Um den Bau der Trennungszone gehörig würdigen zu können, ist es nöthig einen Blick auf den Bau des Zweiges unmittelbar über derselben zu werfen. Mehrjährige Zweige zeigen aussen eine viellagige Korkschiebt, die aus mehreren Jahreslagen besteht, deren

¹⁾ Bezüglich der in meiner ersten Mittheilung (Mittheil. a. d. forstl. Versuchswesen Oesterr., I. Bd., Hft. 3) angeführten Absprünge liefernden Arten sei hier Folgendes bemerkt: Bei *Fraxinus*, *Juglans* und *Acer Pseudo-platanus* sind Absprünge zum mindesten sehr selten. Die Angabe von mir bezüglich *Prunus avium* beruht auf einer Verwechslung, und ob *Loranthus europaeus* eigentliche Absprünge liefert, davon konnte ich mich bisher nicht überzeugen.

jeweilige innerste (älteste) Zelllage stark verdickte und verholzte Cellulose-Lamellen aufweist. Im primären Rindenparenchym, das nach innen durch den primären Hartbast begrenzt wird, finden sich grosse Mengen durch nachträgliche Sklerose ¹⁾ entstandener kurzer Sklerenchymelemente, und zwar theils in mächtigen Klumpen oder Nestern, theils vereinzelt und stark verzweigt. An den aus langen stark verdickten und verholzten Sklerenchymfasern bestehenden primären Hartbast lagern sich ebenfalls sklerotische Elemente in Menge an, ohne dass es aber zu einem geschlossenen Ringe kommt. Nun folgen nach innen die primäre und secundäre innere Rinde, aus abwechselnden Lagen von Weichbast und secundärem Hartbast bestehend. Dieser letztere bildet continuirliche sehr feste Schichten, welche nur durch die einreihigen Markstrahlen unterbrochen werden, und ebenso, wie überhaupt alle Sklerenchymelemente der Pappelrinde (und noch vieler anderer) allseitig von einer einfachen Lage von einfachen krystallführenden und sogenannten „Krystallfasern“ bildenden Schläuchen eingehüllt werden. Krystalldrusenführende Schläuche finden sich in der ganzen Rinde vereinzelt oder Gruppen bildend zerstreut im Parenchym, nie aber sich an Sklerenchym anlagernd.

Die Weichbastlagen bestehen, von dem Strahlenparenchym und den Schläuchen abgesehen, aus Bastparenchym und grossen weiltumigen Siebröhren mit sehr schief und meist radial gestellten, zahlreiche Porenplatten aufweisenden Querwänden.

Der Holzkörper besteht aus Gefässen, Tracheiden, Holzparenchym, Holzfasern, Ersatzfaserzellen und dem Strahlenparenchym. Alle Markstrahlen sind einreihig. Das Strangparenchym ist sehr spärlich und leicht zu übersehen, und es besteht gewissermassen die ganze Grundmasse des Holzes, in welche die Gefässe und Tracheiden eingelagert sind, aus Holzfasern und Ersatzfaserzellen, wobei diese letzteren etwas vorwiegen. Alle Gefässe und Tracheiden sind mit ovalen oder sechseitigen Hoftupfeln bedeckt. Drusenschläuche fehlen vollständig.

Das Mark endlich besteht aus dünnwandigen unverholzten und zerstreuten dickerwandigen verholzten abgestorbenen Parenchymzellen, nebst ausserordentlich zahlreichen Drusenschläuchen, und mächtigen Sklerenchymklumpen, welche wie die der Rinde von einer Schichte einfacher krystalleführender Schläuche eingehüllt sind.

Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass ein grosser Theil des Zweigquerschnittes über der Trennungszone aus stark verdickten und verholzten, festen Elementen besteht.

Ganz anders verhält sich nun die Trennungszone, welche 1—8 Mm. dick ist und nach oben und unten allmälige Uebergänge zum gewöhnlichen Baue aufweist. Hier findet sich Verholzung nur im Korke, in einzelnen dickerwandigen Parenchymzellen des Markes und der Rinde und bei den Tracheen. Alle echten Sklerenchymelemente fehlen in der Trennungszone, wenn sie wohl entwickelt ist, und daher auch alle Schläuche mit einfachen Krystallen, hingegen sind Drusenschläuche im ganzen Querschnitte (also auch im Holzkörper, wo sie normal fehlen) sehr häufig.

Der Holzkörper besteht in der Trennungszone nur aus Tracheiden, Holzparenchym, Strahlenparenchym und Drusenschläuchen, wobei die Wandungen sämmtlicher Elemente (mit Ausnahme der Tracheen) aus weicher Cellulose bestehen.

Gefässe, Holz- und Ersatzfasern fehlen in der gut entwickelten Trennungszone vollständig. Die Tracheiden sind englichtiger als weiter oben und besitzen keine Hoftupfel, sondern sind netzig oder leiterförmig verdickt. Im Querschnitte stehen sie in kurzen radialen

¹⁾ Vide de Bary, *Vergl. Anatom.*, p. 555.

Reihen. Das Holzparenchym bildet die Grundmasse des Holzkörpers; die Markstrahlenzellen sind weitleumiger und einzelne Markstrahlen werden mehrreihig.

Es leidet keinen Zweifel, dass die mit quergestellten Netzfäsern versehenen englichtigen Tracheiden der Trennungszone leichter zu zerreißen sind als die weitlichtigen und mit Hoftpuffeln versehenen im normalen Holzkörper.

Vom Korke und den spärlichen Tracheiden abgesehen besteht daher die ganze Trennungszone, wenn sie wohl entwickelt ist, nur aus Parenchym und Drusenschläuchen. Ersteres wird unmittelbar unter der Korkschiene etwas collenchymatisch.

Indem nun in einer, die ganze Trennungszone quer durchsetzenden Zellschichte Quertheilungen auftreten, entsteht die Mohl'sche Trennungsschichte. Die Quertheilungen finden nicht nur in einer Zellschichte statt, sondern in mehreren, wenn sie auch in einer mittleren am zahlreichsten sind. Auf diese Weise entsteht, wie Fig. 1 zeigt, eine mehrschichtige Gewebeplatte, welche in der Trennungszone eingeschaltet ist und noch währenddem der Zweig fest sitzt die Tracheiden zerreisst. Diese werden also nicht mechanisch durch das Gewicht des Zweiges, sondern lediglich durch das Dickenwachsthum der Trennungsschichte zerrissen. Längstheilungen finden bei der Entstehung der Trennungsschichte nicht oder nur sehr spärlich statt, daher die Zellen dieser in der Grösse nicht von denen des umgebenden Parenchyms verschieden sind, was bei den Blättern Regel ist.

Nun beginnen sich die Zellen der obersten Lagen der (etwa vier- bis viellagigen) Trennungsschichte von einander zu lösen; sie liegen dann frei in einem intercellularen Querspalte, der die ganze Zweigbasis durchsetzt. Es ist nun der Zweig nur mehr durch die Korkschiene festgehalten, welche an der Zweigbasis zahlreiche Querspalte aufweist, die die Zerreißeung sehr erleichtern und die letzten Spuren der Knospenschuppenansätze sind.

Die Trennungsschichte erscheint inhaltsarmer und heller als das umgebende Parenchym. Wo sich die Elemente derselben von einander lösen, quillt die hyaline Wandung gelatinös auf, indem nur die nach Auflösung der Mittellamelle sehr dünne äusserste Schichte derselben resistent bleibt.

Von dieser Trennung und Verquellung sind in der Regel die untersten Lagen der Trennungsschichte ausgeschlossen. Diese bleiben dünn und festwandig, verholzen meist auch stark und bilden nach dem Abwurfe des Zweiges eine feste Schutzlage der Wunde. Eine direkte Verkorkung derselben — wie sie bei *Salix* Regel ist — konnte ich nie bemerken. Hingegen geschieht es häufig, dass an der Verquellung und Trennung der Zellen der obersten Lagen der Trennungsschichte auch Zellen des darüberliegenden Parenchyms theilnehmen, ja es können sogar stellenweise alle Zellen der Trennungsschichte verholzen, und die eigentliche Trennung ganz im Parenchym darüber geschehen oder auch gänzlich ausbleiben.

Sehr häufig findet in dem unter dem Korke befindlichen collenchymatischen Parenchym die Bildung einer Trennungszone nicht statt, oder ist dieselbe in einem Theile des Querschnittes sehr wohl, in einem anderen hingegen gar nicht entwickelt. Mit diesem localen oder individuellen Fehlen oder Vorkommen der Trennungsschichte steht die grössere oder geringere Vollkommenheit der Entwicklung der Trennungszone Hand in Hand, indem diese local fehlen, oder Gefässe, Librifasern etc. in grösserer oder geringerer Menge aufweisen kann.

Sklerenchymklumpen in der Trennungszone werden von der Trennungsschichte umgangen, weshalb diese gerade bei unvollkommen entwickelten Trennungszonen einen sehr unregelmässigen Verlauf hat.

Von Interesse ist der häufige Fall, wo die Trennungsschicht im Holzkörper vollständig fehlt, hingegen nebst der Trennungsschicht in Mark und Rinde sehr wohlentwickelt ist. Manchmal zeigt nur eine verschieden grosse scharf umschriebene Stelle des Holzkörpers den normalen Holzbau und starke Verholzung. Aus den Narbenflächen solcher Abwürfe ragen die verholzten Partien als Zapfen vor. Bei *Populus tremula* fand ich auch den selteneren Fall, dass die Trennungsschicht in der Rinde fehlte und dabei im Holze vorhanden war.

Die Ulmen bieten ebenfalls exquisite Beispiele für Zweigabsprünge. Röse gibt sie für *Ulmus pendula* (eine Form von *U. campestris* var. *montana*)¹⁾ an, und ich fand Absprünge an *U. campestris* und *U. effusa*.

Während bei den Pappeln selbst stark daumdicke Zweige abspringen, sind die Absprünge der Ulmen nur 1·5—2·5 Mm. dick (ausnahmsweise 3—4 Mm.) und ein- bis dreijährig. Es springen bei *Ulmus* nicht nur Zweige an der Basis ab, sondern auch einfache Zweige (welche bekanntlich sympodial aus den einzelnen Jahrestrieben aufgebaut sind) zerfallen durch die Bildung von Trennungsschichten in die einzelnen den Jahrestrieben entsprechenden Längsabschnitte.

Die Menge der von verschiedenen Baumindividuen gelieferten Absprünge wechselt derart, dass unter einzelnen Exemplaren im October der Boden förmlich bedeckt ist mit Absprüngen, während andere kaum einen Absprung entdecken lassen.

Der Bau drei- bis vierjähriger Zweige ist bei *Ulmus campestris* folgender:

Die Rinde besteht von aussen nach innen aus der Korkschicht (die aus der äussersten Rindenzelllage entstand) und nur sechs bis acht flache dickwandige, Phlobaphenerfüllte Korkzelllagen zählt. Ein Phelloderm ist nicht zu bemerken. Innerhalb des Korkes folgen zwei bis drei Lagen collenchymatischen, sechs bis acht Lagen kleinzelligen und vier bis fünf Lagen grosszelligen Parenchyms. In letzteres sind in grosser Zahl umfangreiche Schleimschläuche²⁾ eingelagert: Grosse stark verdickte Elemente, mit kleinem Lumen. In dem nicht collenchymatischen Theile der primären Rinde, sowie in der Nähe der Schleimschläuche finden sich Krystalschläuche mit einfachen grossen klinorhombischen Krystallen.

In der ganzen Rinde fehlen kurze Sklerenchymelemente. Später obliteriren die Schleimschläuche in Folge des Dickenwachsthums von Holz und Rinde fast gänzlich, daher sie schon in vierjährigen nicht immer leicht und in älteren in der primären Rinde gar nicht mehr zu finden sind. In diessjährigen Zweigen stellt der primäre Hartbast im Querschnitt halbmondförmige Bündel dar (von verschiedener Breite), die durch die primären Rindenstrahlen von einander getrennt sind. Man kann dieselben noch in drei- bis vierjährigen Zweigen ganz deutlich unterscheiden. Jedes einzelne erscheint in solchen in fünf bis zehn verschieden mächtige kleinere Bündel in Folge der Dilatation³⁾ der Rinde zerlegt, und die Zwischenräume sind durch Parenchym und einzelne Krystalschläuche ausgefüllt.

Innerhalb dieses äussersten Ringes von Bastfasern liegen nun abwechselnde Schichten von Weichbast und Faserbündeln. Dieselben bestehen aus folgenden Gewebearten: Parenchym, Sklerenchymfasern, Siebröhren, Schleim- und Krystalschläuchen.

Zwischen den einzelnen zwei- bis vierreihigen Baststrahlen werden jährlich im Querschnitte etwa quadratische Gruppen von secundärem Bast gebildet, der zu äusserst aus einer

1) Hartig, Forstl. Culturpfl. Deutschl., p. 459.

2) de Bary, Anatom., p. 150.

3) de Bary, l. c., p. 551.

quergestreckten oder halbmondförmigen drei- bis vierschichtigen Gruppe von Bastfasern besteht, an welche sich innen ein etwa zehn bis zwanzig Siebröhren enthaltendes Bündel anlagert, das Innen durch zwei bis drei Lagen flacher Parenchymzellen mit einzelnen Krystallfasern begrenzt wird. Nun folgt weiter eine kleinere Gruppe von (sechs bis zehn) Siebröhren mit einzelnen eingeschalteten Parenchymzellen und Krystallfasern, und die ganze Jahresbildung wird (meist) durch eine Schichte Krystallfasern, an die sich einige Lagen flacher Parenchymzellen anschliessen, abgeschlossen. Hie und da werden die Siebröhren fast völlig durch einzelne grosse Schleimschläuche verdrängt. Die Siebröhren sind sehr weit und bestehen aus kurzen — etwa zehnmal so langen als breiten — Gliedern, mit horizontalen oder nur wenig geneigten Querwänden und grossen Siebporen. Sie grenzen entweder zu drei bis sechs dicht an einander oder nehmen einzelne Parenchymzellen, Krystallfasern oder selbst Bastfasern zwischen sich auf, wie es mir überhaupt bemerkenswerth erscheint, dass die Siebröhrengruppen nach aussen direkt an Bastfasern in der Regel angrenzen.

Der Holzkörper der Zweige erscheint vollständig verholzt.

Es besteht derselbe: ¹⁾

1. aus grossen Gefässen mit rundlichen oder querovalen Hoftupfeln, ohne spiralige Verdickung. Der Tüpfelcanal ist queroval bis spaltenförmig;
2. drei- bis fünfmal engeren Gefässen und dünnem Spiralbande;
3. noch engeren Gefässen mit starkem Spiralbande und ohne Hoftupfeln;
4. Spiraltracheiden in kleinen dichten Gruppen;
5. Libriformfasern;
6. Holzparenchym, besonders in der Umgebung der Gefässe;
7. Markstrahlen, die meist zwei- bis drei-, doch überhaupt ein- bis sechsreihig sind.

Das Mark besteht aus meist abgestorbenen Parenchymzellen, ohne sklerotische Elemente oder Krystallschläuche. Es ist ein heterogenes Mark (Iris), ²⁾ dessen mittlerer Theil leer und todt ist und der von einer aus kleineren noch lebenden und eventuell Amylum aufspeichernden Scheide umgeben ist. Das ganze Mark ist verholzt.

Wo nun die Trennungszone gut entwickelt ist, da zeigt sich zunächst, dass die ganze Rinde unverholzt ist. Bastfasern und Schleimschläuche fehlen gänzlich, und es besteht die ganze Rinde aus dem Korke, lebendem unverholztem Parenchym, wenigen Krystallschläuchen und Siebröhren. Sie ist etwas dicker als darüber und sind die Siebröhren spärlicher und englumiger. In weniger auffallend entwickelten Trennungszonen treten zu den genannten Elementen noch kurze, weiche, unverholzte Fasern.

Vom Holzkörper sind in der Trennungszone nur mehr die Tracheen, sowie kleine Gruppen stehenbleibender Libriformfasern verholzt. Alle Parenchymelemente sind unverholzt. Die Tracheen sind im ganzen zwei- bis dreimal enger als darüber, und sind die Hoftupfel durch netzförmige Verdickung ersetzt. Die Gefässglieder werden kürzer, die Querränder schiefer, und viele Gefässe gehen in Tracheiden über. Auch besitzen dieselben in der Trennungszone einen krummen Verlauf. Die Libriformfasern treten um so spärlicher auf, je deutlicher die Trennungszone entwickelt ist, immer aber sind sie nur schwach verholzt, so dass nur ihre Mittellamelle eine entschiedene Phloroglucin-Reaction annimmt. Die Markstrahlen werden breit und grosszellig.

¹⁾ Siehe Wiesner, Rohstoffe, p. 610—611, Fig. 90.

²⁾ de Bary, l. c., p. 419.

Das Mark ist innerhalb der Trennungszone homogen, und besteht daselbst ganz aus lebendem und unverholztem Parenchym.

In der so beschaffenen Trennungszone entsteht nun die Trennungsschichte, die hier und bei *Ulmus effusa* nur aus zwei bis fünf sehr zartwandigen, hyalinen, inhaltsarmen Zelllagen besteht. Es kann dieselbe den ganzen Querschnitt durchsetzen, oder — bei unvollkommener Ausbildung — auch nur einen Theil desselben. Die Zellen von ein bis zwei Lagen einer Querschichte der Trennungszone strecken sich etwas der Längsaxe des Zweiges nach, werden hyalin, lassen eine oder einige Querscheidewände auftreten; und bilden auf diese Weise die Trennungsschichte, die im Längsschnitte ziemlich auffallend ist. Längstheilungen finden keine statt, daher die Zellen der Trennungsschichte eher grösser denn kleiner sind als die übrigen der Zone. Auch bei *Ulmus* werden im besten Falle die Tracheen-Libriformfasern schon durch die Entstehung und das Wachsthum der Trennungsschichte zerrissen, respective aus dem Zusammenhange gebracht. Auch hier zeigen sie die Veränderung der Verdickungsform. So zwar, dass nur der Widerstand des Korkes mechanisch durch das Gewicht des Zweiges überwunden werden muss, indem sich die Zellen der Trennungsschichte schon vor dem Zweigfalle von einander lösen.

Zu der in meiner ersten Arbeit über vorliegenden Gegenstand gegebenen Beschreibung des Verhaltens von *Quercus Cerris*, an die sich *pedunculata* und *sessiliflora* enge anschliessen, habe ich nur hinzuzufügen, dass in der unverholzten Trennungszone eine wohlausgebildete Trennungsschichte, ganz ähnlich wie bei *Populus*, entsteht. Dieselbe geht aus einer bis mehreren Lagen einer Querschichte durch Quertheilungen hervor, die in einer (mittleren) Lage am intensivsten sind, wodurch bis über zehn Schichten neuer hyaliner Zellen entstehen, von welchen sich (meist) die oberen von einander lösen, während die unteren verholzen. Während sich *Quercus* enge an *Populus* anschliesst, weicht *Salix* sehr wesentlich davon ab.

Die Weiden werden als typische Beispiele für Zweigabsprünge angeführt, und doch fehlen bei ihnen eigentliche verholzte, mehrjährige Absprünge. Ich fand, dass bei *Salix fragilis*, *Capraea, purpurea* und *incana* nur ein Theil derjenigen heurigen grünen kurzen Triebe im October abgeworfen werden, welche im Frühjahr die Kätzchen trugen. Aeltere Zweigen brechen zwar sehr leicht (besonders bekanntlich bei den *Fragiles*) am Grunde ab, ich konnte aber nie einen echten Absprung finden. Man kann aber leicht die Narben derartiger Brüche für die von Absprüngen halten, woher vielleicht die Röse'sche Angabe rührt.

Genannte kätzchentragende Kurztriebe verholzen im Sommer in der Regel nicht, sondern werden im September und October mit den Blättern gelb, welk und abgeworfen. Es geschieht diess wie bei den verholzten Absprüngen anderer Bäume ganz an der Zweigbasis unterhalb der Ansatzstellen der untersten Knospenschuppen. Die Zweigbasis erscheint nicht angeschwollen (siehe Fig. 4).

Schon im Anfang Juli, wenn der Zweig noch ganz frisch und grün ist und noch 2—3½ Monate am Baume bleibt, beginnen sich in der basilären Querzone einzelne Zellen im Mark und Rinde quer zu theilen, ohne dass aber eine Streckung derselben eintritt. Später werden diese Theilungen immer häufiger, und finden sich nicht blos in einer Zellschichte, sondern in der ganzen Gewebezone von zehn bis fünfzehn Zellen Breite. Nahe der unteren Grenzfläche dieser Zone sind die Theilungen am häufigsten, daher diese nach unten ziemlich scharf abgegrenzt erscheint.

Das Endproduct dieser Theilungen sind drei distincte Schichten von Geweben (siehe Fig. 4 und 5).

1. Die unterste (zwei bis fünf lagige) Schichte besteht aus ganz dünnen farb- und inhaltslosen Korkzellen. Diese Korkschichte erscheint, wie Fig. 4 zeigt, als die unmittelbare Fortsetzung der allgemeinen Korkhülle und der die Blattnarbe des Mutterblattes des Kurztriebes verschliessenden Korkschichte.

2. Die mittlere Lage besteht aus (am Spiritusmaterial) braunwandigen, inhaltsleeren stark verholzten, dickwandigen Zellen (zwei bis zwanzig Lagen).

3. Die oberste Lage besteht aus mehreren Schichten lebender protoplasmareicher Zellen, in welchen noch im October Quertheilungen statthaben können. Diese Lage geht allmählig in das ungetheilte Mark oder Rindenparenchym über. Diese oberste Lage ist die Trennungsschichte; die Wandungen ihrer Zellen werden etwas gallertartig, sie quellen an und die Mittellamellen lösen sich auf. Aber zu einer Zeit wo die verkorkten und verholzten Schichten bereits ganz fertig entwickelt sind ist oft von einer Lösung in der Trennungsschichte noch nichts zu sehen, so dass der noch lebende Zweig die Querschichte des Korkes bereits aufweist. Diess wird nur dadurch möglich, dass der Holzkörper in der Trennungszone nicht unterbrochen ist. Er ist nur etwas eingeschnürt (und weniger stark verholzt. Nur durch Vermittlung der breiten Markstrahlen stehen die obigen drei Schichten von Mark und Rinde mit einander in Verbindung.

Es weist daher bei diesem Vorgange der Holzkörper nicht die complicirten Veränderungen, wie bei den echten Absprüngen auf.

Da die Trennungsschichte nach oben nicht scharf abgegrenzt ist, so nehmen an dem Trennungsprocesse häufig (besonders bei *S. Capraea*) auch ungetheilte Mark- und Rindenparenchymzellen Antheil, und erstreckt sich derselbe oft bis auf fünf bis sieben Zelllagen.

An diese drei Fälle, die genau untersucht wurden schliessen sich nun zwei weitere mehr minder nahe an, nämlich *Prunus Padus* und *serotina*.

Prunus serotina wirft ähnlich wie *Salix* jene Triebe in noch krautigem Zustande im Herbste ab, welche im Sommer die Blüthentrauben trugen. Ausserdem werden aber auch, wenn auch nur viel spärlicher zwei- bis dreijährige verholzte Triebe als Absprünge abgegliedert. Ich habe nur die Abgliederung der krautigen Triebe näher untersucht, und eine Trennungsschichte aufgefunden, die aus nur zwei bis drei Lagen auffallend grosser und hyaliner Zellen besteht. Bei der Entstehung derselben treten nur ein bis zwei Theilungswände auf, hingegen findet eine starke Streckung und Vergrösserung statt, wodurch in sehr auffallender Weise der Holzkörper, der daselbst weniger mächtig ist, zerrissen wird. Es schliesst sich dieser Fall dem bei *Ulmus* an.

Hingegen scheint *Prunus Padus* zwischen *Ulmus* und *Salix* in der Mitte zu stehen. Es werden hier ein- und mehrjährige Zweige abgeworfen. Die ersteren werden wie die von *Pr. serotina* abgeworfen; letztere hingegen in ganz ähnlicher Weise wie die von *Salix*, indem hier ebenfalls durch Quertheilungen in zahlreichen Zellen einer Querzone der Zweigbasis drei getrennte Lagen von Geweben, wie bei *Salix*, entstehen. Besonders schön und regelmässig ist hier die verholzte Schichte entwickelt, die ziemlich dickwandig ist, und nach dem Abwurfe auf der Narbe eine feste Kruste bildet.

Nachdem sich bei allen Laubhölzern eine Trennungsschichte nachweisen liess, war die Vermuthung, dass auch die Coniferen beim Abwurfe ihrer Stauchtriebe (*Pinus*), oder Zweige (*Thuja occidentalis*, *Taxodium* etc.) eine Trennungsschichte bilden dürften, nahe liegend. Die

Untersuchung bestätigte diese Vermuthung bei *Pinus Pumilio*, und es ist kaum einem Zweifel unterworfen, dass sich die übrigen Coniferen ebenso verhalten werden, wenigstens wird diess durch das nun ganz allgemein constatirte Vorkommen einer Trennungsschichte bei Ablösung von ganzen Organen nahe gelegt.

Vor dem Abfalle der Nadeltriebe von *Pinus Pumilio* werden die Nadeln gelb, dann erfolgt die Abtrennung im Rindenparenchym in der Insertionsfläche des Triebes, während der an Stelle der Trennungsschichte verschmälerte Holzkörper, sowie die dünne Korkschiechte mechanisch reissen. Die quere Korklamelle, die ich früher irrthümlich als Mitursache des Absterbens der Triebe hielt, ist hingegen nur eine nachträgliche Erscheinung, die nur zum Abschlusse der Wände dient, in der Regel aber sehr frühzeitig, noch bevor der Trieb tatsächlich abgefallen ist, entsteht, und so leicht als von Bedeutung beim Abwurfe selbst gehalten werden kann.

Die Trennungsschichte selbst ist nur ganz rudimentär entwickelt und gibt sich fast nur dadurch kund, dass die Lostrennung im Parenchym nicht durch Zerreißung der Zellen, sondern durch Auflösung der Mittellamellen in einer Schichte, die hie und da einzelne Querwände aufweist und in der Insertionsebene der Triebe liegt, geschieht.

Zusammenfassung:

1. Als Hauptresultat ergab sich, dass in allen untersuchten Fällen bei der Abtrennung von Zweigen eine Mohl'sche Trennungsschichte auftritt.

2. Zu dieser und gleichsam um ihre Wirkung gehörig zu ermöglichen, treten aber noch gewisse anatomische Eigenthümlichkeiten hinzu, die alle auf den Zweck der Abtrennung hinarbeiten und in den einzelnen Fällen verschieden ausfallen.

- a) Bei den einjährigen im Herbste abgeworfenen Trieben von *Salix* zeigt die Rinde keine besonderen Eigenthümlichkeiten. Hingegen sind die Gefässbündel in der Trennungszone verschmälert — genau ebenso wie diess Wiesner¹⁾ für die Gefässbündel der Blätter an der Blattbasis constatirte.
- b) Bei den Zweigen von *Thuja occidentalis* und den Nadeltrieben von *Pinus* ist der ganze Holzkörper in der Trennungszone um $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ schmaler, als unmittelbar darüber, während zugleich Rinde und Kork stark eingeschnürt sind, bei fehlenden Bastfasern (*Pinus*), oder die Rinde ausserordentlich gelockert und verdickt, bei vorhandenen Sklerenchymfasern (*Thuja occidentalis*).
- c) Bei den mehrjährigen verholzten echten Absprüngen der Laubhölzer sind Rinde und Holzkörper in der Trennungsfläche, die an der Zweigbasis liegt, bis über sechs- respective zweimal mächtiger als darüber, und zeigt sich eine im Baue sehr wesentlich von dem normalen Zweigbaue der betreffenden Art verschiedene „Trennungszone“, in welcher die „Trennungsschichte“ entsteht.

Die Trennungszone ist durch den fast gänzlichen Mangel von Verholzung, durch das Ueberhandnehmen des Parenchyms in Holz und Rinde, das Zurücktreten der Gefässe, Tracheiden und Sklerenchymelemente und einige andere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet (*Quercus*, *Populus*, *Prunus Padus*).

¹⁾ Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung etc., Sitzungsber. der Wiener Akademie, LXIV. Bd. 1871, I. Abth., p. 465 f.

3. Bei den krautigen Trieben von *Salix* und den Coniferen (*Thuja*, *Pinus*) brechen oder reissen die Holzkörper mechanisch beim Abfallen der Zweige, ebenso wie die Epidermis oder der Kork. Bei den echten Absprüngen und den krautigen Trieben von *Prunus serotina* werden die Gefässe und Tracheiden noch bevor der Zweig zum Abfalle kommt durch das Wachsthum der Trennungsschichte zerrissen. Dasselbe mag hie und da auch mit dem Korke bei *Populus* und *Quercus* geschehen, geschieht aber in der Regel bei *Prunus serotina* mit dem Korke und der Epidermis.

4. Bei der Entstehung der Trennungsschichte finden keine oder — *Salix* — nur sehr spärliche Längstheilungen statt; daher die Zellen der Trennungsschichte in der Regel eben so gross oder grösser sind als die umgebenen Parenchymzellen. Bei *Prunus serotina* sind sie zehn- bis zwanzigmal grösser und dadurch sehr auffallend.

5. Die queren Theilungswände sind entweder sehr spärlich: *Pinus Pumilio*, oder spärlich (ein bis zwei in jeder Zelle): *Prunus serotina*, eine bis fünf: *Ulmus*, oder zahlreich: *Quercus*, *Populus*, *Salix*, und erstrecken sich auf eine bis zwei bis zwanzig Zellschichten der Trennungsschichte.

6. Dieselben führen entweder nur zur Bildung der eigentlichen Trennungsschichte (Coniferen, *Quercus*, *Populus*, *Prunus serotina*, *Ulmus*) welche zwei bis drei: *Prunus serotina*, zwei bis sechs: *Ulmus*, oder vielschichtig sein kann, oder aber sie führen zu einem dreischichtigen Gewebekörper (*Salix*, *Prunus Padus* zum Theil) der von unten nach oben aus Kork, verholztem Gewebe und der eigentlichen Trennungsschichte besteht. Hiebei entsteht zuerst der Kork. Durch diese Einrichtung (die vollkommenste bei Zweigabwürfen) wird bewirkt, dass gleich nach dem Abwurfe des Zweiges die Wunde durch zwei Schichten (eine äussere derbe verholzte, und eine innere verkorkte) geschlossen ist.

7. Bei *Salix* nehmen an der Thätigkeit der Trennungsschichte häufig auch noch gewöhnliche Parenchymzellen von Kork und Rinde durch Auflösung der Mittellamelle Theil.

8. Der Abschluss der Narbe wird, wo nur eine einfache Trennungsschichte gebildet wurde, früher (*Pinus*, *Thuja*) oder später durch eine Korkschichte bewirkt. Bei *Quercus* fällt diese manchmal aus und vertrocknet dann die Narbe einfach.

Figurenerklärung.

Tafel VI.

- Fig. 1. *Populus nigra*. Längsschnitt durch die Trennungsschichte in der Trennungsschichte im Marke. *mpa* Markparenchym, *drs* Drusenschläuche, *trs* Trennungsschichte, *krs* einfache Krystallschläuche, *sk* Sklerenchym (Vergr. 290).
- Fig. 2 und 3. *Populus nigra*. Das untere Ende zweier Absprünge, Fig. 2 im Längsschnitte. *R*, *H*, *M* Rinde, Holz, Mark, *q* Querschnitte auf der Rinde, die den Ansatzstellen der Knospenschuppen entsprechen. Natürl. Grösse.
- Fig. 4. *Salix fragilis*. Längsschnitt durch die Basis eines im Abwurfe begriffenen Kurztriebes. *h* Holz, *m* Mark, *r* Rinde, *bf* Bastfaserbündel, *g* Gefässbündel zum Mutterblatte des Kurztriebes, das bei *b* die Blattnarbe hat, *k* Kork, *v* verholzte Schichte, *ts* Trennungsschichte, *kn* Knospenschuppenansatzstelle, *a* Trennungsgewebe im Markstrahle. Vergr. 14.
- Fig. 5. *Salix fragilis*. Längsschnitt aus einem Theile des Trennungsgewebes in der Rinde. *rp* Rindenparenchym, *k* Korkschichte, *v* verholzte Schichte, *ts* Trennungsschichte. Vergr. 290.

Fig. 1.

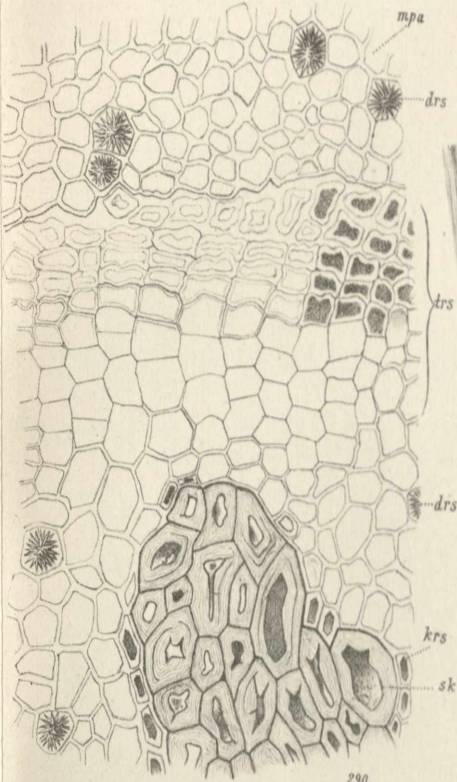


Fig. 4.

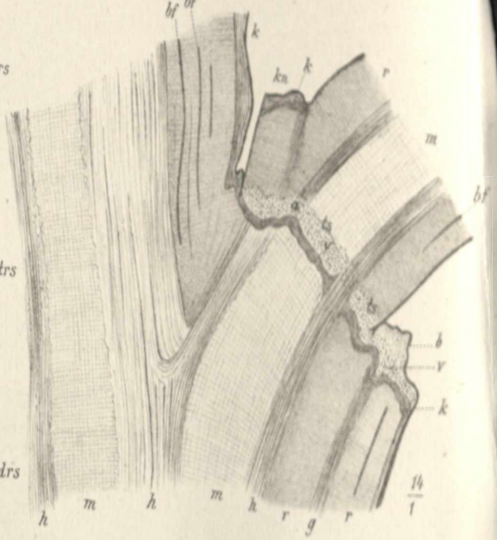


Fig. 5.

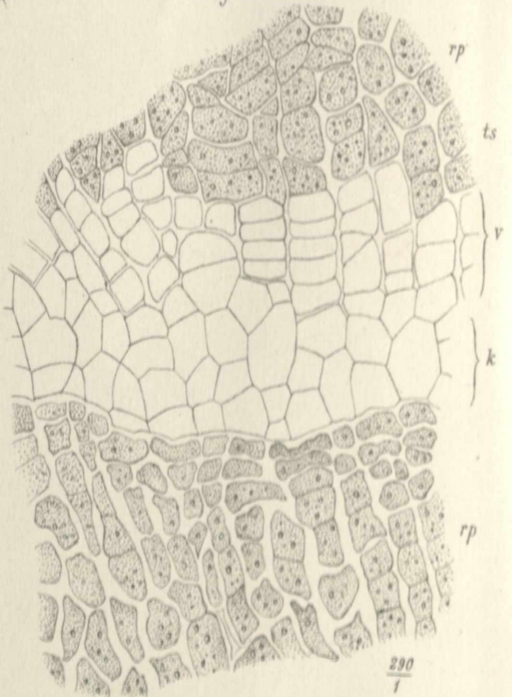


Fig. 2.

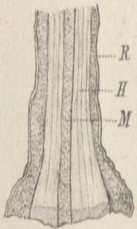


Fig. 3.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien](#)

Jahr/Year: 1881

Band/Volume: [2_1881](#)

Autor(en)/Author(s): Höhnel Franz Xaver Rudolf Ritter von

Artikel/Article: [Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. 247-256](#)