LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Zur Ätiologie der Thyllen.

Von

Gustav Klein.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien,
Nr. 201 der II. Folge.

Der Entwicklung der Thyllenfrage entsprechend war das Interesse der Forschung hauptsächlich auf die Anatomie, Entwicklungsgeschichte und die Funktion der Thyllen gerichtet. In diesen Richtungen herrscht dank der vielen darauf gerichteten Untersuchungen vielfach schon volle Klarheit. Nur die Ätiologie harrt noch wie in so vielen anderen Fällen ihrer Lösung. Hier liegen nur vereinzelte Beobachtungen und Experimente, dafür aber um so mehr Hypothesen vor. Da die diesbezüglichen Anschauungen schon von Molisch[1], Haberlandt[2], Winkler[3] und Alten[4] eingehend dargelegt wurden, soll von einer Wiederholung abgesehen und nur, soweit es für das Folgende nötig erscheint, die experimentellen Ergebnisse wiedergegeben werden. Dabei werden nur die eigentlichen Thyllen, die Aussackungen von Parenchymzellen in die benachbarten trachealen Elemente betrachtet, alle anderen Ausstülpungen in Hohlräume nicht berücksichtigt.

[1]) Molisch, H., Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1888. **97.**

[2]) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. IV. Aufl. 1909. S. 299.

[3]) Winkler, H., Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung. Bot. Unters. aus Buitenzorg. Ann. d. Jardin bot. d. Buitenzorg. Leiden. 1906. **20,** 1.

[4]) Alten, H. v., Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über die Thyllen. Bot. Zeitg. I. Abt. 1909. **67,** 1.

Historisches.

Schon der Ungenannte[1] hatte im jüngsten Jahresring von Robinia, Vitis und Sambucus im Winter die Gefäße mit Thyllen verstopft gefunden, »also zu einer Zeit, wo die Gefäße nur Luft, die Holzzellen hingegen noch Saft enthalten«.

Sehr wertvolle, weil experimentell begründete Tatsachen lehrte Böhm[2] kennen. Er zeigte, daß durch Verwundung bei vielen Pflanzen willkürlich und regelmäßig Thyllen hervorgerufen werden können, daß diese überall dort auftreten, wo abgestorbenes an lebendes Holz grenzt und daß dieselbe Erscheinung bei der Kernholzbildung, also beim Funktionsloswerden der Leitungsbahnen auftritt. Daß diese Thyllen einen vollkommenen Verschluß herbeiführen, ergaben Druckversuche, da Wasser und Luft bei 1—3 Atmosphären durch mit Thyllen verstopfte Gefäße nicht durchgepreßt werden konnten. Er fand auch, daß statt oder neben den Thyllen auch aus den Nachbarzellen ausgeschiedenes Gummi einen hermetischen Verschluß herbeiführen kann.

Auch Unger[3] kam im gleichen Jahr zu ähnlichen Resultaten.

Diese Befunde wurden, da sie mehrfach bestritten waren[4], von Molisch[5] eingehend überprüft, vollauf bestätigt und vielfach erweitert. Er betonte das Zusammenvorkommen von Thyllen mit Gummi, Kork und anderen Verschlußmitteln und ihre parallele Funktion und untersuchte auch den Wundverschluß durch Gummi bei krautigen Pflanzen und Blattstielen. Bei Zweigstücken, die mit einem Ende im Wasser stehen, trat an diesem der Thyllenverschluß viel langsamer und unvollkommener auf als am freien Ende. Freilich bilden sich nach längerer Zeit auch Thyllen an Stecklingen, die ganz in ausgekochtes Wasser eingeschlossen sind, wie Böhm fand.

Auch Gaunersdorfer[6], Th. Hartig[7], Frank[8] und seine Schüler Temme[9]

[1]) Ein Ungenannter (H. v. Reichenbach), I. Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefäße. Bot. Zeitg. 1845. **3**, 225, 241.

[2]) Böhm, J., Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. II. Abt. 1867. **55**, 851.

—, Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. Bot. Zeitg. 1879. S. 224.

[3]) Unger, F., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. XIII. Über die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-natw. Kl. I. Abt. 1867. **56**, 751.

[4]) Rees, M., Zur Kritik der Böhmschen Ansicht über die Entwicklungsgeschichte und Funktion der Thyllen. Bot. Zeitg. 1868. **26**, 1—11.

De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig. 1877.

[5]) Molisch, H., l. c.

[6]) Gaunersdorfer, J., Beiträge zur Kenntnis der Eigenschaften und Entstehung des Kernholzes. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien. I. Abt. 1882. **84**.

[7]) Hartig, Theod., Über die Vegetationsperioden der Waldbäume und deren Produkte. Allg. Forst- u. Jagdzeitg. 1857. S. 283.

[8]) Frank, B., Über die Gummibildung im Holz und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2**, 321.

[9]) Temme, Über Schutz- und Kernholz, seine Bildung und seine physiologische Bedeutung. Landw. Jahrb. 1885. **14**, 465.

und Praël[1] stellten fest, daß Gummi bei Verwundung ebenso wie im Kernholz als Verschlußmittel auftritt und hermetisch verschließt wie die Thyllen, daß dort, wo beide Verschlußmittel in derselben Pflanze vorkommen, gewöhnlich die großen Gefäße mit Thyllen, die kleinen mit Gummi verstopft sind. Der Verschluß wurde immer an der Grenzzone von totem und lebendem Gewebe, nie an der Wundstelle gefunden.

Interessant ist in Anbetracht der Tatsache, daß in der Regel vor dem Blattfall an der späteren Narbenstelle die Gefäße mit Thyllen erfüllt werden, die Beobachtung an Pirusblättern, wo von vornherein eine Korkzone auftritt und dann die Thyllenbildung unterbleibt. Praël hatte auch verwundete Zweige von Fraxinus und Betula mit Baumkitt verstopft und dabei das Ausbleiben von Gummibildung festgestellt. Bei Undichtigkeit trat doch Wundholz auf, aber weniger tief. Wieler[2] hatte bei seinen Untersuchungen gefunden, daß die Wasserleitung am besten im Frühjahrsholz des letzten Jahresringes vor sich geht, »also dort, wo die Luftverdünnung in den Jaminschen Ketten am größten ist«. (Die älteren Jahresringe hält er wie Böhm für Wasserreservoire.) Wurden Zweige ins Wasser gestellt, so zeigte sich der jüngste Teil des letzten Jahresringes zuerst mit Gummi verstopft. Diese Ausscheidung trat an den Spitzen der Zweige viel früher auf als weiter unten, so daß bei einer Zweiglänge von 40 cm eine Differenz in der Gummibildung um mehrere Jahresringe zwischen oben und unten war.

Bei Saftsteigeversuchen, wobei Wasser in Zweige einerseits gepreßt, anderseits gesaugt wurde, war in den jüngsten Gefäßteilen schon nach drei Stunden die Leitung durch Gummibildung hoch oben im Zweig unterbrochen, bei Druck früher als bei Saugung. Von besonderem Interesse erscheint der Befund, daß Populusbäumchen und Viciapflanzen, die in Nährlösung standen und deren Wurzeln abstarben, den Stamm resp. das Hypokotyl mit Thyllen erfüllt zeigten. — Strasburger[3] betont auf Grund seiner bekannten Saftsteigeversuche, daß vor allem ein Austrocknen der Gefäße vermieden werden muß, um die Wasserleitung aufrechtzuerhalten. Beim Unterbrechen der Gefäße tritt zuerst eine Komprimierung der Jaminschen Ketten ein, wobei dann die endständigen Wasserteilchen besonders an verengten Gefäßstellen mit großer Zähigkeit den kapillaren Verschluß aufrecht halten (wie schon Böhm betonte), bis durch die Lebenstätigkeit der angrenzenden Zellen Thyllenverschluß eintritt. — Haberlandt[4] betont in Anbetracht von Thyllen an krautigen Pflanzen und Wurzeln, die keinen Verschluß bedingen, ebenso wie Alten, ihre Lebenstätigkeit. — Küster[5] rechnet die Thyllen zum Kallus und weist besonders darauf

[1]) Praël, E., Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 1888. **19**, 1.

[2]) Wieler, A., Über den Anteil des sekundären Holzes der dikotylen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1888. **19**, 82.

—, Über das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefäßen mono- und dikotyler Pflanzen. Biol. Zentralbl. Leipzig. 1893. **13**, 513, 577.

[3]) Strasburger, E., Histologische Beiträge, III. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena. 1891.

[4]) Haberlandt, G., l. c.

[5]) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. Jena. 1916. S. 77.

hin, daß Gefäßthyllen an der Bildung von Kallusgewebe teilnehmen, wie Stoll[1] und Simon[2] feststellten (in letzter Zeit auch Haberlandt[3]), und nach Tison[4] auch an der Korkbildung. Er rechnet die Gefäßthyllen, wie auch die thylloiden Bildungen in den verschiedensten Interzellularräumen deshalb zum Kallusgewebe, »da Erscheinungsform und Ursachen die gleichen sind«, im Gegensatz zu Rees[5], Haberlandt[6] und besonders v. Alten[7], die die »Interzellularthyllen« von den Gefäßthyllen einerseits, anderseits die traumatischen von den natürlich entstehenden, die Stamm- von den Wurzelthyllen prinzipiell getrennt wissen wollen. — Winkler[8] hat zum erstenmal den ganzen Fragenkomplex der Thyllenätiologie in äußerst kritischer und sachlicher Weise erörtert und auch die experimentelle Prüfung begonnen, die leider bisher nicht fortgesetzt wurde. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Unterbrechung der Wasserleitung die Ursache der Thyllenbildung sein dürfte, prüfte er, ob die Bildung von Wundthyllen unterbleibt, wenn nach Verwundung die Wasserleitung künstlich durch Druck oder Saugung aufrechterhalten wird. In der Tat zeigten nun Zweigstücke, durch die unter Druck Wasser gepreßt wurde, erst nach dreimal so langer Zeit Thyllenansätze, als die Kontrollzweige schon verstopft waren. Bei Saugversuchen an Zweigen und Blattstielen blieb die Thyllenbildung ganz aus und trat erst durch andere Ursachen viel später auf. Sehr sprechend waren auch Versuche mit Philodendron-Luftwurzeln, die unter Wasser entzweigeschnitten und mit dem am Stamm befindlichen Teil im Wasser belassen wurden, so daß der Wasserkontakt aufrecht blieb. Der Effekt war das Ausbleiben der Thyllen, während die Kontrollwurzeln, an der Luft geschnitten, schon nach 24 Stunden verstopft waren. Wenn nun nach Winkler das Aufhören der Wasserleitung in den Gefäßen mindestens ein wichtiger Faktor bei der Thyllenbildung zu sein scheint, ist doch damit auch nach Winkler wieder nur ein Komplex von Faktoren gegeben. Der eigentliche Faktor, der im Gefolge dessen auftritt und die Thyllenbildung auslöst, ist nach wie vor unbekannt. Weitere Mitteilungen Winklers über angekündigte Versuche blieben aus.

Nach ihm stellte Alten die Hypothese auf, daß bei den unvollständigen Thyllen in jungen Wurzeln nicht die verminderte, sondern die gesteigerte Transpiration und der damit »gesteigerte negative Druck« die Thyllen zur Vorwölbung bringe. Abgesehen davon, daß sich diese Auffassung mit den gebrachten Tatsachen nicht in Einklang bringen läßt, wurde sie durch nichts begründet.

[1]) Stoll, R., Über die Bildung des Kallus bei Stecklingen. Bot. Zeitg. 1874. **32**, 737, 753, 785.

[2]) Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 351.

[3]) Haberlandt, G., Zur Physiologie der Zellteilung II. Sitzgsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl. 1914.

[4]) Tison, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotyledones. Thèse. Caen. 1900.

[5]) Rees, l. c.

[6]) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie IV. 1916.

[7]) Alten, H. v., l. c.

[8]) Winkler, H., l. c.

Schließlich sind noch Befunde von Gertz[1] anzuführen, der Luftwurzeln von Araceen, die teils noch frei hingen, teils schon im Boden verankert waren, auf Thyllenbildung prüfte. Er stellte fest, daß Wurzeln, die den Boden nicht erreichen, also die Funktion der Wasserleitung aus diesem nicht erfüllen können, hie und da in den Gefäßen mit Thyllen erfüllt sind. Werden solche Wurzeln dekapitiert, so sind sie in einigen Tagen mit Thyllen erfüllt, die im selben Gefäß verschieden weit entwickelt sind. Hierfür scheint Gertz weder die Auffassung von Winkler, noch von Alten zu stimmen.

Die Abhandlung von Lohse[2] konnte leider nicht berücksichtigt werden, da sie mir nicht zugänglich war.

Eigene Untersuchungen.

Wie man sieht, liegen über diese Frage nur Bruchstücke vor, die einer Ergänzung dringend bedürfen. Es schien mir aussichtsvoll, die vielfach schon von Winkler entwickelten Gedankengänge experimentell zu prüfen, und zwar an unverletzten und verletzten Pflanzen, an Stamm und Wurzeln, um so dabei auch die Frage zu lösen, ob die verschiedenen Thyllenarten gemeinsame Entstehungsursachen haben oder nicht.

Von einem anderen Gedanken ausgehend, wollte ich zuerst die Frage lösen, die sich an die Ergebnisse von Böhm und Molisch anschließt, ob nämlich bei künstlichem Verschluß von angebrachten Wunden (Schnittflächen) die Thyllenbildung unterbleibt. Als Versuchsobjekte dienten hauptsächlich Robinia pseudacacia und Vitis vinifera mit ihrer leichten Thyllenbildung, überdies zum Vergleich Hedera, dann Böhmeria polystachya und Dahlia variabilis als krautige Pflanzen und Luftwurzeln von Monstera deliciosa (Lieberm.).

Junge Zweigstücke vom letzten Frühjahr wurden in den Monaten Dezember bis April, aber auch im Sommer und Herbst (dann zweijährige), geschnitten, an der oberen Schnittfläche mit verschiedenen Verschlußmitteln möglichst luftdicht verschlossen, mit dem unteren Ende in Wasser gestellt und im Kalthaus oder geheizten Raum gehalten. Vorher wurde natürlich darauf gesehen, daß noch keine Normalthyllen vorhanden waren. —

[1]) Gertz, Otto, Untersuchungen über septierte Thyllen nebst andern Beiträgen zu einer Monographie der Thyllenfrage. Lunds Univ. Årsskrift. 1916. N. F. Avd. 2. **12**, Nr. 12.

[2]) Lohse, Robert, Entwurf einer Kritik der Thyllenfrage. Jahrb. d. Philos. Fak. der Univ. Leipzig f. d. J. 1920. 2. Halbjahrsb.

Normalthyllen bilden sich erst im Verlauf des zweiten Jahres (fast nur in den weitlumigen Gefäßen, in den englumigen um zirka ein Jahr später), bei Robinien feuchter Standorte fand ich Thyllenverschluß erst vom dritten Jahre angefangen. — Dasselbe wurde an frisch geschnittenen Zweigstümpfen an der Pflanze durchgeführt. — Die Kontrollversuche zeigten nun nach vier bis sechs Wochen fast alle Gefäße mit einem dichten Thyllengewebe, das keine Tüpfel erkennen ließ und noch Zellulosemembranen hatte, erfüllt. Die Thyllen begannen zirka $^1/_2$ cm unter der Schnittfläche, waren am raschesten und dichtesten $1^1/_2$ cm unter der Wunde entwickelt, in einer Entfernung von 3 cm vielfach noch im Ansatz und spärlicher. Dabei setzte die Thyllenbildung, wie auch Strasburger wiederholt betont, am Querschnitt immer zuerst in den äußersten, jüngsten Gefäßen ein. Die künstlich verschlossenen, die immer knapp unter der Schnittfläche, $1^1/_2$ cm und 3 cm darunter geprüft wurden, zeigten überall dort, wo ein hermetisches Verschlußmittel gewählt und ein lückenloser Verschluß erreicht war, keine Thyllen. Wo das Abschlußmittel als solches nicht geeignet war, waren Thyllen, wenn auch langsamer, entstanden. Überall, wo schon beim Verschluß Lücken geblieben, waren die darunterliegenden Gewebspartien mit Thyllen verschlossen und auch dort, wo bei längerer Versuchsdauer durch die Wärme, Insolation oder durch Spannung Risse entstanden waren, lagen im genau entsprechenden Sektor darunter die Thyllen so, als ob kein Verschluß gewesen wäre. Besonders an Versuchen, die durch drei Monate am Baum belassen und gelegentlich stückweise untersucht wurden, konnte man in dem verschiedenen Alter der Thyllen, der dichten oder lockeren Masse, der noch vorhandenen Zellulose- oder schon ausgebildeten Holzmembran die verschiedene Zeit ablesen, zu der der Riß im Verschlußmittel entstanden war. Durch den Verschluß waren also hier die Parenchymzellen noch nicht vertrocknet, lebensfähig genug, um in die Gefäße auszuwachsen. Daß es Sprünge im Verschluß oder auch im Stamm waren, zeigte auch die Dunkelfärbung der Holzpartien (Schutzholz). Auch die Tatsache muß betont werden, daß überall dort, wo sich in den mit Thyllen erfüllten Zonen beblätterte Seitentriebe während des

Versuches entwickelt hatten, die entsprechenden zuleitenden Gefäßzonen von Thyllen vollständig frei geblieben waren. Wo Medien angewendet waren, die entweder nur teilweise die Gefäße verstopft oder auch ganz erfüllt hatten, aber keinen Verschluß bewerkstelligen konnten, waren schon in der obersten Zone die Thyllen in das Medium hineingewachsen, dieses verdrängend. Die Zellelemente waren also hier bis oben durch den Schutz vor Austrocknung lebend und setzten direkt an der Wundfläche mit der Thyllenbildung ein. Ähnliches zeigte sich auch bei Kontrollversuchen in feuchter Atmosphäre, wo ebenfalls die Thyllen viel näher der Wundfläche, schon $^1/_2$ cm darunter ansetzten. Daß an normalen Wunden die Thyllen erst tiefer unter der Schnittfläche auftreten, erklärt sich leicht daraus, daß die obersten Partien der vielfach in Kohäsionsspannung befindlichen Wasserfäden durch den höheren Außendruck komprimiert werden, dadurch die obersten Teile der Gefäße und damit der angrenzenden lebenden Zellen austrocknen und absterben (sie sind in wenigen Wochen braun) und erst dort, wo die Gefäße an verengten Stellen durch Wasserteilchen kapillar verschlossen sind, die Lebenstätigkeit der angrenzenden Parenchymzellen einsetzen kann. Dies wird durch den schon angegebenen Befund erhärtet, wo an nur unvollständig abgeschlossenen Wundflächen die Thyllen knapp darunter schon zur Ausbildung kommen, ebenso an Wundflächen in feuchter Atmosphäre. Gleichzeitig ergab sich, daß bei Wasserverschluß oder sonst bei Kultur in feuchter Atmosphäre (sei es offen oder bei unvollkommenem Verschluß) reichliche Gummibildung auftrat (normal nie), vikariierend mit Thyllen (und zwar in den Gefäßen der äußeren Zone meist Gummi, innen Thyllen) oder mit diesen zusammen im selben Gefäß, so daß das Thyllengewebe noch mit Gummi ausgegossen ist (s. folgende Tabelle). Für das Ergebnis ist es wichtig, daß die Zweige am Baum $^1/_2$—1^h, die Stecklinge 1^h—1 Tag offene Schnittflächen hatten, ehe sie künstlich abgeschlossen wurden. Die angeschnittenen Gefäße waren also ebensolange offen und der Einwirkung der Außenluft ausgesetzt und überdies mußte diese Normaltension auch nach dem Verschluß noch einige Zeit anhalten, ehe in die lufterfüllten Endstücke Wasser nachgeströmt war, was in geringem Umfange

Pflanze	Verschlußmittel	Gefäße: 3 mm unter der Wundstelle	Gefäße: 1—1½ cm unter der Wundstelle	Gefäße: 3 cm unter der Wundstelle	Anmerkung (in feuchter Atmosphäre)
1. Robinia pseudacacia abgeschn. Zweige	Kontrollzweig mit offener Schnittfläche	braun, frei von Thyllen	meist gewebsartig mit Thyllen erfüllt	Thyllenanfänge bis voll entwickelt	unter jedem Markkronenzipfel 2—5 braune Schläuche, diese in der Rinde in einem lockeren Ring
2. „	Kanadabalsam	voll Kanadabalsam	frei	hie und da Thyllenansätze	diese Idioblasten groß, schwarz und vermehrt, auch im Mark viele Zellen voll
		vielfach mit Gummi, außen oft nur Gummi			
3. „	Styrax	voll Styrax	frei	frei	viele Gefäße mit geschichtetem Gummi, viele Zellen im Mark voll Gerbstoff, in der Rinde mehrere Reihen
		gelegentlich ein Sektor mit Thyllengewebig erfüllt (schon verholzt)			
4. „	Copaivabalsam	voll Copaivabalsam, manchmal Sektoren voll	frei	frei	wie 2
		Thyllen, die unverholzt sind			
5. „	Amylazetat	voll Amylazetat	frei	frei, einmal ein Spalt voll Thyllen	außen und innen Idioblasten sehr vermehrt, rot
6. „	Bernsteinlack	voll Bernsteinlack, einzelne Gefäße frei	frei, diese mit Thyllenansätzen	frei	Idioblasten in der Markkrone vermehrt, lichtbraun
7. „	Glyzeringelatine	voll Gelatine	frei	„	ähnlich wie 12
8. „	Margarine verflüssigt	voll Margarine	„	„	Idioblasten vermehrt
9. „	Vaseline verflüssigt	größtenteils mit Vaseline erfüllt, ein Riß im Holz frei	„ um den Riß teilweise von oben bis unten Thyllen in die Vaseline hineingewachsen	„ Thyllengewebe	„
10. „	Kollodium	frei, das Kollodium nur in der obersten Schicht	Ansätze von Thyllen, ein Sektor gelegentlich voll Thyllen		„ schwarz
11. „	Olivenöl in einem Schlauch aufgesetzt	voll Öl	voll Öl	wenig Öl, Thyllen ins Öl hineingewachsen, auch 5 cm unter Thyllenansätze	

Pflanze	Verschluß-mittel	Gefäße 3 mm unter der Wundstelle	Gefäße 1—1½ cm unter der Wundstelle	Gefäße 3 cm unter der Wundstelle	Anmerkung (in feuchter Atmosphäre)
12. Robinia pseudacacia abgeschn. Zweige	Gummi arabicum	voll Gummi	Sektoren voll Thyllen	Sektoren mit Thyllen-anfängen	am meisten Gummi in den Gefäßen, in der Markkrone, Mark und Rinde, geschichteter Gerbstoff
		bei Verwendung einer verdünnteren Gummi-lösung von oben bis unten voll Thyllen			
13. „	oben Wasser im Schlauch	frei	teilweise Thyllenansätze	teilweise mit Thyllen erfüllt	ähnlich wie 12, war vielleicht einmal ausgetrocknet
14. „	oben Wasser im Schlauch, unten trocken	teilweise Thyllen, viel Gummi	Thyllen erst im Entstehen	frei	reichlich Gummi entwickelt
			nach 3 Monaten		
15. „ am Baum beschnitten	Kanadabalsam	voll Kanada-balsam	nach 3 Monaten frei, einzelne Stellen mit dünnwandigen Thyllen	„	
16. „	Kollodium	frei	frei	„	
17. „	Margarine	voll Margarine	teilweise junge Thyllen	„	
18. „	Paraffin verflüssigt Smp. 53,	teilweise Paraffin, ein Sektor voll verholzter Thyllen	voll unverholzter Thyllen	Thyllenansätze	
		Paraffin nicht dichtend, nur als Kappe aufsitzend			
19. „	Bernsteinlack	Bernsteinlack	voll Thyllen		
		Lackkappe von der Schnittfläche abgesprungen			
20. Vitis vinifera Zweigstücke	Kontrollzweig	frei, gebräunt	voll Thyllen	teilweise Thyllenansätze	
21. „	Kanadabalsam	voll Kanada-balsam	frei	frei	
22. „	Styrax	voll Styrax	„	„	
23. „	Copaivabalsam	voll Copaiva-balsam	„	„	
24. „	Amylazetat	voll Amyl-azetat	„	„	
			ein schmaler Sektor voll Thyllen		
25. „	Bernsteinlack	Bernsteinlack in fein-maschiger Ver-teilung in den Gefäßen	=	frei, ein Sektor voll Thyllen	
26. „	Glyzerin-gelatine	voll Glyzerin-gelatine	frei	frei	

Pflanze	Verschluß-mittel	Gefäße 3 mm unter der Wundstelle	Gefäße 1—1 1/2 cm unter der Wundstelle	Gefäße 3 cm unter der Wundstelle	Anmerkung (in feuchter Atmosphäre)
27. Vitis vinifera Zweigstücke	Margarine	teilweise voll Margarine	teils Margarine, teils frei	frei, eine Zone mit Thyllen	
28. „	Vaseline	voll Vaseline, einmal ein Sektor voll Thyllen	frei =	frei =	
29. „	Kollodium	voll Kollodium	frei	frei	
30. „	Olivenöl	voll Öl	ins Öl teilweise Thyllen eingedrängt	„	
31. „	Gummi arabicum, dickflüssig	voll Gummi	frei, zwei Sektoren mit jungen Thyllen	frei, zwei Sektoren mit Thyllenansätzen	
32. „	Wasser im Schlauch	ein Sektor voll Gummi und Thyllen, sonst frei	junger Thyllen nach 3 Monaten =	—	

Die Versuche wurden im Jahre 1920 und 1921 mit Pflanzen aus dem Universitätsgarten, dann aus der Umgebung Wiens mit abgeschnittenen Zweigen im Kalthaus und im geheizten Raum und mit Zweigstümpfen am Baum durchgeführt und von sechs Wochen bis vier Monaten die Thyllenbildung verfolgt.

Aus den vielen Versuchsserien sei der Kürze halber nur eine zusammenfassende Tabelle gegeben. Aus den Ergebnissen erhellt auch, daß nicht, wie befürchtet werden konnte, eine Schädigung der Zellen durch die Lösungsmittel mancher Verschlußmedien, nämlich Alkohol, Xylol und Äther, eingetreten war, da sie trotzdem bei gegebener Gelegenheit unmittelbar am Verschlußmittel zu Thyllen auswuchsen. In der Anmerkung ist die bei Robinia sonst nie beobachtete Gummiproduktion in feuchter Atmosphäre angegeben, ebenso die Vermehrung der Inklusen.

eingetreten sein mußte, da sich diese Partien bei der Untersuchung als lebend erwiesen. Da nun im günstigsten Falle, wie von Wieler bei Robinia angegeben wurde, schon nach einigen Tagen die Thyllenbildung beginnt, hier aber trotz ebensolange dauernder Erfüllung mit Luft von gewöhnlicher Spannung bei nachfolgendem luftdichten Verschluß keine Thyllen auftreten, kann, wie z. B. Böhm annahm, das Erfülltwerden der Gefäße mit Normalluft nicht die Ursache der Thyllenbildung sein. Die Versuche zeigen auch eindeutig, daß der Wundreiz allein als auslösender Faktor nicht in Betracht kommt. Ebensowenig hat sich die von Böhm gestellte Annahme, daß der höhere

Sauerstoffgehalt der Normalluft die Thyllenbildung einleite und anrege, als richtig erwiesen, was durch einen einzigen Versuch gezeigt werden konnte. Unter Wasser geschnittene zweijährige Zweige von Robinia (zirka $1^1/_2$ dm lang) wurden, in Wasser gestellt, durch fünf Wochen in gewöhnlicher Atmosphäre, in reinem Sauerstoff, Wasserstoff und reiner Kohlensäure gehalten. Überall zeigten sich die in Wasser stehenden Enden bis zu 2 cm Tiefe fast frei von Thyllen, höchstens mit gelegentlichen Ansätzen, von den im Gas stehenden Astenden aber bis zu 5 cm Tiefe reichlich mit Thyllen erfüllt: die Zweige im Sauerstoff waren voll Thyllen und im jüngsten Holz auch voll Gummi (feuchte Atmosphäre), ebenso die in normaler Luft, die Zweige im Wasserstoff zeigten etwas weniger Thyllen und viel Gummi, in der Kohlensäure im Gegensatz zum normalen Verhalten im letzten Jahresring weniger Thyllen, aber sehr viel Gummi, im ersten alles voll feiner Thyllen. In den beiden letzten Versuchen wird der fast völlige Mangel an Sauerstoff, der ja gerade für Zellwachstum bedeutungsvoll ist, modifizierend gewirkt haben.

Somit bliebe noch die von Winkler gestellte letzte Alternative, die Unterbrechung der Wasserleitung. Die Wasserleitung ist nun bei den winterlichen, ruhenden Bäumen gegenüber der Vegetationszeit recht gering (Strasburger) — und doch sind noch keine Thyllen in Ausbildung —, wohl aber sind noch in den jüngeren Gefäßteilen alle Gefäße voll Wasser, die anderen von »Jaminschen Ketten« erfüllt, die bei verschiedenen Pflanzen und je nach der Witterung (nasser oder trockener und frostiger Winter) bald weniger, bald mehr Luft führen.

Jedenfalls aber grenzen alle den Gefäßen anliegenden Parenchymzellen der jüngsten Gefäßzonen an Wasser und nicht an Luft. Es scheint mir daher nicht das Vorhandensein oder die Sistierung der Wasserleitung, sondern die Tatsache maßgebend, ob die Gefäße noch Wasser führen oder Luft. Wenn nun bei künstlichem Verschluß der Wundfläche Thyllen nicht, sonst aber gesetzmäßig auftreten, spricht das ebenfalls für die gemachte Annahme, da eben durch den Verschluß die Austrocknung verhindert wurde, die Gefäße mit Wasser erfüllt blieben und die Zonen unter der Wundstelle, in die Luft eingedrungen war, teils durch das Verschlußmittel ausgefüllt, teils,

wie schon betont, durch das langsam von unten nachströmende Wasser imbibiert blieben. Für diese Annahme sprechen auch die Versuche mit Wasserabschluß. Werden Zweige gleich nach dem Abschneiden mit einem gefüllten Schlauchstück luftdicht abgeschlossen, so treten nach vier bis sechs Wochen kaum Thyllen auf. Bei derselben Behandlung nach längerem Liegen an der Luft treten die Thyllen, wenn auch langsamer und tiefer im Gewebe, auf. Dabei ist zu bedenken, daß die eingedrungene Luftschicht durch das überschichtete Wasser nach innen gedrückt, aber nicht beseitigt, sondern kapillar zäh festgehalten wird. Hierher gehören auch die Versuche von Böhm und Winkler mit Zweigen, die ganz unter Wasser gezogen wurden, wo noch der abnormale Gaswechsel mit ins Gewicht fällt. — Die schon von Böhm und Molisch festgestellte Tatsache, daß an der im Wasser stehenden unteren Schnittfläche von Zweigstücken doch auch Thyllen auftreten, wenn auch viel später und spärlicher, läßt sich mit diesen Befunden nicht direkt in Parallele setzen, da hier durch Verstopfung mit Schleim und Bakterien und die Individualisierung des Stecklings bei der Wurzelbildung auch andere Faktoren mitspielen. —

Anders bei den Versuchen, die unten trocken stehenden Zweige von oben mit Wasser zu versorgen. Da der Saftstrom glatt umgekehrt werden kann, wird das Wasser von oben begierig aufgenommen; denn es mußte an dem luftdicht abgeschlossenen Schlauch jeden zweiten Tag nachgefüllt werden, besonders in der wärmeren Zeit und wenn die Zweige einmal Blätter getrieben hatten. Hier setzte erst nach drei Monaten Thyllenbildung ein und dies nur deshalb, weil einmal zwei Tage nicht nachgefüllt werden konnte und dadurch ein beträchtliches Luftquantum eingedrungen war, das vom neuerlich darüber geschichteten Wasser nicht mehr absorbiert werden konnte. Jedenfalls erwies sich die Thyllenzone lufthaltig. All das steht in Einklang mit den Befunden von Wieler an abgestorbenen Wurzeln und Winkler an den unter Wasser abgeschnittenen Philodendronwurzeln. —

Mit all dem im Einklang stehen auch Versuche mit Zweigen, die im Gegensatz zu den bisherigen Versuchen unter Wasser

geschnitten zu Experimenten verwendet wurden. So behandelte Zweigstücke in Wasser gestellt und an der freien Schnittfläche mit einem wassergefüllten Schlauch (um das Nachfüllen zu umgehen mit einem Kolben in Verbindung) verbunden, zeigten sich nach sechs Wochen frei von Thyllen. Dann wurden Zweige am Baum unter Wasser geschnitten, ein Schlauch samt Wasserkolben unter Wasser angesetzt und sechs Wochen am Stamm belassen. Auch hier zeigt sich manchmal der ganze Querschnitt frei von Thyllen, manchmal streng sektorenweise von diesen erfüllt. Beim Nachsuchen ergab sich, daß die Schnittfläche über diesen Sektoren mit eingesogenen Bakterienklumpen verstopft war oder Zonen mit Gummi verlegt waren.

In einem Versuche wurde der Kolben mit Korkstöpsel gesperrt, so daß ein geschlossenes System vorlag und das Wasser nicht in den Zweig einfließen konnte (regnerisches Wetter im Juni). Hier zeigte sich das unterste Stück des Schlauches und zirka $^1/_2$ cm des Stumpfes unter der Schnittfläche mit (allerdings dunstgesättigter) Luft erfüllt, dieses Stück frei von Thyllen, von 1 cm abwärts bis zirka 5 cm voll Thyllen, weiter unten wasserhaltig und frei. Die Erklärung fand sich darin, daß zirka 5 cm unter der Schnittfläche ein beblätterter Seitensproß saß, der wohl aus den oberen Teilen das Wasser ausgepumpt hatte. Die Prüfung auf Luft in den Gefäßen wurde nach Strasburger ausgeführt.

Zweige unter Oliven- oder Paraffinöl am Stamm dekapitiert und mehrere Zentimeter unter Öl im Schlauch gehalten, zeigten das Öl bis 3 cm tief eingedrungen und die Gefäße frei. Wurde nach sechs Wochen der Schlauch abgenommen, so zeigten sich nach zwei weiteren Wochen die Gefäße nur mehr teilweise mit Öl erfüllt (dafür aber die angrenzenden Markstrahlen usw.), überall aber schon Thyllenansätze hineingewachsen. — 1 dm lange Stecklinge an beiden Schnittflächen unter Öl geschnitten und im Schlauch unter Öl belassen, zeigten nach drei Wochen die Zonen je 3 cm von den Schnittflächen voll Öl, die Mittelzone teilweise mit Öl, teilweise mit haarförmigen Thyllen erfüllt. Jedenfalls war hier durch die wenn auch schwache Transpiration (im trockenen Raum bei 25°) ein Teil des Gefäßwassers durch die Rinde verdunstet.

Ich glaube auch auf Grund dieser Versuche annehmen zu können, daß speziell der Umstand, ob die an die Gefäße angrenzenden lebenden Zellen auf die Dauer mit Luft oder Wasser in Berührung stehen, das Ausschlaggebende für die Ausstülpung der Thyllen ist.

Ein Großteil all der aufgeführten Versuche über künstlichen Verschluß, Wasserabschluß usw. wurde auch an krautigen Organen (junge Sprosse von Hedera Helix und Böhmeria polystachya) wiederholt, ebenso an den Luftwurzeln von Monstera deliciosa. Die Resultate stimmen mit den an Bäumen durchgeführten im wesentlichen überein, so daß hier von einer näheren Ausführung füglich abgesehen werden kann. Doch zeigen die einheitlichen Versuchsergebnisse deutlich, daß die Thyllenbildung an krautigen Pflanzen ebenso wie an Luftwurzeln auf den gleichen Ursachen beruht und ein Grund zur Scheidung der Thyllen nach verschiedenen Organen nicht vorliegt. Ein ergänzender Versuch sei noch betont: Wird ein ca. 2 dm langes Wurzelende einer freihängenden Monsterawurzel mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, so daß sie wie an der Pflanze mit der Wurzelspitze in die Luft ragt, so zeigt sich in dem allseits von Luft abgeschlossenem System, wie zu erwarten, auch nach 6 Wochen keine Spur von Thyllen.

Endlich wurden auch die Winklerschen Saugungs- und Druckversuche mehrfach modifiziert. Beschnittene Stämme von Hedera, Böhmeria und Dahlia zeigten bei Saugung von —700 mm Quecksilber durch mehrere Wochen gegenüber Kontrollversuchen keine Thyllenanlage, ebensowenig, in Übereinstimmung mit Winkler, die Luftwurzeln von Monstera. Dabei wurden die im Boden verankerten, unter Wasser entzweigeschnittenen Nährwurzeln an der oberen und unteren Schnittfläche, die frei hängenden natürlichen nur an der oberen angesaugt. Hier sei noch auf eine bisher nirgends zitierte Tropenuntersuchung von Porsch[1] an Philodendron Selloum C. Koch hingewiesen, der zeigte, daß in den verzweigten, der Wasserleitung dienenden Nährwurzeln auch in den weitlumigen Gefäßen fast nie Thyllen zu finden waren, während sie in den weiten Gefäßen der un-

[1]) Porsch, O., Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von Philodendron Selloum C. Koch. Denkschriften d. k. Akademie d. Wiss. in Wien. 1911. 79.

verzweigten, nicht mehr wachsenden, sondern der Festigung dienenden Haftwurzel nahezu ein integrierender Bestandteil waren. Da in diesen mit der Reduktion ein teilweises Funktionsloswerden der Leitungsbahnen vorlag, sieht er die Ursache der Thyllenbildung wie Winkler in der infolge Unterbrechung der Wasserleitung eingetretenen Erfüllung der Gefäße mit Luft von Normaldruck. Die an den Thyllen sehr zahlreich vorhandenen Tüpfel glaubt er für den Stoffaustausch tätig und hält daher diese Thyllen mit Alten für provisorische Verstopfungseinrichtungen.

Auch mit Zweigstücken von Robinia, die unter Wasser geschnitten wurden, wurden Druck- und Saugversuche angestellt. Durch die einen wurde Wasser mit einem Unterdruck bis 700 mm Quecksilber in der Wasserstrahlpumpe gesaugt, bei den anderen mit 500 mm Wasserüberdruck durchgepreßt. Die angesaugten Zweige pumpten täglich je 1—2 l Wasser durch, die unter Druck ließen täglich $^1/_4$—$^1/_2$ l ausfließen. Nach drei Wochen waren die Zweige vollständig frei von Thyllen. In einigen Versuchen setzte nach mehreren Tagen die Wasserdurchlässigkeit aus, da die Schnittflächen durch Bakterienklümpchen verstopft waren. In diesen zeigten sich übereinstimmend nach den drei Wochen in den jüngsten Gefäßpartien reichlich Thyllenansätze und Gummi.

Nun sollte noch der Gegenversuch bei Durchpumpen von Luft durch Zweigstücke herangezogen werden. Die Versuche, durch 1—2,5 dm lange Zweigstücke Luft durchzusaugen (— 700 mm Quecksilber) oder durchzudrücken (400 mm Wasser), zeitigten kein Ergebnis. In keinem Fall war Thyllenverstopfung festzustellen, was einfach darauf zurückzuführen ist, daß alle diese Zweige ebenso wie an der Luft liegende schon in kurzer Zeit vertrockneten. Auch das Aufstellen über Wasserflächen und das zeitweilige Einlegen der Zweige in Wasser änderte daran nichts und im dunstgesättigten Warmhaus konnte aus technischen Gründen nicht experimentiert werden. Da nach Strasburger die meisten Gefäße bei Robinia mindestens 25 cm, viele auch bedeutend länger sind, mußten in den verwendeten Stücken die meisten Gefäße ohne Querwandreste sein

und dadurch war die Aussicht zu gering, daß in den kapillaren Verengungen beim Übergang der Gefäße ineinander kapillare Wasserverstopfungen das Austrocknen verhindern würden. In diesem Sinne war es interessant, daß an den Zweigen, durch die aus dem Gasometer mit nur 400 mm Wasserüberdruck Luft gepreßt werden sollte, an der mit Schlauch angesetzten Schnittfläche Thyllenansätze auftraten. Hier waren unter dem schwachen Druck kapillare Verstopfungen möglich und auch die feuchte Luft mag dem Austrocknen entgegengewirkt haben. Überzeugender sind die Saugversuche mit geköpften Böhmerien. Junge Stämme mit einem Gefäßring zeigten sich nach 3 wöchentlicher Saugung frei, solche mit zwei Gefäßringen zeigten den ersten frei, den zweiten voll Thyllen. Da die Leitung hauptsächlich in den jüngsten Gefäßen vor sich geht, liegt die Annahme nahe, daß die älteren entleert und dadurch lufthaltig wurden.

Beweisend wären solche Versuche wohl nur, wenn es gelänge, durch dasselbe Zweigstück in einem Sektor Luft und im anderen Wasser zu saugen, wobei die an die luftführenden Gefäße angrenzenden Parenchymzellen durch die radiale Wasserleitung soweit lebensfähig blieben, daß sie in die Gefäße auswachsen könnten.

Orientierende Versuche nach dieser Richtung entsprachen ganz den Erwartungen.

Eingetopfte Böhmerien wurden im März geköpft, 1 cm unter der Schnittfläche tangential ein Stück von 1 cm Länge und $^1/_3$ Stammdicke ausgenommen, die Stümpfe schon blutend mit der Pumpe verbunden und, recht feucht gehalten, durch 3 Wochen angesaugt. Die Saugung wurde so reguliert, daß das Wasser stetig durchging, was an einem zwischengespalteten Glasrohr beobachtet werden konnte. Da bei dieser Versuchsanstellung gleichzeitig Wasser und Luft gesaugt wurde, zeigte das durchgesaugte Wasser immer perlende Luftblasen.

Ebenso wurden Zweigstücke von Robinia und Wurzelstücke von Monstera behandelt. Andere Stücke wurden an der unteren Schnittfläche zur Hälfte mit verd. Kanadabalsam verklebt, zur Hälfte freigelassen und angesaugt. — Die bewurzelten Böhmerien zeigten nach 14 Tagen den intakten Stammteil frei,

die Zone über der Ausnehmung mit Thyllenansätzen, nach 3 Wochen diese Teile voll Thyllen, den übrigen Stammteil mit Thyllenansätzen, was sich leicht daraus erklärt, daß infolge Abnahme des Wurzeldruckes zu wenig Wasser nachströmen konnte und die Zonen unter der Schnittfläche lufthaltig wurden. Dies haben Längsschnitte unter Paraffinöl bestätigt.

Die gekerbten und verklebten Zweigstücke zeigten über der gekerbten, bzw. verklebten Zone mächtig entwickelte Thyllen, die intakte Zone bis auf vereinzelte Thyllen frei. Daß hie und da Gefäße Thyllen zeigten, erklärt sich daraus, daß manche Gefäße gerade im betreffenden Stück eine Scheidewand oder verengte Stelle hatten, die das Wasser festhielten. Die Zone von der unteren Schnittfläche bis zu der Stelle blieb voll Wasser, die darüberliegende wurde bei der starken Saugung (— 740 mm) leer gepumpt.

Die Wurzelstücke von Monstera zeigten, wie auch erwartet wurde, keine Thyllen, höchstens die engen Gefäße mit Gummi verlegt. Denn da hier die Gefäße in einem Zentralzylinder liegen, wäre, auch wenn ein Teil der Gefäße vom Wasser abgesperrt wurde, nicht einzusehen, daß bei der guten seitlichen Verbindung, die die Gefäße hier untereinander haben, nicht eine seitliche Wasserversorgung einträte. Gerade durch diese Versuche werden die gemachten Annahmen vollauf bestätigt.

In der Natur würde nun die Bildung von Wundthyllen so erfolgen: Standen die Wasserfäden in den geöffneten Gefäßen nicht unter Zug (bei schwacher Transpiration — nachts und bei feuchtem Wetter — im Frühjahr und nassen Winter), so wird in einiger Zeit aus den offenen Gefäßen Wasser bis zu einer gewissen Tiefe verdunsten, bis mit imbibierten Hoftüpfeln versehene Scheidewände und kapillare Gefäßverengungen, die das Wasser auch gegen Druck zäh festhalten, ein weiteres Austrocknen verhindern. An dieser Grenzzone bildet sich mittlerweile aus den an die luftführenden Gefäße grenzenden und doch von der unmittelbar darunter liegenden Zone mit Wasser versorgten Parenchymzellen der lebende Verschluß. Der obere Astteil trocknet ab, wird zum Wundholz. In der Tat liegen ja die Thyllen immer an der Grenze von Wund- und Splintholz. War in den Gefäßen negative Spannung, dann wird eben die Luft

unter dem höheren Außendruck tiefer eindringen, die Thyllen können sich erst weiter innen entwickeln und es stirbt ein größeres Aststück ab. Auch das konnte durch Beobachtungen in der Natur bestätigt werden.

Bei dieser Gelegenheit muß noch auf die jüngst von Haberlandt[1] in moderner Form aufgegriffene Wundreizhypothese eingegangen werden. Danach sei hier der Wundreiz auf die Wirkung von Wundhormonen zu präzisieren, die als Wuchs- oder bei mehrzelligen Thyllen auch als Teilungshormone wirken sollen. Aus den angeschnittenen Parenchymzellen sollen Plasmateile in die Gefäße eindringen, dort Wundhormone erzeugen und die benachbarten Zellen zur Thyllenbildung anregen. Dagegen sprechen nun meine Versuche mit künstlichem Wundverschluß nach vorhergehendem längerem Offensein, die Versuche mit Wasser- und Ölverschluß und besonders die Tatsache, daß nach Entfernen dieser Verschlußmittel doch die Thyllen wie sonst auftreten.

Wenn Winkler sich gegen den Wundreiz ausspricht, weil Thyllen nur in den angeschnittenen und nicht auch in den benachbarten unverletzten Gefäßen auftreten, Haberlandt aber gerade das für seine Ansicht sprechen läßt, weil »die Plasmareste ja nur bis zur nächsten nicht resorbierten Querwand mitgerissen werden können«, so steht doch meines Erachtens die Winklersche Beweisführung aufrecht. Denn nicht die Plasmareste sind bestimmend, sondern die von diesen gebildeten Hormone, die nach Haberlandt glatt durch Zellen diffundieren, ebenso wie die von H. damit in Parallele gesetzten Stoffe, welche bei den Erineumgallen von der Blattunter- zur -oberseite diffundieren. Warum nun gerade in den Gefäßen die Hormone nicht durch die Wand in die benachbarten Gefäße wandern sollten, da sie doch in die Parenchymzellen eindringen müßten, ist nicht erfindlich.

Wenn dann in den W.schen Saugversuchen die Hormone weggeschwemmt werden sollten, in den Druckversuchen doch nicht und in den von mir gebrachten Versuchen schon gar nicht. Wie die Thyllen in den unverletzten Gefäßen zustande

[1]) Haberlandt, G., Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beiträge z. allg. Botanik. Bd. II. 1. H. Berlin. 1921.

kommen, läßt H. dahingestellt. Die Annahme, daß benachbarte Zellen absterben und Hormone bilden, ist nicht nur durch nichts bewiesen, sondern bei dem hohen Alter, das gerade Holzparenchymzellen erreichen, auch nicht zu erklären. Hier dürften nach H. doch noch andere Reize wirksam sein.

Mir erscheint eine einheitliche Erklärung der Wund- und Normalthyllen aus den hier vorgeführten Ergebnissen plausibler und erwiesener.

Es bliebe also noch die Frage zu erörtern, wie sich die Normalthyllen nach den hier an Wundthyllen gefundenen Tatsachen erklären lassen. Ich halte mich hier neben eigenen Untersuchungen hauptsächlich an die reichen Ergebnisse Strasburgers. Nur die allerletzten Jahresringe setzen sich in die primären und sekundären Gefäßteile der neuen Triebe und in die primären Vasalteile der Wurzeln und Blätter fort; die älteren können nur durch radiale Bahnen im beschränkten Maße anschließen. Die Grenze hierfür liegt je nach der Holzart verschieden tief im Stamm. Demnach geht die Wasserleitung auch nur in den erstgenannten Bahnen, die älteren, wasserenthaltenden dienen nur noch als Wasserspeicher. Wo weite und enge Gefäße abwechseln, geht die Wasserleitung vorwiegend in den engen. So dienen bei Robinia nur die engen Gefäße höchstens bis zum drittletzten Jahr und die weiten nur des letzten Jahres noch der Leitung. Die großen Gefäße des zweiten Jahres und die engen des vierten vorher zeigen schon Thyllen. Die wasserleitenden Gefäße führen je nach der Höhe der Transpiration nur Wasser, die krautigen Pflanzen nach Volkens nur Wasser, in den weiten Gefäßen untertags auch etwas Luft. Holle[1] fand auch in den welkenden Blättern die Gefäße größtenteils mit Wasser erfüllt. Kürzlich konnte Bode[2] in eindeutiger Weise zeigen, daß durch direkte Beobachtung an der intakten Pflanze selbst nach Welken die Wasserfäden wenigstens bei krautigen Pflanzen, die allein untersucht werden

[1]) Holle, H., Untersuchungen über das Welken, Verwelken und Wiederstraffwerden. Flora. 1915. **108**, 73 ff.

[2]) Bode, H. B., Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1923. **62**, 92.

konnten, unter allen Umständen erhalten bleiben. Die Meinung Strasburgers, daß die leitenden Gefäße vielfach Luft, also Jaminsche Ketten führen, beruhe auf einer ungeeigneten Versuchsanstellung. Er zeigte auch aus theoretischen Erwägungen, daß das Auftreten von Luft im Gefäßwasser normal gar nicht möglich ist. Die negative Spannung in den Gefäßen bei Transpiration ist Kohäsionszug, bedingt durch die Blattsaugung, und nicht negative Spannung der Gefäßluft (Höhnel). Bei Verletzung dringt, in Übereinstimmung mit meinen Befunden, die Luft nur bis zur nächsten Querwand und kann bei schwächerer Verletzung wieder absorbiert werden und zwar anscheinend von den Längswänden. Übersteigt der Luftgehalt ein bestimmtes Maß, so hört die Wasserleitung auf; dabei können diese Gefäße trotzdem noch bei Wasserüberschuß von unten oder seitlich durch Hoftüpfel teilweise mit Wasser gefüllt werden (Speicher). Da auch in den Jaminschen Ketten zwischen Luftblasen und imbibierter Membran durch Adhäsion Wasserhäutchen vorhanden sind, die eine weitere Wasserströmung ermöglichen, ist auch in ihnen die Wasserleitung aufrecht, was auf verschiedenem Wege bewiesen werden konnte. Erst wenn die Luft ein gewisses Maß übersteigt, wird die Strömung gehemmt und schließlich aufgehoben; dies bei den weiten Gefäßen viel früher als bei den engen mit ihrem weit besseren, kapillaren Wasserverschluß. In dem Maße, als nun die älteren Gefäße von den aktiven Bahnen abrücken, verlieren sie ihren Wassergehalt und werden lufterfüllt, während die radial versorgten Parenchymzellen noch längst lebend sind und nun bei allen Pflanzen, die Thyllen bilden oder bilden können (Wandstruktur der Gefäße), in diese hineinwachsen. Dabei müssen noch die vollständige Isolierung der Leitungsbahnen gegen das übrige Gewebe und besonders die Interzellularen hervorgehoben und die Bedeutung der Hoftüpfel betont werden, die bei Wassermangel das Ansaugen des Wassers aus den wasserspeichernden in die -leitenden Bahnen, aus den weiten in die engen Gefäße ermöglichen, bei Überschuß die Füllung der vorher entleerten Gefäße und bei teilweiser Lufterfüllung durch ihren mit Wasser imbibierten Torus die Abriegelung der intakten gegen die lufterfüllten Bahnen besorgen.

Anhang.

Schließlich sei nochmals auf die abnorme Gummibildung bei Robinia pseudacacia verwiesen, wenn die Zweige bei künstlichem Abschluß in feuchter Atmosphäre gehalten wurden. Die äußeren Gefäße sind vollständig erfüllt mit Gummi, der manchmal sogar schöne Schichtung zeigt, die innerste Zone zeigt meist nur Thyllen, die mittlere hat das Thyllengewebe mit Gummi ausgegossen. Bei einigen Proben sieht man auch im jüngsten Holz ganze Züge von Parenchymzellen mit gelbbraunem Gummi erfüllt. Daß hier überall Holzgummi vorliegt, zeigt der positive Ausfall der Orcin-Salzsäure- und Phloroglucin-Salzsäureprobe, die herrlich rotviolette bzw. kirschrote Färbung geben. Diese pathologische Gummibildung erscheint um so beachtenswerter, als nahe Verwandte von Robinia (Amorpha) auch normal nur Gummiverschluß zeigen.

Gleichzeitig tritt auch eine Vermehrung der Gerbstoffschläuche ein. Die normalen Zweige zeigen in der Rinde eine unterbrochene Bogenreihe von relativ kleinen Gerbstoffschläuchen, über jedem Gefäßbündel im Mark drei bis sechs größere Schläuche und ganz vereinzelt solche auch im Mark, alle mit braunem Inhalt. Wie aus der Anmerkung der Tabelle zu ersehen ist, findet man bei künstlichem Verschluß in feuchter Luft in der Rinde eine geschlossene Reihe oder zwei bis fünf Reihen von Idioblasten, in der Markkrone diese ebenfalls vermehrt und vergrößert, oft zu ganzen Gruppen beisammen und auch im Mark immer einzelne weite Idioblasten. Daß Gerbstoff vorliegt, zeigt die Schwarzgrünfärbung mit Eisenchlorid; mit Dimethylaminobenzaldehyd erhält man schöne Rotfärbung, die auf Phloroglucotannoide hinweist, so daß man hier von Gerbstoffinklusen sprechen kann.

Zusammenfassung.

Da über die Ätiologie der Thyllen nur wenige und vereinzelte Beobachtungen vorlagen, schien es an der Zeit, dieses Problem zu verfolgen.

Zu diesem Zweck wurde erst die Frage gestellt, ob bei künstlichem Verschluß der Wundfläche thyllen-

bildender Pflanzen die sonst gesetzmäßig auftretenden Wundthyllen auch entstehen oder nicht. Dabei ergab sich folgendes: Wo ein hermetischer Abschluß der Wunde erreicht war, traten keine Thyllen auf. Wenn aber das Medium nicht hermetisch abschließen konnte, waren Thyllen und zwar in der obersten Zone entwickelt. Waren von vornherein Lücken im Verschluß oder nachträglich Sprünge aufgetreten, so zeigten sich genau im darunterliegenden Sektor Thyllen reichlichst ausgebildet und ergänzten so den künstlichen Verschluß.

Auch wenn Zweigstücke von der oberen Wundfläche mit Wasser versorgt bzw. Zweigstücke oder Zweige am Baum unter Wasser oder Öl geschnitten und damit abgeschlossen wurden, unterblieb die Thyllenbildung, während sie bei Zweigen, die an der Luft gelegen und dann abgeschlossen waren, sicher, wenn auch später als normal, auftrat.

Aus all dem ergibt sich, daß weder der Wundreiz als solcher, noch das Eindringen von Luft normaler Spannung, noch die Unterbrechung der Wasserleitung direkt kausal die Thyllenbildung bedingen. Auch die Annahme, daß der höhere Sauerstoffgehalt der Luft für die Bildung von Wundthyllen maßgebend sei, konnte widerlegt werden.

Saugversuche an Stämmen, Zweigen und Wurzeln bestätigten die Winklerschen Befunde, daß Thyllen nicht gebildet werden.

Schließlich bekräftigten Versuche, durch Zweigstücke Wasser einerseits, Luft anderseits unter Druck zu saugen bzw. zu pressen, die aus allen Experimenten gewonnene Überzeugung, daß nur die Tatsache, ob die an die Gefäße grenzenden Parenchymzellen an Luft oder Wasser grenzen, den Ausschlag gebe, ob Thyllen entstehen oder nicht. Dies konnte durch eine geeignete Versuchsanstellung, bei der durch einen Teil der Gefäße Wasser, durch den anderen Luft gesaugt wurde, bewiesen werden.

Da alle Versuche an holzigen Zweigen und Stämmen (Robinia und Vitis), krautigen Organen (Hedera und Böhmeria)

und Luftwurzeln von Monstera deliciosa gleichsinnig ausfielen, liegt kein Grund vor, die Thyllen nach den Organen als verschiedene Gebilde zu bezeichnen. Ebenso konnte aus Beobachtungen und Überlegungen eine einheitliche Auffassung über Wund- und Normalthyllen gewonnen werden.

Gleichzeitig wurden neue Befunde über Gummibildung bei Robinia gebracht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Klein Gustav

Artikel/Article: Zur Ätiologie der Thyllen. 417-439