BEITRAEGE ZUR KENNTNISS

DER

KORKBILDUNG.

VON

Dr. J. E. WEISS,
Docent der Botanik an der Universität München.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0099-0

Universitätsbibliothek
Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0100-6

Einleitung.

Schon im Herbste 1876 machte ich unter der Leitung des Herrn Professors von Nägeli umfassende Untersuchungen über die Entwicklung des Korkes, vorzugsweise um die verschiedenen Modificationen der Korkbildung, wie sie Sanio[1]) in seiner trefflichen Abhandlung „über den Bau und die Entwicklung des Korkes" geschildert hatte, einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Damals bereits war mir eine eigenartige Modification der Korkbildung bei Melaleuca, Callistemon, Myrtus, Fuchsia, sowie auch bei verschiedenen Rubus-Arten aufgefallen, wobei nämlich vom Korkcambium nach aussen (gegen die Peripherie des Stammes zu) abwechselnd Korkzellen und Zellen mit nicht verkorkten Membranen gebildet werden. Doch gestattete es mir damals die vorgeschrittene Jahreszeit nicht mehr, die Reihenfolge der Zelltheilungen im Phellogen näher zu bestimmen und die damit im Zusammenhange stehenden Verhältnisse näher ins Auge zu fassen.

Erst im Sommer 1885 wurden die früher abgebrochenen Untersuchungen wieder aufgenommen und bis zu einem gewissen Abschlusse gebracht. Die Resultate derselben mögen nunmehr der Oeffentlichkeit übergeben werden.

Wie Fr. von Höhnel in seiner beachtenswerthen Arbeit „über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt" [2]) richtig bemerkt, finden sich in der Literatur nur spärliche Andeutungen über das Vorkommen von **nicht verkorkten** Zellen resp.

[1]) Sanio, Carl: Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. II. Bd. 1860, p. 39—108.

[2]) Sitzungsberichte der mathemat.-naturw. Classe der Academie der Wissenschaften zu Wien. LXXVI. Bd., I. Abth. p. 602.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0101-1

Zellenschichten im Korke, was meiner Ansicht nach nicht so sehr in dem Mangel an sicheren Reagentien zur Unterscheidung von Kork- und Holzstoff als vielmehr darin seinen Grund hat, dass sich bisher nur wenige Pflanzenanatomen eingehender mit der Entwicklungsgeschichte des Korkes befasst haben.

Sanio [1]) gibt für Melaleuca an, dass zwischen den grossen Korkzellen Reihen tafelförmiger Zellen liegen, die überhaupt nicht verkorkt werden. Ein weiterer Fall ist Sanio während seiner Untersuchung nicht bekannt geworden, da er die Korkbildung bei Rubus nicht näher untersuchte.

Die wichtigsten Angaben über die unten näher zu erörternde eigenthümliche Art der Korkbildung macht von Höhnel; [2]) doch bespricht auch er nur die physiologischen Eigenthümlichkeiten und Funktionen der von ihm „passive Trennungs-Phelloide" bezeichneten Korkform. Die Pflanzen, welche v. Höhnel eingehender behandelt, sind: Rubus odoratus, Fuchsia globosa, Heterocentrum roseum, Lasiandra floribunda, Callistemon sp., Melaleuca styphelioides und Myrtus communis.

Ehe ich zur Darlegung der Resultate meiner Untersuchungen übergehe, möge die im Nachfolgenden angewandte Terminologie kurz angedeutet sein.

Das vom Korkcambium „Phellogen" erzeugte, nach aussen, d. h. gegen die Peripherie des betreffenden Pflanzenorganes zu abgeschiedene Gewebe bezeichnet v. Höhnel als „Phellem"; das bei manchen Pflanzen vom Phellogen aus nach innen, d. h. gegen die Axe des betreffenden Organes hin abgeschnittene, nie verkorkende Gewebe nannte schon Sanio „Phelloderma (Korkrindengewebe)".

Das Phellem selbst kann

a) ausschliesslich aus Korkzellen, d. h. aus lauter Zellen bestehen, die in ihren Wandungen verkorken und dann stets in rein centripetaler Reihenfolge gebildet werden, so dass die äusserste dieser Korkzellen stets die zuerst entstandene und mithin die älteste, die dem Phellogen hingegen zunächst liegende stets die jüngste ist, oder

b) es wechseln im Phellem Zellen mit verkorkten und nicht verkorkten Wandungen ab. Diese zwischen wirklichen Korkzellen liegenden unverkorkten Zellen (oder Zellenkomplexe), welche je nach Umständen Cellulosewände oder auch mehr oder

---

[1]) Sanio loc. c. p. 100.

[2]) v. Höhnel l. c. p. 605 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0102-7

weniger verholzte Membranen besitzen können, belegte v. Höhnel mit der Bezeichnung „Phelloid“. Es soll durch diesen Namen angedeutet werden, dass es ein dem Kork bezüglich der Lagerung und Form seiner Zellen etc. ähnliches Gewebe ist, aber doch kein ächter Kork, sondern nur ein falscher oder Scheinkork, der leicht mit dem eigentlichen Korke zu verwechseln ist und bisher in der That bei Boswellia, Pinus, Evonymus, Ulmus etc. verwechselt wurde.[1])

Das bei den eben genannten Pflanzen vorkommende Phelloid kommt für meine weitere Darstellung nicht in Betracht; es ist in seiner Entstehung und Ausbildung vom Phelloid der von mir näher untersuchten Pflanzen wesentlich verschieden; v. Höhnel bezeichnete das Phelloid dieser Pflanzen als actives Trennungs-Phelloid.

Ich gebrauche künftighin den Ausdruck „Korkzelle“ für die wirklich verkorkten Zellen des Phellems, hingegen den Ausdruck „Phelloidzelle“ für die nicht verkorkten, aber vom Phellogen nach aussen abgeschiedenen Zellen des Phellems.

---

[1]) v. Höhnel l. c. p. 600.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0103-3

I. Entwicklung des phelloidführenden Phellems.

a. Lythrariaceae.

Die Pflanze, welche ich aus dieser Familie einer eingehenden Untersuchung unterzog, ist Lythrum Salicaria. Diese Species (und ohne Zweifel auch alle anderen Arten dieser Gattung) bildet an den oberirdischen, im Herbste nach der Fructification absterbenden und mithin einjährigen Trieben bis zu einer bestimmten Höhe hinauf Kork. Ueberhaupt scheint die Bildung von Kork bei einjährigen Pflanzen oder an den oberirdischen und mithin einjährigen Axen krautartiger, dicotyler Gewächse, die nur mit einem unterirdischen Axenorgane perenniren, nicht gerade besonders selten zu sein; ein grosser Theil der alsbald näher zu besprechenden Pflanzen gehört zu ihnen.

Jene Partie des Stengels von Lythrum Salicaria nun, welche bereits mit Kork versehen ist, zeichnet sich durch ein bräunliches oder wenigstens ins Gelbliche gehendes Colorit aus; die untersten Regionen des Stengels zeigen überdies während der Fruchtreife bereits eine Abschülferung der vertrockneten primären Rinde.[1])

Ein Grund dafür, dass selbst in den nur einen einzigen Sommer währenden oberirdischen Stengeln mancher Pflanzen Korkbildung auftritt, dürfte wohl in dem Umstande zu suchen sein, dass die Epidermis sammt der primären Rinde älterer Internodien mit der durch ergiebige Xylem- und Phloëmbildung bedingten Dickenzunahme nicht mehr gleichen Schritt zu halten vermag und dass demzufolge Risse in der primären Rinde und Epidermis entstehen, deren schädlichen Einfluss die sich bildende Korkschichte aufzuheben berufen ist.

---

[1]) Anmerkung. Ich möchte hier die Bemerkung einfliessen lassen, dass es eine besondere Eigenthümlichkeit aller jener Pflanzen ist, bei denen die Korkbildung tief in der primären oder gar in der sekundären Rinde auftritt, dass die Rinde nicht gleichmässig und allmählich grau oder bräunlich wird, wie bei den Pflanzen mit oberflächlichem Periderm, sondern dass oft mitten im Internodium die Rinde noch grün, und dann plötzlich braun wird. An diesem Umstande kann man mit ziemlicher Sicherheit auf ein tief liegendes Periderm rechnen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0104-9

Bei Lythrum Salicaria wird fast regelmässig die erste innerhalb des dickwandigen Bastes gelegene Zellenreihe des Phloëmparenchyms zum Phellogen.

Der aus 1—2 Zellenreihen bestehende, oft durch Phloëm-Parenchymzellen unterbrochene Ring dickwandigen Bastes (Sklerenchymring) dieser Pflanze gehört unbedingt zum Gefässbündelsystem, das heisst, er entsteht aus der äussersten Schicht des Procambiums, aus dem auch das ganze primordiale Gefässbündelsystem hervorgeht. Die primäre Rinde schliesst nämlich bei Lythrum Salicaria, sowie auch bei den untersuchten Cuphea-Arten und ohne Zweifel bei noch anderen Arten dieser Gattungen nach innen mit einer wohlausgeprägten Schutzscheide im Sinne Caspary's ab. Diese Art von Schutzscheide bildet wenigstens bei den Phanerogamen stets die Grenzschichte der primären Rinde nach innen. Hingegen scheint es mir bei manchen Pflanzen, wie z. B. bei Berberis mehr als fraglich, ob der Sklerenchymring dem Gefässbündelsystem beizurechnen ist.

In der zum Korkcambium bestimmten Zelle erfolgen die Theilungen durch tangentiale Längswände stets in streng centripetaler Reihenfolge. Durch die erste dieser Tangentialwände wird die Phellogenzelle in zwei Tochterzellen getheilt, deren äussere zu einer Dauerzelle wird, während die innere, der Axe des Stengels zugekehrte Zelle nunmehr zum Phellogen wird; desgleichen wird durch die 2., 3., 4. etc. Tangentialwand jedesmal eine Dauerzelle nach aussen gebildet und die ferneren Theilungen erfolgen jedesmal in der innersten Zelle der ganzen Radialreihe.

Diese Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände im Phellogen gibt ein treffliches Beispiel für Sanio's centripetalen Korkbildungs-Typus.

In den vom Phellogen nach aussen abgeschnittenen Phellemzellen macht sich aber bald nach ihrer Entstehung ein tiefeingreifender Unterschied bemerkbar. Die tafelförmigen Phellemzellen besitzen zwar annähernd die gleiche Grösse und Gestalt, jedoch tritt eine Verkorkung der Membran nicht in allen Phellemzellen ein; nur gewisse Tangentialreihen, d. h. tangential neben einander liegende Zellen verkorken, während die diesen eigentlichen Korkzellen nach aussen oder innen anliegenden Zellen ganz unverkorkt bleiben und reine Cellulosewände besitzen. Dem Gesagten zufolge wechseln also in den Radialreihen stets Zellen mit verkorkten Wänden mit solchen, deren Wände nicht verkorkt sind, ab, während auf dem Querschnitte gesehen in den Tangentialreihen stets gleichartige Zellen an einander stossen. Diese nicht verkorkten, im Phellem liegenden Zellen bezeichne ich, wie schon oben bemerkt, in Uebereinstimmung mit von Höhnel als „Phelloidzellen", die verkorkten aber als Korkzellen schlechtweg; es besteht mithin bei Lythrum Salicaria das Phellem aus zwei differenten Gewebeelementen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0105-5

Normal ist bei dieser Pflanze die äusserste Zelllage Phelloid, die zweite Kork, die dritte wieder Phelloid, die vierte Kork; die vorletzte ist stets, wenn nicht eben Theilungen stattfinden, eine Korkzelle, die innerste aber stets „Phellogen". Allzu gross ist die Zahl der so abwechselnden Phelloid- und Korkschichten im oberirdischen, im Herbste absterbenden Stengel selbstredend nicht; in einem der tiefsten Internodien beobachtete ich 10 Tangentialwände, so dass also abgesehen von der innersten Phellogenschicht 5 Phelloidlamellen mit 5 Korklamellen abwechseln.

Da, wo die Radialwand einer Phelloidzelle nach innen an die Radial- und Tangentialwände von zwei benachbarten Korkzellen ansetzt, bildet sich jedesmal ein Intercellularraum; hingegen beobachtete ich derartige Intercellarräume nie an den nach aussen gelegenen Wänden der Phelloidzellen.

Von dieser soeben angegebenen Norm im Wechsel der einzelligen Phelloid- und Korklamellen kommen aber verschiedenartige Ausnahmen vor, die jedoch das Gesammtbild nicht wesentlich alteriren.

Während normal die äusserste Zelle einer Radialreihe eine Phelloidzelle sein sollte, kommt vereinzelt auch der Fall vor, dass bereits durch die erste Tangentialwand nach aussen eine Korkzelle abgeschnitten wird; ferner beobachtete man, wenn auch nicht allzu häufig, den Fall, dass in einer Radialreihe zwei Korkzellen unmittelbar hinter einander liegen; dabei besitzen diese in radialer Reihe hintereinander liegenden Korkzellen meist nicht die Grösse der radialen Streckung, wie ihre in tangentialer Richtung nach rechts oder links gelegenen, natürlich auch verkorkten Nachbarzellen. Ein Grund für derartige Abweichungen von der typischen Norm dürfte in der mehr oder minder hervortretenden Unregelmässigkeit in Grösse und Lage der Phloëmparenchymzellen, woraus sich das Periderm gebildet hat, zu suchen sein.

Eine etwas mehr in die Augen fallende Unregelmässigkeit oder auch, wenn man will, sogar Gesetzmässigkeit, besteht darin, dass hie und da gleich zwei, in selteneren Fällen sogar drei Phelloidzellen in radialer Richtung unmittelbar auf einander folgen, bis wieder eine Korkzelle kommt. Diese Erscheinung tritt am auffallendsten dann hervor, wenn der Stengel eine verhältnissmässig massigere Entwicklung aller Gewebesysteme auf dem Querschnitte zeigt; man beobachtet diese Abweichung am häufigsten in sehr kräftigen Trieben, gar nicht bei schmächtigen, schwächlichen Stengeln von Lythrum Salicaria.

Da diese scheinbare Unregelmässigkeit mich noch öfters beschäftigen wird, so sehe ich einstweilen von der Darlegung meiner Ansichten hierüber ab.

Wenn nun zwei Phelloidzellen radial hintereinander liegen, so befindet sich ein Intercellularraum da, wo die Radialwände der beiden Phelloidzellen auf einander treffen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0106-1

In den jeweiligen Phellogenzellen treten bei Lythrum Salicaria nicht gerade selten Radialwände auf, wodurch die Zahl der Tangentialreihen vermehrt wird. Die Bildung solcher Radialwände kann erfolgen schon vor dem Auftreten der ersten Tangentialwand, oder nach der ersten, zweiten etc. Tangentialwand, so dass diese Radialwände mit dem einen Ende stets an die Innenwand der Phellogenzelle anstossend, sei es an die Aussenwand einer Phelloid-, sei es auch einer Korkzelle, ansetzen. Die rein centripetale Reihenfolge der Tangentialwände gestattet dieses Verhalten; auch die Radialwände verkorken oder bleiben unverkorkt, je nach der Zelle, zu der sie gehören.

Ursprünglich, d. h. gleich nach dem Entstehen sehen sich die Kork- und Phelloidzellen ganz ähnlich. Die alsbald jedoch zu beobachtende Differenzirung, die sich bei Lythrum Salicaria weniger in den Grössenverhältnissen kundgibt, beruht anfänglich auf dem durch die Verkorkung der Wandung bedingten optischen Verhalten der Membranen der eigentlichen Korkzellen. Die eben verkorkten Membranen erscheinen nämlich dem Beobachter dunkel contourirt und zwar in Folge einer bei der Verkorkung stets eintretenden äusserst zarten Wellung der verkorkten Membran, welcher zarten Wellung bekanntlich auch der Caspary'sche dunkle Punkt der Schutzscheide sein dunkles Aussehen verleiht.

Die merkwürdigste Erscheinung jedoch, welche ich übrigens nicht nur bei Lythrum Salicaria, sondern auch bei noch anderen im Verlaufe dieser Abhandlung näher zu betrachtenden Pflanzen beobachtete, besteht darin, dass nicht alle Wände einer Korkzelle gleichzeitig verkorken, sondern dass zuerst nur eine ganz geringe partielle Verkorkung der 4 Radialwände der jungen Korkzelle eintritt, die absolut identisch ist mit dem dunklen Punkte der Caspary'schen Schutzscheide. Die beiden Tangentialwände der parallelopipedischen Korkzellen zeigen diesen dunklen Punkt nicht.

Sanio [1]) hat für Melaleuca styphelioides angegeben, dass die Korkzellen dieser Pflanze ganz eigenartig gebaut seien; die Aussen- und Innenwände sind dünn, die Seitenwandungen aber besitzen in der Mitte eine gürtelförmig um die ganze Zelle herumlaufende Verdickung, deren Querschnitt spindelförmig ist; in der Mitte sind daher die Seitenwandungen am dicksten. Später widerruft Sanio [2]) diese seine Erklärung und gibt an, dass diese ringförmigen Bänder durch eine lokale, zarte, äusserst zierliche Faltung (der zwei benachbarten Korkzellen gemeinsamen Membran) hervorgebracht sei; v. Höhnel [3]) beobachtete diese gürtelförmige Verdickung der gemeinsamen

[1]) Sanio, l. c. p. 102. [2]) Sanio, Bot. Zeitung, 1865, p. 176.
[3]) v. Höhnel, l. c. p. 611 und Anmerkung p. 612.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0107-7

Radialwände auch bei Callistemon sp. und erklärt sie als wirkliche Verdickung, wie es auch Sanio anfänglich that. „Mit dem dunklen Punkt Caspary's," sagt v. Höhnel, „hat diese Bildung nichts zu thun, und er habe gefunden, dass wir es hier mit einer lokalen Verdickung der Suberinlamelle (und nur dieser) zu thun haben."

Ich werde im Verlaufe meiner Abhandlung bei Besprechung der Korkbildung bei Melaleuca und Callistemon auf diese Verhältnisse nochmals ausführlich zu sprechen kommen, muss aber gleich hier bemerken, dass beide Forscher theilweise Recht haben. Anfänglich besitzen die Radialwände bei Callistemon und Melaleuca eine dunkle, verkorkte und wellig gefaltete Linie (der dunkle Punkt Caspary's, der nebenbei bemerkt auch eine kurze Linie darstellen kann), später tritt bei diesen beiden Gattungen noch eine Verdickung dieser anfänglich verkorkten und wellig gefalteten Partie der Radialwandungen ein.

Die oben von mir besprochenen, mit dem dunklen Punkte versehenen jungen Korkzellen (die aber bereits ihre volle Grösse wenigstens nahezu, wenn nicht ganz erreicht haben), gleichen in diesem Stadium in jeder Beziehung den Schutzscheidenzellen im Sinne Caspary's. Doch dauert dieser Zustand der jungen Korkzellen nicht lange; denn alsbald verkorken alle Wandungen der ganzen Zellen und nun erscheint die Zelle in ihren Wandungen gleichmässig dunkel und die wellige Faltung ist nunmehr sowohl an den Radial- als auch an den Tangentialwänden deutlich wahrnehmbar. So oft ich seitdem eben verkorkte Membranen auch an anderen Pflanzen untersuchte, fand ich jedesmal eine deutliche Wellung der verkorkten Wandungen, so dass diese äusserst zarte, wellige Faltung, die in einer durch die Verkorkung bedingten Verlängerung ihren Grund hat, als allgemeines Charakteristicum der verkorkten Membran zu gelten hat.

Bei Lythrum Salicaria folgen je zwei Theilungen im Phellogen ziemlich rasch hinter einander, dann tritt wieder für einige Zeit eine Pause ein. Auch in den tangential neben einander liegenden Phellogenzellen erfolgen die Theilungen annähernd gleichzeitig; gleichwohl lässt sich in den jungen Korkzellen der Caspary'sche Punkt doch auf kürzere Strecken (in tangentialer Richtung) in den jungen Korklamellen wahrnehmen.

Bezüglich der bereits angedeuteten innigen Beziehung zwischen den Schutzscheidenzellen (im Sinne Caspary's) und den Korkzellen werde ich in einem eigenen Abschnitte meine Ansichten und Beobachtungen ausführlich darlegen, wie ich auch bezüglich der Beschaffenheit und physiologischen Funktionen der Phelloidzellen noch eingehendere Angaben machen werde.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0108-3

Ausser dem eben behandelten Lythrum Salicaria untersuchte ich aus der Familie der Lythrariaceen noch **Cuphea viscosissima** und **cinnabarina.**

Bei letzterer Pflanze bildet der dickwandige Bast einen 1—3 Zelllagen starken, selten durch Phloëmparenchym unterbrochenen Ring innerhalb der Schutzscheide. Die erste innerhalb des dickwandigen Bastringes oder da, wo eine Unterbrechung desselben ist, direkt innerhalb der Schutzscheide gelegene Zellreihe wird zur Korkmutterzelle (Phellogen). Die im Phellogen auftretenden Tangentialwände entstehen gleichfalls in rein centripetaler Reihenfolge; durch die erste derselben wird nach aussen eine Phelloidzelle, durch die zweite eine Korkzelle, durch die dritte abermals eine Phelloidzelle abgeschnitten, während die jeweilen zu innerst liegende Tochterzelle die fernere Theilung übernimmt. Doch kommt es bei diesen einjährigen Pflanzen über die Bildung einer oder höchstens zweier Korklamellen nicht hinaus. In den jugendlichen Korkzellen ist genannter dunkler Punkt auf den Radialwänden auch hier deutlich zu sehen.

Bei **Cuphea viscosissima** beginnt die Korkbildung fast regelmässig innerhalb der Schutzscheide, da dickwandige Bastfasern nur ganz vereinzelt vorkommen. Die Reihenfolge der im Phellogen auftretenden Tangentialwände ist wieder eine rein centripetale; doch ist hier das Verhältniss insoferne etwas anders wie bei Lythrum Salicaria und Cuphea cinnabarina, als 2—3, selbst 4 Phelloidzellen gebildet werden können, ehe eine Korkzelle abgeschnitten wird, in welcher dann gleichfalls vor der vollständigen Verkorkung der Caspary'sche dunkle Punkt deutlich wahrnehmbar ist.

Ob bei den bisher betrachteten Pflanzen vom Phellogen aus nach innen (gegen das Phloëm zu) auch Phellodermzellen gebildet werden, habe ich mit Sicherheit nie wahrnehmen können; ich sah zwar, wenn auch äusserst selten, innerhalb des Phellogenes eine Zelle, die aber, obwohl in einer radialen Reihe mit dem Phellogen liegend, nach meiner Ueberzeugung dem Phloëm angehört, da in dieser Region des Stammes (im Phloëmparenchym) bekanntlich gar oft selbst in den äussersten Partien radial hinter einander liegende Zellen vorkommen. Es ist möglich, dass die Untersuchung des unterirdischen perennirenden Axenorganes von Lythrum Salicaria Aufschluss darüber zu bieten vermag.

b. Onagrariaceen.

Die aus dieser Familie untersuchten Species sind: Oenothera biennis, Epilobium hirsutum, Dodonaei, roseum, Gaura Drumondii und Fuchsiaarten.

Fuchsia. Was zunächst die Korkbildung in der Gattung Fuchsia (die verschiedenen Species mit verholztem Stamme, denn nur solche untersuchte ich, verhalten sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0109-1

gleich) betrifft, so wird auch hier wie bei Lythrum durch die erste der in centripetaler Reihenfolge auftretenden Tangentialwände nach aussen eine Phelloidzelle, durch die zweite eine Korkzelle, durch die dritte abermals eine Phelloidzelle und durch die 4. wieder eine Korkzelle u. s. w. abgeschnitten. Die Korkzellen sind in radialer Richtung gestreckt und etwa nochmals so gross als die Phelloidzellen; die Membranen der Korkzellen bleiben ziemlich zart, während jene der Phelloidzellen sich etwas verdicken, jedoch ohne zu verholzen. Ausnahmsweise tritt auch der Fall ein, dass gleich durch die erste der im Phellogen entstandene Tangentialwand nach aussen eine Korkzelle gebildet wird und nicht erst eine Phellemzelle.

Wie bei den betrachteten Lythrariaceen verkorken auch hier zuerst die Radialwände; es tritt jedoch nicht der dunkle Punkt auf, sondern eine dunkle Linie, da hier die Radialwände gleich auf eine grössere Strecke oder ganz verkorken, ein Vorkommniss, das auch an den Schutzscheiden mancher Pflanzen zu beobachten ist.

Die Festsetzung der Reihenfolge, in welcher die einzelnen Radialwände auftreten, bietet bei dieser Pflanze wenigstens keine allzu grosse Schwierigkeit dar, obwohl auch hier, wie überhaupt bei fast allen der in dieser Abhandlung zu besprechenden Fälle meist zwei Tangentialwände sehr rasch nach einander sich bilden, so dass Sanio [1]) bei Melaleuca zur Ansicht hinneigen konnte, als seien beide Tangentialwände gleichzeitig entstanden. Sanio machte seine Untersuchungen im Spätherbste oder im Winter, zu welcher Zeit die Thätigkeit des Phellogencambinus überhaupt eingestellt ist, so dass er nur solche Stadien, die in der Entwicklung stehen geblieben waren, untersuchen konnte. Verfolgt man aber die Entstehung der Korkzellen zur Zeit der regsten Korkbildung, also im Sommer oder Herbste, so beobachtet man, dass die äussere Wand stets eher vorhanden ist, als die innere. Obwohl nämlich die Theilungen im ringförmigen Phellogen ziemlich gleichzeitig auf der ganzen Linie vor sich gehen, so gibt es streckenweise doch kleine Differenzen in der Zeit des Sichtbarwerdens der Tangentialwände, und dann beobachtet man, dass die äussere Wand überall bereits gebildet ist, während die innere streckenweise auch bereits vorhanden ist, streckenweise aber noch fehlt und demnach erst gebildet werden muss. Zur Zeit der Ruheperiode schliesst die ganze Radialreihe nach innen mit einer Korkzelle als vorletzter und mit einer Mutterzelle für weitere Bildungen innerhalb dieser Korkzelle ab; nie sah ich zu dieser Zeit eine Phelloidzelle an das Phellogen grenzend.

Allenfalls im Phellogen auftretende Radialwände setzen stets an die Innenwand einer Korkzelle an; nie beobachtete ich, dass eine Radialwand an die äussere Wand

[1]) Sanio: Bau und Entwicklung des Korkes etc. p. 100.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0110-1

einer Korkzelle ansetzt. Nur dann setzt eine Radialwand an die Aussenwand einer Phelloidzelle an, wenn sie vor der allerersten Tangentialwand auftritt. Ich hätte mich präciser auch so ausdrücken können, dass Radialwände nur an die Aussenwand einer Phelloidzelle, nie aber an die Aussenwand einer Korkzelle ansetzt. Sind nämlich rasch nach einander, wie eben angegeben, zwei Tangentialwände entstanden, so tritt für einige Zeit eine Pause in der Bildung neuer Tangentialwände ein, während welcher sich die Phellogenzelle in radialer Richtung streckt, die Korkzellen selbst verkorken und während welcher Pause auch Radialwandungen auftreten können.

Dass vom Phellogen auch nach innen zu, also gegen das Phloëm zu, eine Zelle als Phelloderm abgeschnitten wird, lässt sich bei Fuchsia nur äusserst selten beobachten und auch nur da, wo bedeutende Gewebewucherungen statthaben. Wann die Bildung dieser Phellodermzellen erfolgt, konnte ich nicht mit Sicherheit bestimmen, es ist dies übrigens auch nach meinen späteren Ausführungen ohne besonderen Belang.

Im Uebrigen ist zu bemerken, dass die Phelloidzellen an ihrer Innenseite Intercellularräume besitzen, nie an ihrer äusseren Wand. Nach der Verkorkung beobachtete ich das Auftreten von Radialwänden in den Korkzellen nicht mehr bei dieser Pflanze.

Für das Auftreten von Radialwänden im Phellogen lässt sich im allgemeinen folgende Regel aufstellen: Wenn der Tangentialdurchmesser einer Phellogenzelle eine gewisse Grösse erreicht hat, so kann eine Radialwand auftreten. Die Grösse des Tangentialdurchmessers ist aber bei den verschiedenen Pflanzenspecies eine verschiedene und steht im Verhältniss zur Grösse des Durchmessers der Zellen benachbarter Gewebe, d. h. sind die Zellen benachbarter Gewebe englumig, so tritt im Phellogen bereits eine Radialwand auf, wenn der Tangentialdurchmesser der jeweiligen Korkmutterzelle eine gewisse Grösse desjenigen der Nachbarzellen überschritten hat; ist aber der Tangentialdurchmesser der Peridermzellen und seiner Nachbargewebe gross, dann treten in den Phellogenzellen erst Radialwände auf, wenn ihr Tangentialdurchmesser eine bestimmte Grösse erreicht hat. Hieran ist die Bemerkung zu knüpfen, dass die Zellen des Korkgewebes aus natürlichen Gründen oft weiter sind, als jene der Nachbarzellen. Aus dem Gesagten resultirt ferner, dass die Korkzellen keinen gleichen, sondern einen verschieden grossen Tangentialdurchmesser besitzen; ganz anders hingegen verhält es sich bezüglich des Radialdurchmessers, der, einzelne Unregelmässigkeiten ausgenommen, für die einzelnen Pflanzen eine konstante Grösse zu besitzen scheint, so dass die Grösse des Radialdurchmessers der Korkzellen bis zu einem gewissen Grade ein gutes, für die Systematik verwerthbares Merkmal bildet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0111-7

Die tangentiale Streckung des Korkgewebes ist abhängig von dem Dickenwachsthum der einzelnen Pflanzenarten, ferner von der Lage des Korkgewebes. Wir werden also in dem Falle, als der Kork in der secundären Rinde entsteht, ferner bei allen Pflanzen mit langsamem Dickenwachsthum eine allzu bedeutende Tangential-Streckung der Kork- resp. der Phellogenzellen weniger häufig und mithin auch das Auftreten von Radialwänden seltener beobachten.

Oenothera biennis. Korkmutterzelle wird bei dieser Pflanze gleichfalls die erste innerhalb des dickwandigen Bastes gelegene Zellreihe. Der dickwandige Bast bildet hier einen nicht selten von Paremhym unterbrochenen, nicht allzu mächtigen Ring und liegt innerhalb der Schutzscheide im Sinne Caspary's. Die Tangentialwände treten auch bei dieser Pflanze in genau centripetaler Reihenfolge im Phellogen auf und auch hier wird durch die erste Tangentialwand nach aussen eine Phelloidzelle, höchst selten gleich eine Korkzelle abgeschnitten. Im normalen Falle folgt darauf eine Kork-, dann abermals eine Phelloidzelle u. s. w.; die innerste Zelle einer Radialreihe ist stets Phellogen. Selbst nach 11 in einer Radialreihe gebildeten Phellemzellen, nach 5 Korklamellen also, ist eine Phellodermzelle noch nicht zu beobachten. Radialwände entstehen im Phellogen jedesmal, wo sie auftreten, nur nach Bildung einer Korkzelle, nie nach derjenigen einer Phelloidzelle. Auch hier entstehen jedesmal rasch nach einander zwei Tangentialwände; desgleichen lässt sich der bekannte dunkle Punkt an den bereits gestreckten, aber noch nicht verkorkten Radialwänden der Korkzellen wahrnehmen. Was die Phelloidzellen anbelangt, so ist zu bemerken, dass die Chlorolphyll führen, wie die übrigen Phloëmparenchymzellen oder die bei anderen Pflanzen vorkommenden Phellodermzellen; die Korkzellen, durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet, haben kein Chlorophyll. Auch bei dieser Pflanze finden sich Ausnahmen in der schon oben für die Lythrariaceen und für Fuchsia angedeuteten Weise.

Epilobium. Die drei untersuchten Epilobiumarten, E. hirsutum, roseum und Dodonaei zeigen genau dieselben Verhältnisse in der Entwicklung des Korkes, die wir bei Oenothera gefunden haben; das Auftreten der Tangentialwände erfolgt in streng centripetaler Reihenfolge; die jugendlichen Korkzellen zeigen den dunklen Punkt (resp. Streifung an den Horizontalwänden); die Korkbildung erfolgt innerhalb des nur 1—2 Zelllagen starken dickwandigen Bastes, wo dieser fehlt, wie bei Epilobium roseum, da wird die erste, meist aber die zweite innerhalb der Schutzscheide gelegene Zellreihe des Phloëmparenchyms zur Korkmutterzelle; Auftreten von Phelloderm konnte ich auch hier nicht wahrnehmen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0112-3

Wenn in Folge von Verletzungen Korkbildung an ungewöhnlicher Stelle auftritt, so zeigt derselbe genau dieselben Eigenthümlichkeiten, wie ich dies gelegentlich an einem Rhizome von Epilobium hirsutum an der Grenze von Xylem und Mark beobachtet habe; ebenso erfolgt auch die Korkbildung an unterirdischen Organen nach den für den oberirdischen Stamm angegebenen Gesetzen.

Gaura Drumondii. Diese Pflanze verhält sich genau wie die Gattung Fuchsia, Oenothera und Epilobium.

c. Pflanzen aus verschiedenen Familien.

Centradenia grandiflora. Die Gattung Centradenia bietet, was den anatomischen Bau anbelangt, in vielfacher Beziehung eigenartige Anomalien; ich erinnere an das intraxyläre Phloëm, an die zerstreut im Marke liegenden, zusammengesetzten, aber nicht concentrischen Gefässbündel und an die concentrischen Fibrovasalstränge in den 4 Kanten der primären Rinde mit centralem Xylem. Bei Centradenia grandiflora nun kommen in den stark geflügelten Stengelkanten oft 3, selbst 4 solcher concentrischer Fibrovasalstränge vor, die sich freilich nach unten mit der Abnahme der Flügelbreite allmählich vereinigen.

Die Korkbildung erfolgt innerhalb der die primäre Rinde abgrenzenden Schutzscheide, respective innerhalb der in einer tangentialen Reihe liegenden, mehr vereinzelten dickwandigen Bastfasern; gewöhnlich liegt zwischen der Schutzscheide und dem Phellogen eine derartige Sklerenchymfaser oder eine Phloëmparenchymzelle. Die Reihenfolge der im Phellogen auftretenden Tangentialwände ist eine streng centripetale es werden zunächst 1 oder 2, selbst unter Umständen 3—4 Zellen nach aussen abgeschnitten, die alle verkorken, dann folgen 1 oder selbst zwei Phelloidzellen mit den charakteristischen Intercellularräumen; es folgen dann wieder meist zwei, seltener weniger oder mehr Korkzellen, bis abermals Phelloid gebildet wird. Die Phelloidzellen werden später zusammengedrückt. Später wird vom Phellogen aus nach innen auch eine Phellodermzelle abgeschnitten; nie jedoch beobachtet man solche schon nach der Bildung der ersten Korklamelle.

Aehnliche Vorkommnisse beobachtet man auch bei Centradenia rosea und atropurpurea.

Durch den in der secundären Rinde auftretenden Kork wird hier, wie überall, die primäre Rinde ausserhalb des Korkgewebes zum Absterben gebracht und damit hört; natürlich auch die Funktionsfähigkeit der rindenständigen Fibrovasalstränge auf; die Korkbildung tritt bei dieser Pflanze aber etwas tiefer auf, also erst da, wo die Blätter bereits abgeworfen sind oder wenigstens unmittelbar abgeworfen werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0113-9

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass man rücksichtlich der Dauer der rindenständigen Fibrovasalstränge zweierlei Arten unterscheiden kann, nämlich bleibende und hinfällige.

Bleibende Rindenbündel finden sich bei allen jenen Pflanzen, bei welchen die Korkbildung stets ausserhalb dieser Rindenstränge verbleibt, so bei Calycanthus, bei den Sapindaceen, bei Rhipsalisarten; hingegen sind die hinfälligen Rindenbündel jenen Pflanzen eigen, bei denen die Korkbildung innerhalb dieser rindenständigen Fibrovasalstränge auftritt, wie wir dies für Centradenia und nach Sanio auch für Casuarina wissen. Eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse dürfte eine für die Systematik verwerthbare Gruppirung ergeben.

Durch die Korkbildung wird bei Pflanzen mit 4 oder mehrkantigem Stengel, besonders wenn sie in tieferen Schichten der primären oder gar in der secundären Rinde auftritt, der Stengel vollkommen abgerundet, da eben das besonders in den Kanten mächtig entwickelte Rindengewebe abgeworfen wird, wie bei Centradenia, bei Myrtus, Jambosa, Callistemon, Hypericum etc.

Myrtus communis. Die Korkbildung nimmt in der ersten Zellreihe innerhalb des 1—2 Zelllagen mächtigen und zur secundären Rinde gehörigen dickwandigen Bastes ihren Anfang. Die im Phellogen auftretenden Tangentialwände entstehen in rein centripetaler Reihenfolge; Phelloderm wird vorerst nicht gebildet. Durch die erste Tangentialwand wird nach aussen vielfach eine Phelloidzelle, oft auch sofort eine Korkzelle abgeschnitten. Die Korkzellen selbst sind radial ziemlich getreckt. Im weiteren Verlaufe entstehen wechselweise Phelloid- und Korkzellen, doch ist die Regelmässigkeit bei dieser Pflanze weniger ausgesprochen als bei den Lythrariaceen und Onagrariaceen; sehr häufig liegen nämlich gleich zwei Korkzellen radial hinter einander, bis wieder eine Phelloidzelle kommt.

Quisqualis pubescens. Die Korkbildung erfolgt in der Zellreihe, welche innerhalb des Sklerenchymringes liegt, von dem es mir bei dieser Pflanze zweifelhaft ist, ob er zur primären oder sekundären Rinde gehört.

Durch die erste Tangentialwand wird bei dieser Pflanze vielfach nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten, durch die zweite nach aussen fast regelmässig eine Phelloidzelle und erst durch die dritte zwischen den beiden ersten liegenden Tangentialwänden nach aussen eine Korkzelle. Doch kann auch bereits durch die erste Wand nach aussen eine Phelloid- und durch die zweite eine Korkzelle abgeschieden werden, so dass erst durch die dritte Tangentialwand eine Phellodermzelle gebildet wird. Selbst der Fall kommt vor, dass gleich eine Korkzelle an den dickwandigen Bast grenzt und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0114-5

nicht erst eine Phelloidzelle, wie es Regel zu sein scheint. Ich habe leider nur einen schwächlichen Zweig dieser Pflanze untersuchen können, da die Pflanzen bereits stark zurückgeschnitten waren; ich werde es aber nicht unterlassen, zu einer günstigeren Zeit nochmals an verschieden dicken Zweigen die Untersuchung zu wiederholen, da mir gerade diese Pflanze in hervorragendem Grade geeignet erscheint, für meine weiter unten darzulegende Theorie wichtige Beweismomente zu liefern. Aus der gegebenen Darstellung ergibt sich aber, dass Phelloid- und Korkzellen in centripetaler Reihenfolge entstehen; ich betone dies mit Rücksicht auf die eigenthümliche Art der Korkbildung bei gewissen Rosaceen.

Jambosa australis. Die Korkbildung erfolgt in der zweiten oder dritten Zelllage innerhalb der Epidermis, in den 4 Kanten des Stengels allerdings in grösserer Entfernung von der Epidermis, und zwar beobachtet man die ersten Theilungen im Phellogen in den 4 Seiten eher als in den Kanten; hier ist sie auch meist etwas unregelmässiger. Bezüglich der Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände ist zu bemerken: durch die erste Tangentialwand wird vielfach nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten; dann folgen in der (äusseren) Phellogenzelle ziemlich rasch 2, selbst 3 Tangentialwände; durch die äussere oder wo 3 Wände entstehen, durch die beiden äusseren werden nach aussen zu nicht verkorkende Phelloidzellen gebildet und durch die 3, respective 4 eine Korkzelle. Die Korkzellen selbst sind im fertigen Zustande radial gestreckt, die Phelloidzellen schmal, tafelförmig, zeichnen sich aber dadurch aus, dass ihre inneren (der Axe zugekehrten) Wände stark sklerotisch werden; diese Verholzung nimmt, an den Radialwänden beobachtet, nach aussen zu rasch ab.

Es kommt jedoch auch der Fall vor, dass durch die erste Tangentialwand nach aussen eine Phelloidzelle, durch die zweite dann nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten wird. Regel ist auch hier, dass die Zellen des Phellems (Kork- und Phelloidzellen) in centripetaler Richtung entstehen.

Oft kommt, wie es scheint in schwächlichen Zweigen, der Fall vor, dass gleich die erste nach aussen abgeschnittene Zelle verkorkt. Von sonstigen Anomalien sei erwähnt, dass selten zwischen zwei Korkzellen zwei Phelloidzellen liegen und noch seltener beobachtet man zwei Korkzellen zwischen zwei Phelloidzellen. Den dunklen Punkt konnte ich an den jungen Korkzellen nicht beobachten, wie überhaupt bei Myrtus, Quisqualis, Callistemon, Melaleuca und Jambosa die Untersuchung sehr schwierig ist.

Im weiteren Verlaufe wechselt bei Jambosa meist eine Korkzelle mit einer Phelloidzelle; letztere scheinen nur in der äussersten Korkschicht die Neigung zu besitzen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0115-1

einseitig zu verholzen; in tieferen Schichten des Phellems beobachtete ich nur an vereinzelten Phelloidzellen die besprochene Erscheinung.

Callistemon lanceolatum. Die Korkbildung erfolgt in der 2. oder 3. Zelllage ausserhalb des zur sekundären Rinde gehörigen Sklerenchymringes. Die Theilungen im Phellogen erfolgen in rein centripetaler Reihenfolge. Durch die erste Tangentialwand wird nach aussen meist eine Phelloidzelle, durch die zweite, (oft aber auch schon durch die erste) eine Korkzelle abgeschnitten. Der Stamm dieser Pflanze ist kantig, respective rinnig und daher zeigt auch noch das Phloëm mit dem Sklerenchymringe entsprechende Einbuchtungen. Im weiteren Verlaufe der Korkbildung nun bilden sich in den Einbuchtungen fast regelmässig abwechselnd Kork- und Phelloidzellen, ausserhalb der nach aussen vorspringenden Kanten des Hartbastes aber sind Phelloidzellen seltener, fehlen oft, so dass hier zwei, oft drei Korkzellen hinter einander liegen. Die Korkzellen sind radial gestreckt, an den Einbuchtungen ebenso auch die Phelloidzellen; Intercellularräume finden sich auch hier an den Innenwänden der Phelloidzellen. Phellodermzellen zeigen sich in älteren Stadien an den Einbuchtungen, wo also die gesammte Korkbildung massiger ist.

Die Korkzellen zeichnen sich durch eine anscheinend lokale Verdickung an ihren Radialwänden aus, wodurch eine gürtelförmige Verdickung um die Korkzelle hergestellt wird.[1]) Diese gürtelförmige Verdickung ist zum weitaus grössten Theil auf eine hier nicht schwache, sondern geradezu starke Faltung der Membran zu setzen; ob eine wirkliche Verdickung da ist, will ich dahin gestellt sein lassen, da ich dasselbe Bild auch nach Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure noch deutlich wahrnehmen konnte. Thatsächlich genügt die Faltung der Membran, um die anscheinend spindelförmige Verdickung hervorzubringen.

Wie Callistemon verhält sich die Gattung Melaleuca, von welcher ich Melaleuca armillaris eingehender untersuchte. Abgesehen davon, dass die Zweige hier cylindrisch sind, verhält sich die Korkbildung ganz ähnlich, wie bei Callistemon, nur sind die Phelloidzellen seltener und nicht radial im gleichen Masse wie bei Callistemon gestreckt.

Heimea siphylitica. Die Korkbildung erfolgt zumeist in der ersten, seltener in der zweiten innerhalb des dickwandigen Bastes gelegenen Zellreihe; die Theilungen erfolgen in rein centripetaler Reihenfolge; durch die erste Tangentialwand wird nach aussen meist eine Phelloid-, seltener gleich eine Korkzelle gebildet. Später wechselt normal eine Phelloidzelle mit einer Korkzelle; doch können natürlich auch hier die

---

[1]) Vergleiche hierüber v. Höhnel, l. c. p. 611 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0116-7

schon mehrmals berührten Abweichungen von der Norm eintreten. Phelloderm ist nach der ersten Korklamelle noch nicht zu beobachten.

Ich kann nicht unterlassen, auf eine Arbeit von Octave Lignier[1]) hinzuweisen, welcher die vergleichende Anatomie der Calycantheen, Melastomaceen und Myrtaceen behandelt. Auf die Entwicklung des Korkes selbst ist Verfasser nicht eingegangen, doch erscheint es mir angezeigt, das Auftreten von phelloidführendem Phellem, soweit es Verfasser beobachtete, hier zu erwähnen.

Die Korkbildung der **Calycanthaceen** komme nicht weiter in Betracht; die erste innerhalb der Epidermis liegende Zellreihe wird zur Korkmutterzelle; es wird Phelloderm und gleichartiges Phellem gebildet. Wenn Verfasser schreibt: un cambiforme centrifuge, apparu dans l'assise externe du parenchyme cortical primaire, a fourni, vers l'interieur, le tissu secondaire. La portion externe de cette assise est devenue l'assise subéreuse, so könnte man annehmen, dass die ganze secundäre, durch das Phellogen erzeugte Bildung in centrifugaler Richtung entstanden sei, deren äussere Schichte verkorke. Dem ist nun nicht so; denn die äusserste Korkzelle ist unter den Korkzellen die älteste. Nur nebenbei sei bemerkt, dass man unter Cambiform etwas ganz anderes als das Korkcambium oder Phellogen versteht. Die Gattung Nepsera besitzt ein oberflächliches Periderm, dessen Korkzellen platt, gleich gross und sehr zartwandig sind.

In der Gattung Heterocentrum beginnt die Korkbildung innerhalb des dickwandigen Bastringes oder wo dieser fehlt, innerhalb der Schutzscheide; es wechseln auch hier, wie Lignier sich ausdrückt, grosse und kleine, d. h. Phelloderm und Phelloidzellen. Für Centradenia floribunda gibt Verfasser an, dass der Kork sich in der Epidermis bilde und dass er aus kleinen, platten Zellen mit dünnen Wänden bestehe; für Centradenia rosea werden keine Angaben gemacht; ebensowenig auch für Centradenia grandiflora.

In der Zusammenfassung nach der Besprechung der Melastomaceen sagt Verfasser: La surface de décortication est tantôt épidermique tantôt péricambiale. Dans le premier cas le liège est uniquement formé de cellules plates; dans le second il est stratifié; wobei unter dieser Schichtung der Wechsel von Phelloid und Phellemzellen gemeint ist.

Von grösserer Wichtigkeit sind die **Melastomaceen** und **Myrtaceen,** auf deren Korkbildung der Verfasser Rücksicht genommen hat. Die Korkbildung beginnt bei

---

[1]) Lignier, Octave: Recherche sur l'Anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées. Paris, Octave Doin, éditeur 8 place de l'Odéon. 1887, p. 149.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0117-3

Lasiadra macrantha unmittelbar innerhalb der Schutzcheide, die gleichmässig in ihren Zellen verdickt und ohne Zweifel (nach meiner Ansicht) auch verkorkt ist. Jede Radialreihe des Korkes umfasst abwechselnd eine kleine, stark sklerotische Zelle und eine grosse Zelle mit dünnen Wänden; das Zerreissen der Korkschichten erfolgt durch eine Trennung zwischen der Sklerenchym- und der Korkzelle; auf welcher Seite, gibt Verfasser nicht an. Häufig geht dieser allgemeinen Verkorkung eine partielle Korkbildung der Flügel voraus. Die Korkschicht bei Melastoma malabathricum L. ist ähnlich der von Lasiandra, doch werden die kleinen Zellen nicht sklerotisch.

Bei Monochaetum sericeum wechseln gleichfalls allseits sklerotische Phelloidzellen mit zartwandigen Korkzellen ab; das Korkcambium tritt sehr früh auf; der Kork entsteht gleichfalls in der secundären Rinde; den Zeichnungen des Verfassers nach tritt Phelloderm nicht auf.

Für Monochaetum umbellatum und ensiferum macht Verfasser bezüglich der Korkbildung keine Angaben, doch ist meiner Ansicht nach nicht zu zweifeln, dass sie in gleicher Weise sich vollzieht.

Interessant sind die Angaben des Verfassers bezüglich der Korkbildung bei den Leptospermeen und Myrtaceen. Die Korkbildung erfolgt früh bei Melaleuca, Callistemon, Leptospermum, Fabricia, Baeckea, sie tritt später ein bei den Leptospermeen mit dicker Rinde und bei den Myrtaceen.

Zur Phellogenzelle wird die unter der Epidermis gelegene Zellreihe bei Syzygium Jambolanum, Jambosa densiflora, J. Korthalsii und vulgaris. Dann aber beginnt die Korkbildung mehr oder weniger tief im Rindenparenchym (Eucalyptus rostrata, robusta). Bei Calothamnus quadrifida, vielen Callistemon, Melaleuca Preissiana, uncinata, ericifolia tritt die Korkbildung in einer tiefen Schicht der primären Rinde auf und bei Leptospermum flexuosum, L. marginatum, Melaleuca styphelioides, hypericifolia, Fabricia laevigata, bei der Gattung Psidium, Myrtus, Eugenia in der innerhalb des primären dickwandigen Bastes gelegenen Zellreihe.

Der Kork der Leptospermeen und Myrtaceen zeigt eine regelmässige Alternance der auf einander folgenden Schichten; eine erste, gebildet aus radial kurzgestreckten Zellen, deren Tangentialwände oft verdickt sind (Phelloid) und eine zweite, aus radial gestreckten und meist zartwandigen Korkzellen.

Bei den Gattungen Melaleuca, Callistemon und Calothamnus quadrifida sind die Schichten einzellig; die Korkschichten zeichnen sich durch Verdickungen an den Radialwänden aus, „qui rappellent ceux de la gaine protectrice.“ Bei Callistemon arborescens ist die innere Seite der Phelloidzellen verholzt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0118-8

In der Gattung Eucalyptus, bei Metrosideros tomentosa, Tristanea neriifolia, macrophylla, Syzygium Jambolanum, bei den Jambosarten ist jede der Lagen meist nur durch eine einzige Schichte vertreten, aber die Radialwände und Transversalwände der Korkschichte besitzen keine Verdickung. Die Zellen der Phelloidschichte sind meist zusammengedrückt, oder die innere Wand ist verdickt (bei Eucalyptus rostrata und robusta, bei Tristania macrophylla). Bei Tristania neriifolia und S. Jambolanum sind die Phelloidzellen allseitig sklerificirt.

Bei den anderen Leptospermeen und Myrtaceen umfasst die Korkschicht meist nicht mehr als zwei Zellen, und die Wandungen sind zart; die Phelloidschicht besteht aus mehreren Zellreihen mit abgeplatteten und in ihren Tangentialwänden verdickten Zellen (Gatt. Leptospermum, Fabricia laevigata, Acmena floribunda etc.).

Tiefer im Phloëm auftretende Korkschichten sind ähnlich gebaut. Phelloderm wird meist nicht gebildet, nur bei Jambosa densiflora und vulgaris beobachtete der Verfasser Phellodermzellen, die stark sklerotisch und getüpfelt waren. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass M. Lignier zweierlei Arten Korkzellen unterscheidet, jedoch über die wahre Natur derselben uns nicht weiter informirt.

d. Hypericaceae.

Die untersuchten Species sind Androsaemum officinale und parviflorum, Hypericum spec.

In allen Fällen wird die innerhalb der ganz verkorkten Schutzscheidezellen gelegene Zellreihe des Phloëmparenchyms zur Korkmutterzelle. Während wir bei den bisher betrachteten Pflanzen die Bildung von Phelloderm nur gelegentlich, aber nicht regelmässig beobachteten, gehört bei dieser Familie die Bildung dieses rindenähnlichen Gewebes zu den normalen Erscheinungen und in älteren Stadien kann das Phelloderm 2, selbst 3 Zellreihen mächtig sein. Während durch die erste im Phellogen auftretende Tangentialwand nach aussen eine Phelloidzelle abgeschnitten wird, wird durch die zweite nach innen in den allermeisten Fällen gleich eine Phellodermzelle erzeugt. Diese soeben gebildete Phellodermzelle wird zur Dauerzelle und die unmittelbar ausserhalb derselben liegende Zelle übernimmt die ferneren Theilungen. Durch die 4. Tangentialwand kann bereits eine zweite Phellodermzelle nach innen abgeschnitten werden. Im Phellem selbst wechselt ziemlich regelmässig je eine Phelloidzelle mit einer Korkzelle, doch kommen auch zwei Phelloidzellen zwischen zwei Korkzellen vor. Die beiden äussersten Zellen einer Radialreihe können gleichfalls Phelloidzellen sein. Ich bemerke ausdrücklich, dass ich nur kräftige Triebe untersucht habe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0119-6

Aus dem Gesagten ergibt sich: Die Zellen des Phellems entstehen in centripetaler Reihenfolge, jene des Phelloderms in centrifugaler. In gewissen Stadien ist an den radialen Wänden der jugendlichen Korkzellen eine dunkle Linie zu beobachten. Radiale Wände können im Phellogen nach jeder beliebigen Tangentialwand entstehen. Die Korkzellen sind radial etwas mehr gestreckt als die schmalen Phelloidzellen, die an ihrer innneren Seite deutliche Intercellularräume aufweisen. Die Zellen der Schutzscheide verhalten sich in jeder Beziehung wie die Korkzellen selbst und sind nur durch ihre wechselnde Lage von den Korkzellen zu unterscheiden; während die Phelloid- und Phellodermzellen sich physiologisch, erstere wenigstens bis zu einem gewissen Alter gleich den unmittelbar innerhalb des Periderms liegenden Phloëmzellen verhalten, mithin wohl genetisch, aber physiologisch nicht von einander verschieden sind.

e. Rosaceae.

Die einzelnen Gruppen aus der Familie der Rosaceen verhalten sich rücksichtlich der Korkbildung verschieden und selbst da, wo das fertige Phellem dieselben Eigenthümlichkeiten aufweist, wie die bisher betrachteten Pflanzen, vollzieht sich die Bildung des Phellems nach einem anderen Gesetze.

Während nämlich bei den bisher behandelten Pflanzen die Korkbildung in der Weise stattfindet, dass die Tangentialwände in rein centripetaler Richtung auftreten, soweit es sich natürlich um die Bildung von Phellem, aber nicht um die Entstehung von Phelloderm handelt, so also, dass stets nur die innerste Zelle theilungsfähig bleibt oder da, wo Phelloderm vorkommt, die unmittelbar ausserhalb desselben liegende Zelle, ist bei gewissen Rosaceen die Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände eine andere. Im Uebrigen ist zu bemerken, dass die Korkbildung bald in einer der äussersten Zelllage der sekundären Rinde, also unmittelbar innerhalb der Schutzscheide oder wo ein Sklerenchymring vorkommt, innerhalb desselben, bald, so bei der Gattung Rubus, in einer der innersten Zelllagen der primären Rinde beginnt. Eine gewisse Aehnlichkeit zwischen den Rosaceen und den vorher betrachteten Pflanzen besteht auch noch darin, dass hier wie dort im Phellem Kork- und Phelloidzellen wechseln.

Comarum palustre. Ein vorzügliches Object für das Studium der Entwicklung des Korkes ist Comarum palustre, da hier die Reihen ziemlich regelmässig sind. Die primäre Rinde schliesst mit einer Schutzscheide ab; die Radialwände derselben zeigen in der Jugend den dunklen Punkt; später verkorken die Schutzscheidezellen ganz und verdicken sich sogar noch nachträglich. Die einzelnen Zellen sind verhältnissmässig englumig und zeigen eine gelbliche Färbung der Membran. Die an die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0120-7

Schutzscheide angrenzende äusserste Zelllage der secundären Rinde wird zum Phellogen. Diese Korkmutterzellen strecken sich anfänglich etwas in radialer Richtung und dann treten rasch hinter einander mehrere Tangentialwände auf. Durch die erste derselben wird die Phellogenzelle annähernd halbirt, wodurch zwei Tochterzellen entstehen, deren innere, d. h. der Axe zugekehrte Zelle für eine bestimmte Zeit zur Dauerzelle wird, während nunmehr in der äusseren Zelle rasch 2 oder selbst 3 Wände in centripetaler Richtung auftreten; dadurch entstehen in dieser äusseren Zelle 3 oder 4 Zellen, von welchen die äusseren zu Phelloidzellen, die innerste zur Korkzelle wird. Auch bei dieser Pflanze verkorkt in den Korkzellen vorerst nur eine ringförmige Zone an den Radialwänden, und dann sieht man den dunklen Punkt, genau wie an den jungen Schutzscheidezellen; doch bald verkorkt die ganze Wand der Korkzelle, womit der dunkle Punkt verschwindet, resp. die ganze Wand dunkel erscheint. Die Wandungen der Korkzellen, sowie auch die ganz aus Cellulose bestehenden Wandungen der Phelloidzellen verdicken sich später ringsum gleichmässig, wobei die Phelloidzellen ganz und gar, selbst bezüglich des Inhaltes den Phloëmparenchymzellen, die Korkzellen aber ihrerseits ganz und gar den Schutzscheidezellen ähnlich werden, nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung. Mit der Ausbildung dieser äussersten aus Kork und Phelloid bestehenden Phellemlamelle tritt in der Korkbildung ein gewisses Stadium der Ruhe ein, das je nach Umständen längere oder kürzere Zeit andauert. Später treten in der durch die allererste Tangentialwand nach innen abgeschnittenen Zelle von neuem Tangentialwände auf und zwar wieder in ganz der gleichen Weise; es wird vorerst abermals nach innen eine Phellogenzelle für eine spätere Korklamelle nach innen abgeschieden; die ferneren Theilungen erfolgen wiederum einstweilen in der äusseren der beiden Schwesterzellen; es treten wieder 2—3 Tangentialwände in centripetaler Reihenfolge auf, wobei 2, resp. 3 äussere Phelloid- und 1 innere Korkzelle gebildet werden. Wenn in ganz normalen Fällen 12 Tangentialwände entstanden sind, so ist die Reihenfolge von aussen nach innen eine derartige:

2, 3, 1, 5, 6, 4, 8, 9, 7, 11, 12, 10.

Bezeichnen wir die Tangentialwände der ursprünglichen Korkmutterzelle als 0 und 0′, so ist folgendes Schema ersichtlich:

aussen 0, 2, 3, 1, 5, 6, 4, 8, 9, 7, 11, 12, 10, 0′ innen.

Die von den Wänden 0, 2, 3, 1, 5, 6, 4, 8, 9, 7, 11, 12 gebildeten Zellen sind Phelloid, die von 3, 1, 6, 4, 9, 7, 12, 10 gebildeten aber Korkzellen, während die von 10, 0′ gebildete Zelle die ferneren Theilungen übernimmt. Es gilt dieses Schema für jenen Fall, bei welchem stets nur 2 Phelloidzellen hinter einander liegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0121-3

Nicht immer aber herrscht eine solche Regelmässigkeit in der Anzahl der zu einer Lamelle gehörigen Zellen und damit auch der Tangentialwände. Es können in der jeweiligen eine solche Lamelle bildenden Zelle 3 oder auch nur 1 Tangentialwand entstehen; dadurch wird nun die Anzahl der Phelloidzellen alterirt; wir treffen dann 3 oder auch nur 1 Phelloidzelle. Ist eine aus Phelloid und einer Korkzelle bestehende Lamelle gebildet, so vergeht eine gewisse Zeit, ehe wieder in der innersten Zelle der ganzen Radialreihe Theilungen auftreten. Wenn Radialwände gebildet werden, so entstehen sie jedesmal während einer solchen Pause, das heisst, sie setzen mit ihrem äusseren Ende an eine Korkzelle an.[1])

Aus dem Gesagten geht hervor, dass diese Art der Korkbildung mit keinem der von Sanio[2]) aufgestellten und seitdem allgemein angenommenen Typen übereinstimmt. Man könnte diese Modification der Korkbildung allenfalls mit jenem Vorkommniss vergleichen, bei welchem die Korkbildung aus einer Zellreihe in die andere, nächst innere überspringt; dabei ergibt sich aber hier doch ein wesentlicher Unterschied; einmal haben wir hier nur eine einzige Radialreihe, dort alteriren in der Regel entsprechend der ursprünglichen Lagerung der Zellen die Korkreihen; und ferner ist die zum Phellogen bestimmte Zelle eine nachträglich entstandene, dort schon ursprünglich gebildete.

Was übrigens die von Sanio aufgestellten Typen anbelangt, so werde ich weiter unten in Kürze darauf zurückkommen, ausführlicher aber erst in einer späteren Arbeit, für deren Veröffentlichung ich noch einzelne vervollständigende Untersuchungen machen muss, Stellung nehmen. Nach meinen Untersuchungen besitzen diese künstlich gemachten Typen keine derartige Regelmässigkeit, dass sich ein Gesetz darauf begründen liesse. —

Die Kork- und Phelloidzellen sind bei dieser Pflanze von annähernd gleicher Grösse bezüglich des Radialdurchmessers, während der Tangentialdurchmesser der der äusserten Lamelle angehörigen Zellen natürlich am grössten ist. Ferners sind die Wandungen der Zellen der äusseren Lamellen etwas dicker als jene der mehr nach innen gelegenen Zellen; auch die Intercellularräume sind in den äusseren Lamellen grösser als jene der inneren Phelloidzellen.

---

[1]) Anmerkung. Wenn ich sage, dass die Radialwände an eine Korkwand ansetzen, so ist nur gemeint, dass sie von einer Korkzelle bis zur innersten Wand einer ganzen Radialreihe reichen; thatsächlich entstehen diese Radialwände in der jeweiligen Phellogenzelle und setzen natürlich nur an der zu dieser Zelle gehörigen nicht verkorkten Aussenwand an.

[2]) Sanio, l. c. p. 44 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0122-9

Zugleich, und das ist so ziemlich regelmässig der Fall, liegen in tangentialer Richtung Phelloidzellen neben Phelloidzellen und Korkzellen neben Korkzellen; nur selten findet eine Ausnahme davon statt, sei es, dass zwischen zwei Phelloidzellen zwei Korkzellen radial hinter einander liegen, oder dass nur eine Phelloidzelle statt zwei u. s. w. gebildet wird.

Eine Eigenthümlichkeit, die sich übrigens bei den nachher zu besprechenden Pflanzen wiederfindet, ist noch zu erörtern. Während Radialwände bei den meisten Pflanzen nur in der Phellogenzelle auftreten, findet man bei dieser Pflanze, dass einzelne Zellen des Phellems nach ihrer Ausbildung sich nochmals durch eine Radialwand fächern, und zwar theilen sich eigenthümlicher Weise sehr selten die dem Phloëmparenchym ähnlichen Phelloidzellen, häufiger aber die Korkzellen und zwar erst, wenn ihre Membranen schon verkorkt sind: ein Beweis dafür, dass selbst die Korkzellen noch für eine gewisse Zeit theilungsfähig bleiben und lebensthätig sind.

Potentilla fruticosa. Bezüglich der Korkbildung obwalten bei dieser Pflanze genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei Comarum palustre kennen gelernt haben, nur mit dem Unterschiede, dass in dicken kräftigen Zweigen oder Trieben meist 3, selbst 4 Phelloidzellen zwischen je zwei Korkzellen liegen; in dünneren Zweigen hingegen findet man meist nur zwei Phelloidzellen. Von den 3 oder 4 Phelloidzellen verdicken sich die äussersten am meisten gleichmässig in ihren Wandungen, jedoch ohne sklerotisch zu werden; zugleich sind die Intercellularräume zwischen den äusseren Zellen am grössten; der dunkle Punkt ist beim Beginn der Verkorkung der eigentlichen Korkzellen natürlich deutlich wahrnehmbar. Die Theilungen erfolgen in der gleichen Weise wie bei Comarum; Phelloderm habe ich selbst nach der 4. Korklamelle noch nicht beobachten können.

Sanguisorba officinalis. Auch hier beginnt die Korkbildung in der innerhalb der Schutzscheide gelegenen Zellreihe; durch die erste Tangentialwand im Phellogen wird nach innen eine Phellogenzelle für eine spätere Phellemlamelle, nach aussen die Mutterzelle der ersten Phellemlamelle abgeschnitten; hier erfolgen nunmehr die Tangentialwände in centripetaler Reihenfolge. Die äusserste Zelle wird zur Phelloidzelle, die innerste verkorkt erst ringförmig in den Radialwänden und später vollständig; später erst verdicken sich die Korkzellen noch ziemlich stark. Eine nachträgliche Theilung der Korkzellen durch Radialwände kommt auch bei dieser Pflanze vor.

Während in den verhältnissmässig dünnen Rhizomen und Wurzeln die wechselnden Lagen von Phelloid und Kork einzellig sind, beobachtet man in dickeren Rhizomen 2, selbst 3 Phelloidzellen unmittelbar neben einander, so dass immer erst nach je 2

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0123-5

oder 3 Phelloidzellen eine Korkzelle in den Radialreihen des Phellems liegt. Im Uebrigen obwalten auch hier die gleichen Verhältnisse wie bei Comarum und Potentilla fruticosa. Ganz ähnlich verhält es sich bei der Korkbildung in der Wurzel von Poterium roseum.

Alchemilla vulgaris. Die Theilungen im Phellogen vollziehen sich in derselben Reihenfolge, die wir bei Comarum kennen gelernt haben. Das Phelloid ist in dickeren Stämmen 3, selbst 4 Zellreihen stark. Die Korkbildung tritt in der ersten innerhalb der Schutzscheide gelegenen Phloëmparenchymzellreihe auf. Es verdienen aber folgende Punkte einige Beachtung.

1. Die Phelloidzellen führen Stärke, in den Korkzellen fehlt sie;

2. im unterirdischen, fingerdicken Stamme finden sich zwischen je 2 Korkzellen gleich je 8—10 Phelloidzellen, wodurch das Gewebe für die Aufspeicherung von Reservenahrung in hohem Masse vermehrt wird.

3. Die Korkzellen des unterirdischen Stammes verkorken in allen Wandungen verhältnissmässig erst spät nach ihrer Bildung; daher ist der Caspary'sche dunkle Punkt lange zu beobachten.

4. Die Zellen der Schutzscheide fächern sich nachträglich durch 2—4 Radialwände; an diesen nachträglichen Radialwänden konnte ich den dunklen Punkt nie beobachten; ebenso wenig gelang es mir, an den in den Korkzellen nachträglich auftretenden Radialwänden den dunklen Punkt zu bemerken.

Agrimonia Eupatorium. Bei dieser Pflanze beobachtete ich Korkbildung nur in der Wurzel und im unterirdischen, perennirenden Stammstücke. Sie tritt in der ersten innerhalb der Schutzscheide liegenden (nicht verholzten) Zellenreihe auf. Die Schutzscheidezellen sind morphologisch, physiologisch und anatomisch, abgesehen von dem Grössenverhältniss und von der Zeit des Entstehens, vollkommen gleich mit den Korkzellen. Hier wie dort entstehen nach der vollständigen Verkorkung [1]) der Zellen nachträglich Radialwände, die aber nie den dunklen Punkt zeigen. Die Reihenfolge der im Phellogen auftretenden Tangentialwände ist dieselbe wie bei allen bisher betrachteten Rosaceen. In kräftigen Wurzelstücken werden stets 2 Phelloidzellen und eine Korkzelle in einer Lamelle gebildet, seltener 3 Phelloidzellen.

---

[1]) Unter vollständiger Verkorkung verstehe ich jene Art der Verkorkung, wobei eine Lamelle der Membranen der ganzen Zelle verkorkt ist, im Gegensatze zur partiellen Verkorkung an den Radialwänden der Caspary'schen Schutzscheidezellen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0124-1

Die Membran der äusseren Phelloidzellen verdickt sich ziemlich erheblicher collenchymatisch als jene der inneren. Ueber die Bildung von zwei Korklamellen kommt es selbst in älteren Stämmen fast nie hinaus.

Geum rivale und **Fragaria vesca.** Bei beiden Pflanzen studierte ich nur die Korkbildung in den Wurzeln. In beiden Pflanzen wird die innerhalb der Schutzscheide gelegene Phloëmparenchymzellreihe zum Phellogen; die Theilungen selbst erfolgen in der für alle erwähnten Rosaceen angegebenen Weise; meist werden 2 Phelloidzellen nach aussen gebildet, seltener eine. Wie die Schutzscheide theilen sich auch die Korkzellen nachträglich nochmals durch Radialwände. Die Zellen der Schutzscheide sind in allen Wandungen und nicht bloss partiell verkorkt.

Die Feststellung der Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände erfordert hier, wie überhaupt überall da, wo nachträglich in den Korkzellen Radialwände sich bilden, einige Umsicht. Man findet nämlich Radialwände von der Innenwand der ganzen Korkreihe, bald bis zu einer Korkzelle, bald auch bis zur nächst äusseren Phelloidzelle reichend. Die den einzelnen Zellen angehörigen Stücke einer Radialwand stehen nämlich genetisch nur im Zusammenhange, wenn die Radialwand in einer Mutterzelle einer Phellemlamelle entsteht: in diesem Falle reicht sie dann unter allen Umständen von der Innenwand der ganzen Korkreihe bis zu einer Korkzelle; wenn aber diese Korkzelle für sich auch noch eine nachträglich entstehende Radialwand besitzt, wodurch sie getheilt wird, so ist diese unabhängig von der nachträglichen Radialwand einer ganzen Reihe und nachträglich entstanden, selbst wenn sie genau der Richtung nach mit der Radialwand der innerhalb dieser Korkzelle liegenden Radialreihe zusammentrifft; vielfach aber treffen derartige, unabhängig von einander entstandene Radialwände nicht genau auf einander.

Auf den ersten Blick möchte man nämlich unbedingt schliessen, die Tangentialwände seien in rein centripetaler Reihenfolge entstanden, während sie doch in der Reihenfolge 2, 3, 1 von aussen nach innen auftraten.

Die Korkbildung bietet beim Studium ihrer Entwicklung mancherlei Schwierigkeiten und die Feststellung der Reihenfolge im Entstehen der Tangentialwände ist äusserst mühsam, manchmal sogar unmöglich. Doch helfen in den meisten Fällen einige Anhaltspunkte bei der Eruirung in der Reihenfolge im Auftreten der Zellen über diese Schwierigkeiten hinweg.

Dazu gehört:

1. Das Auftreten von Radialwänden; 2. die relative Dicke der Tangentialwände, die vielfach vom Alter der betreffenden Wandungen abhängig ist, so dass also die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0125-7

ältesten Tangentialwände stets auch die dicksten sind. Am leichtesten ist die Verfolgung der Korkbildung natürlich dann, wenn bei rein centripetalem Auftreten der Tangentialwände die zweit innerste d. h. zuletzt nach aussen abgeschnittene Zelle bereits verkorkt ist, ehe im Phellogen eine neue Theilung eintritt. Doch auch hier darf auf eine rein centripetale Reihenfolge nur dann geschlossen werden, wenn alle Zellen verkorken. Bei den bisher betrachteten Rosaceen ist auch die innerste Zelle einer Phellemlamelle bereits verkorkt, ehe im Phellogen neue Theilungen statthaben und doch ist die Reihenfolge der entstehenden Tangentialwände nicht centripetal; umgekehrt darf man hier, wo die zweitinnerste Zelle verkorkt ist, und die 2 — mehr unmittelbar ausser ihr gelegenen Phelloidzellen aber nicht, nicht etwa schliessen, dass diese verkorkte Zelle die älteste und die aussen gelegenen Phelloidzellen jünger seien als sie; hier hilft nur eine genaue entwicklungsgeschichtliche, freilich nicht gerade leichte Untersuchung während der günstigsten Periode der Korkbildung.

Bei allen jenen Pflanzen also, bei welchen sich nur äusserst spärlich Radialwände im Phellogen bilden und da, wo die gebildeten Tangentialwände sich wenig verdicken, wie beispielsweise bei Lonicera Caprifolium, wird die Entscheidung über die Reihenfolge stets eine sehr schwierige, so dass es mir erklärlich ist, wenn Sanio bei Lonicera Caprifolium eine rein centrifugale Reihenfolge annimmt, während doch nach meinen Beobachtungen, wie ich unten zeigen werde, meist erst 3 Tangentialwände in centrifugaler Richtung auftreten und wobei die 4. zwischen die 2. und 3. eingeschoben wird, so dass man folgendes Schema hat von aussen nach innen: 3, 4, 2, 1: oder centrifugal-reciproke Reihenfolge.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zur Besprechung der Korkbildung bei Fragaria vesca zurück.

Die Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände im Phellogen ist dieselbe wie bei Comarum, Potentilla u. s. w. Die noch jugendlichen aber doch bereits ausgewachsenen Korkzellen zeigen den dunklen Punkt. In den Rhizomen herrscht der gleiche Korkbildungstypus nur mit dem Unterschiede, das die Phelloidschicht einer Phellemlamelle aus 2—4, an manchen Stellen sogar noch mehr Zellen besteht.

In den Stolonen beobachtete ich keine Korkbildung.

Geum rivale. Die Schutzscheidezellen der Wurzel sind im späteren Alter stark in tangentialer Richtung gestreckt; die innerhalb derselben liegende Zellreihe wird zum Phellogencambium; es treten meist 3 Tangentialwände in derselben Reihenfolge wie bei den bisher besprochenen Rosaceen auf, wodurch nach innen eine Phellogenzelle, nach aussen zwei Phelloidzellen und innerhalb dieser, also zwischen Phellogen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0126-2

und der inneren Phelloidzelle eine Korkzelle gebildet werden. Sonst obwalten die gleichen Verhältnisse wie bei Fragaria. Fast alle Korkzellen theilen sich später nochmals durch eine Radialwand, desgleichen auch die Mutterzelle der neuen Phellemlamelle. Die Phelloidzellen strecken sich bei Geum rivale etwas in radialer Richtung und runden sich ab, so dass die Interzellularräume sehr gross werden. Im dicken Rhizom steigt die Anzahl der zu einer Phellemlamelle gehörigen Phelloidzellen auf 3—4.

Spiraeaceae.

Höchst eigenthümliche Verhältnisse treten bei den gewöhnlich unter der Bezeichnung Spiraea zusammengefassten Pflanzengruppe auf, so dass man versucht sein könnte auf Grund der Eigenartigkeit der Korkbildung die Gattung Spiraea in mehrere Gattungen zu zerlegen. Ich werde im zweiten Theil meiner Arbeit nochmals darauf zu sprechen kommen.

I. Spiraea Filipendula L. (Ulmaria Filipendula A. Br.). Die Korkbildung beginnt im unterirdischen Stengeltheile an der äussersten Phloemzelllage, wie sich selbst an alten dickeren Stengeln noch wahrnehmen lässt, also unmittelbar innerhalb der Schutzscheide. Die Korkbildung vollzieht sich in der gleichen Weise, wie bei allen bisher behandelten Rosaceen. In der äussern der beiden durch die erste Tangentialwand entstandenen Schwesterzellen treten je nach Umständen, 1, 3, meist aber nur zwei Tangentialwände in centripetaler Reihenfolge auf; die äusseren dadurch gebildeten Zellen bleiben unverkorkt (Phelloid), die innerste verkorkt und die bereits durch die allererste Tangentialwand nach innen abgeschnittene Zelle übernimmt in der gleichen Weise die ferneren Theilungen; auch hier zeigt sich der dunkle Punkt an den Radialwänden der jugendlichen, noch nicht ganz verkorkten Korkzelle für ganz kurze Zeit; später verkorkt die Zelle vollkommen und noch später verdicken sich die Korkzellen gleichmässig in einer innersten, d. h. dem Lumen zugekehrten Schicht.

Phelloderm konnte ich selbst nach 5 Phellemlamellen noch nicht beobachten. Eine auch sonst auftretende Unregelmässigkeit trifft man auch hier, dass nämlich zwei Korkzellen unmittelbar hinter einander liegen. Zu einer einzelnen im genetischen Zusammenhange d. h. aus einer Zelle hervorgehenden Phellemlamelle gehören meist 2, seltener 3 oder 1 Phelloidzelle und je eine innere Korkzelle. Die ausgebildeten Korkzellen vermögen sich auch hier noch durch Radialwände zu theilen; im Phellogen entstehende Radialwände setzen natürlich aussen an Korkzellen an. Die Phelloidzellen sind radial etwas stärker gestreckt als die Korkzellen. Die Wandungen der einzelnen Korkzellen sowohl als auch der Phelloidzellen sind gleichmässig dick.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0127-8

Ulmaria lobata (Filipendula lobata). Dieselben Verhältnisse wie bei Ulmaria Filipendula.

II. Spiraea inebricans. Die Korkbildung beginnt in der ersten innerhalb der ziemlich grossen dickwandigen Bastzellen gelegenen Zellreihe; der Bast bildet einen mehr oder weniger unterbrochenen aus 4—5 Zellreihen bestehenden Ring. Bei dieser Pflanze entstehen zunächst 2—3 Tangentialwände in centrifugaler Reihenfolge; durch die erste derselben wird nach innen eine Phellodermzelle gebildet, durch die zweite nach aussen meist eine nicht verkorkende Phelloidzelle; sodann folgen die Theilungen in centripetaler Reihenfolge und es ist für Spiraea inebricans sowie für die sich ganz analog verhaltenden **Sp. opulifolia** und **amurensis** charakteristisch, dass je mehrere 2—4 und 5 Korkzellen in radialer Reihe hinter einander liegen, ehe wieder eine unverkorkte Phelloidzelle auftritt. Unregelmässigkeiten sind, dass oft auch die äusserste Zelle verkorkt, oder dass sich dort 2 Phelloidzellen finden; die gleichen Abnormitäten kommen übrigens auch tiefer im Kork wieder vor, so dass wir hie und da 2 Phelloidzellen aber ebenso auch auf grössere Strecken in tangentialer Richtung auch gar keine Phelloidzelle finden. Die Verhältnisse sind hier ziemlich schwer zu eruiren, gerade wegen des Wechsels in der Anzahl von Phelloderm-, Phelloid- und Phellemzellen.

Dann, wenn anfänglich gleich 2—3 Phellodermzellen gebildet werden, entstehen gleich 3—4 oder selbst 5 Tangentialwände in centrifugaler Richtung. Charakteristisch für diese II. Gruppe der Spiraeen sind folgende Momente:

a. Beginn der Korkbildung innerhalb des dickwandigen Bastes;

b. gleich anfängliche Bildungen von 1—3 Phellodermzellen.

3. Wechselnde Lagen von 3—5 und 6 Zellreihen von Korkzellen mit meist nur 1 Zellreihe mächtigen Phelloidlamelle.

III. Spiraea sorbifolia, grandiflora, caesia, Pallasii, Lindleyana. Bei allen diesen Arten beginnt die Korkbildung nur 6—8 Zellreihen innerhalb der Epidermis; es liegen zwischen dem dickwandigen Bast und der Korkmutterzelle noch je 8—10 Zellreihen; eine Schutzscheide kommt nicht vor; die Korkzellen selbst verdicken sich in der nach aussen gelegenen Wand und theilweise auch noch von da in den Radialwänden; die Korkbildung beginnt sehr hoch oben, während bei der 4. Gruppe speciell dieselbe erst in tieferen Internodien auftritt.

IV. Spiraea chamaedrifolia, crenata, confusa, flexuosa, prunifolia, Schinabecki, pulchella. Diese Gruppe zeichnet sich wieder durch eigenartige Verhältnisse aus. Zunächst findet sich eine total verkorkte und in der äusseren Wand

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0128-4

sowie an der äusseren Hälfte der Radialwände verdickte Schutzscheide und die primäre Rinde ist bereits abgestorben (braun gefärbt), ehe Korkbildung aufgetreten ist. Der dickwandige Bast liegt 2—3 Zellreihen innerhalb der Schutzscheide. Es werden zunächst den Schutzscheidezellen völlig ähnliche Korkzellen in centripetaler Reihenfolge gebildet; erst nach der 3. oder 4. Korkzelle tritt eine Phellodermzelle auf. Weiter wurden die Verhältnisse nicht studiert; doch sei noch bemerkt, dass ich bei dieser Gruppe von Spiraeen Phelloidzellen nicht beobachtet habe.

Dryas octopetala. Die Korkbildung beginnt oft direkt ausserhalb des dickwandigen Bastes, oft aber auch 2, 3, selbst 4—5 Zellreihen von diesem entfernt. Durch die erste Wand wird sofort eine Phellodermzelle gebildet; von aussen nach innen zu wechseln dann wieder Phelloidzellen (oft 2—3) mit Korkzellen; häufig wird durch die 3. oder 4. Tangentialwand nach innen bereits wieder eine Phellodermzelle gebildet.

Die Korkbildung selbst ist nur schwach entwickelt, ob in älteren Stengeln mehrere Kork- und Phelloidlamellen wechseln, konnte ich nicht eruiren.

Rubus. Am besten untersuchte ich aus dieser Gattung **Rubus idaeus** und **R. odoratus**, kann aber angeben, dass die übrigen Rubusarten sich gleich verhalten, wenigstens bezüglich des Beginns der Korkbildung.

Während bei den meisten bisher betrachteten Arten (einige Spiraeen ausgenommen) die Korkbildung in der secundären Rinde, d. h. innerhalb des dickwandigen Bastes oder wo dieser fehlt, gleich unmittelbar innerhalb der Schutzscheide im Sinne Caspary's auftritt, wird bei der Gattung Rubus die innerste Zelllage der primären Rinde[1]) zur Korkmutterzelle. Der dickwandige Bast bildet bei **Rubus idaeus** einen mächtigen, durch die Markstrahlen unterbrochenen Ring. Die Reihenfolge der im Phellogen entstehenden Tangentialwände ist folgende. Durch die erste Wand wird nach innen eine als Mutterzelle für die zweite Lamelle bestimmte Zelle abgeschnitten, die sich einstweilen nicht weiter verändert; die zweite Tangentialwand theilt die äussere der beiden Tochterzellen in zwei, deren äussere zur Phelloidzelle, die innere zur Korkzelle wird; ist die mittlere der Zellen verkorkt, so tritt die Theilung in die zuerst nach innen abgeschnittene Zelle über und geht in der gleichen Weise weiter. Doch kommen bei dieser Pflanze anscheinend zahlreiche Unregelmässigkeiten vor. Einmal kann gleich die äusserste Zelle verkorken; in diesem Falle theilt sich die äussere der

---

[1]) Bemerkt sei, dass die innerste Zelllage der primären Rinde nicht eine Schutzscheide im Sinne Caspary's ist, sondern eine einfache, nicht mit dem dunklen Punkt versehene Zellreihe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0129-2

durch die erste Tangentialwand gebildeten Zellen eben nicht mehr; oder es entstehen besonders in der zweiten und dritten Lamelle (sehr selten in der äussersten) zwei, selbst drei Tangentialwände, dann schieben sich zwei selbst drei Phelloidzellen zwischen je zwei Korkzellen ein; selbst zwei Korkzellen kommen in radialer Richtung neben einander vor. Auch bei dieser Pflanze zeigen die jungen Korkzellen, wenn sie eben ihre Grösse erreicht haben, den dunklen Punkt; alsbald aber verkorken sie ganz, verdicken sich nachträglich gleichmässig und können sich selbst in diesem Zustande noch theilen. Die übrigen Verhältnisse sind genau dieselben, wie bei Potentilla. An jenen Stellen, an denen der Sklerenchymring durch Markstrahlengewebe unterbrochen ist, ist die Korkwucherung eine stärkere; hier liegen dann oft zwischen je zwei Korkzellen 2, selbst drei Phelloidzellen. Phellodermzellen treten bei Rubus idaeus vor der dritten Korklamelle nicht auf.

Rubus odoratus, sowie die übrigen Rubusarten zeichnen sich nur dadurch vor Rubus idaeus aus, dass bereits durch die erste Wand nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten wird, während nur wenige Kork- resp. Phelloidlagen sich bilden. Im übrigen zeigen Korkzellen und Phelloidzellen das nämliche Verhalten, wie bei Rubus idaeus.

Rosa. Ganz abweichend von den bisher betrachteten Rosaceen verhält sich die Gattung Rosa, bei welcher die Korkbildung erst in ziemlich alten Stengeln in der Epidermiszelle auftritt. Die Epidermiszelle besitzt eine sehr stark verdickte Aussenwand; die Tangentialwände treten in rein centripetaler Reihenfolge auf; ehe eine zweite Zelle gebildet wird, ist die erste bereits verkorkt.

Schutzscheide und Korkzelle.

Wie aus meiner bisherigen Darstellung hervorgeht, habe ich mit Bestimmtheit nachgewiesen, dass die jugendliche Korkzelle bei manchen der behandelten Gewächse, wenn sie eben ihre volle Grösse erreicht hat, vorerst nur an einer geringen Stelle sämmtlicher Radialwände verkorkt. Mit der Verkorkung ist jedesmal auch eine Dehnung (ein Längerwerden) der verkorkten Membranpartie verbunden, wodurch bei derartigen, nur partiell verkorkten Membranen eine Faltung gerade dieser verkorkten Membranstrecke nothwendig wird; denn die unverkorkte Membran ist starrer als die verkorkte; daher tritt bei letzterer die wellige Faltung ein. Durch diese wellige Faltung nun wird der dunkle Punkt oder, wo eine grössere Strecke der Membran verkorkt, eine dunkle Linie und bei ganz verkorkten Zellen unmittelbar nach der Verkorkung,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0130-3

ehe andere Veränderungen an der Membran der Korkzelle eintreten, die eigenartige dunkle Contour der ganzen Korkzelle hervorgebracht. Ich möchte zwar diese Eigenthümlichkeit der verkorkten Membran nicht ausschliesslich der Wellung zuschreiben, obwohl anzunehmen ist, dass sie einen grossen Antheil daran hat; ich konstatire dadurch vielmehr nur das optische Verhalten der Korkmembran gegenüber den unverkorkten, ein Verhalten, welches dem Eingeweihten sofort jede Korkzelle erkennen lässt.

Diese Wellung ist stets, besonders bei etwas schiefen Schnitten wahrnehmbar und die Wellen selbst stehen stets senkrecht zur Längslinie der betreffenden Membran.

Am auffallendsten tritt diese Wellung bei Melaleuca hervor; sie wurde bereits von Sanio [1]) beobachtet und folgendermassen beschrieben: „Man sieht in den grossen Korkzellen hyaline Ringe in tangentialer Richtung (aber nur an den Radialwänden, Anm. d. Verf.) ausgespannt; an frischen Zweigen erscheinen diese Ringe homogen und färben sich auf Zusatz von Chlorzinkjod, wie die Korkzellen gelb; wenn die Zweige dagegen etwas trocken sind, so erscheinen sie wellig verunebnet. Macht man feine Querschnitte durch dieselben, so erfährt man, dass sie einer partiellen, ringförmigen Verdickung der Korkzellen (d. h. der Radialwände, Anm. d. Verf.) entsprechen; häufig aber aber findet man auch, dass an dieser Stelle die beiden Wandungen der aneinanderstossenden Zellen auseinandergewichen sind und eine Spalte zwischen sich gelassen haben. Letzteres Vorkommen halte ich für ein sekundäres und glaube, dass jene wellige Verunebnung eben ihren Grund hat in einem stellenweise erfolgten, stellenweise unterbliebenen Auseinanderweichen der Zellenwandungen.“ Im Jahrgange 1865 der Botanischen Zeitung p. 176 nimmt Sanio diese seine Angaben zurück und bemerkt ausdrücklich, „dass der dunkle Punkt der Schutzscheide die grösste Aehnlichkeit mit einem Bande in den Korkzellen von Melaleuca (styphelioides, imbricata, hypericifolia) und Callistemon lanuginosus habe; die Untersuchung lehre, dass diese ringförmigen Bänder durch eine lokale, äusserst zierliche Faltung hervorgebracht werde.“ Ich muss auf Grund meiner Untersuchungen diese letztere Ansicht Sanio's als zutreffend und richtig erklären, doch ist die Faltung nicht gerade besonders zart und gleichmässig; die Wellung ist im Gegentheil ungleichmässig; erklären lässt sich diese Eigenthümlichkeit leicht. Wie schon oben bemerkt, strecken sich verkorkte Membranen und eine wellige Faltung tritt besonders deutlich hervor, wenn verkorkte Wandpartien zwischen unverkorkten sich befinden. Wenn nun eine ganz geringe Strecke der Membran verkorkt, so entsteht dadurch infolge der Wellung der bekannte Caspary'sche dunkle Punkt, betrifft aber die Verkorkung eine grössere Strecke der Radialwände, wie es bei den

[1]) Sanio, l. c. p. 102; vergleiche auch Fig. 79 der gleichen Abhandlung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0131-9

noch dazu radialgestreckten Korkzellen der Melaleucaarten der Fall ist, so entsteht ein Korkband, welches starke Wellung zeigt. Dieses Korkband allein schon genügt, um die Meinung hervorzurufen, dass die Radialwände eine linsenförmige Verdickung zeigen. Wie Sanio bereits vermuthete, ist die wellige Partie der Membran der Radialwände verkorkt, während die übrigen Partien, speciell also auch die Tangentialwände noch nicht an der Verkorkung participirten. Höhnel dagegen hält die erste Ansicht Sanio's für richtig, mit Ausnahme der Angabe, dass gerade an Stelle der Verdickung (an den in der Mitte stark wellig gebogenen Radialwänden) die beiden Wandungen auseinander weichen. „Unverständlich ist mir aber," sagt v. Höhnel, „wenn Sanio später (Bot. Zeitung 1865 p. 176) die ringförmigen Bänder als durch eine ‚locale, zarte, äussert zierliche Faltung hervorgebracht' sein lassen will und die früher gegebene vollkommen richtige Erklärung widerruft. Mit dem schwarzen Punkt Caspary's hat diese Bildung nichts zu thun und ich habe gefunden, dass wir es hier mit einer lokalen Verdickung der Suberielamelle (und nur dieser) zu thun haben." Wenn auch thatsächlich an der bezeichneten Stelle bei Melaleuca, Callistemon eine schwache Verdickung der verkorkten Partie der Membran nicht in Abrede gestellt werden kann (schon das optische Aussehen allein lässt dem Geübten eine Verdickung vermuthen), so muss ich doch die Gegenwart des Caspary'schen dunklen Punktes (resp. Linie) aufrecht erhalten.

Für mich handelt es sich nunmehr darum, den strikten Beweis dafür zu liefern, dass zwischen Korkzellen und Schutzscheidezellen (im Sinne Caspary's) ein Unterschied in morphologischer und sogar in physiologischer Beziehung nicht besteht.

Der Beweis für diese meine Behauptung ist erbracht, wenn es mir gelingt, den Nachweis zu liefern, dass die Korkzellen und die Schutzscheidezellen in allen wesentlichen Momenten, in anatomischer, morphologischer und physiologischer Beziehung übereinstimmen.

Die Schutzscheiden im Sinne Caspary's sind charakterisirt durch den dunklen Punkt (resp. Linie) auf allen 4 Radialwänden, der bekanntlich durch die infolge der Verkorkung der betreffenden Membranpartie bedingte Wellung hervorgerufen wird. Wenn Schwendener[1]) angibt, dass diese Wellung eigentlich nicht zu den anatomischen Merkmalen gehöre, da sie erst in Folge einer Verminderung des ursprünglichen Turgors der Scheidezellen oder der ursprünglichen Zugspannung eintritt, und im lebenden Organ

[1]) Schwendener: Die Schutzscheide und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1882, p. 5.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0132-5

meist gar nicht vorhanden ist, so vermag ich dieser Anschauung nicht beizupflichten. Die Verkorkung und damit die Wellung der betreffenden Membran resp. Membranpartie tritt in den lebenden Zellen ein und ist an noch lebenden Zellen zu beobachten; denn Zellen, welche bereits in einem jüngeren Stadium diese Wellung zeigen, sind später nochmals theilungsfähig.

Ich habe weiter oben in meiner Darlegung den Beweis geliefert, dass bei gewissen Pflanzen (Lythraceen, Onagraceen, Rosaceen, wie Geum, Potentilla, Rubus, Poterium, Alchemilla etc. siehe oben) in den jugendlichen Korkzellen, wenn sie ihre normale Grösse erreicht haben, eine partielle Verkorkung in den Radialwänden und der dadurch bedingte dunkle Punkt in der gleichen Weise auftritt, wie in den Schutzscheidezellen. Bei manchen Pflanzen wird eine grössere Partie der Radialwände der Verkorkung anheimgegeben, wodurch, wie schon bemerkt, eine dunkle Linie statt des Punktes entsteht. Bei Einwirkung conzentrirter Schwefelsäure und sonstiger zur Erkennung des Korkgewebes dienender Reagentien ergibt sich vollkommene Uebereinstimmung betreffs des dunklen Punktes sowohl bei den so beschaffenen Korkzellen als auch bei den Zellen der Schutzscheide.

Als weiteres Moment für die Uebereinstimmung von Kork- und Schutzscheidezellen ist der Umstand hervorzuheben, dass da, wo die Korkzellen der oben besprochenen Pflanzen sich durch eine oder mehrere Radialwände nachträglich fächern, der besagte dunkle Punkt an diesen nachträglichen Radialwänden nicht zu beobachten ist, ebensowenig, als es mir je gelang, an den nachträglich in den Schutzscheidezellen auftretenden Radialwänden diesen dunklen Punkt zu sehen.

Dieser Umstand hat aber durchaus nichts befremdendes. Diese nachträglichen, infolge bedeutender tangentialer Streckung der Kork- und Schutzscheidezellen auftretenden Radialwände entstehen eben erst zu einer Zeit, in welcher die primären Wände der betreffenden Zellen längst verkorkt sind; es tritt demnach in diesen nachträglichen Wänden eine sofortige totale und nicht eine den dunklen Punkt bedingende partielle Verkorkung ein.

Während es nun in der Schutzscheide der allermeisten Gewächse, besonders bei krautartigen oberirdischen Axenorganen und bei den Wurzeln (in letzteren ist die Schutzscheide im Sinne Caspary's eine ausnahmslose Erscheinung) mit der partiellen Verkorkung der Radialwände, wodurch ein dunkler Punkt resp. eine dunkle Linie entsteht, sein Bewenden hat, kommt doch auch bei vielen Gewächsen eine totale Verkorkung der Membranen der Schutzscheidezellen, meist sogar noch in Verbindung mit einer ringsumgehenden gleichmässigen oder auch nur mit einer einseitigen Verdick-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0133-1

ung resp. Verholzung vor. Am besten sind diese nachträglichen Umgestaltungen der Schutzscheiden von Schwendener[1]) bei den Monocotyledonen untersucht worden. Für die Dicotyledonen freilich fehlen Angaben in der Literatur fast ganz. Da aber bei den Monocotyledonen Korkbildung nur sehr selten auftritt (Philodendron, Dracaena (?), Palmen (?)), so bin ich gezwungen, mit meinen Angaben auf die ganz analogen Verhältnisse bei den Monocotyledonen zu verweisen.

Was die Verdickung der Scheidezellmembranen anbelangt, so findet sich dieselbe nach Schwendener[2]) bei Monocotyledonen häufig, bei Dicotyledonen äusserst selten, bei Gymnospermen und Archegoniaten gar nirgends. Russow[3]) unterschied anfänglich die ringsum gleichmässig verdickten Scheiden als Streifungsscheiden, später als O-Scheiden und dagegen diejenigen mit verdickten Radial- und Innenwänden als Stütz- oder (Scheiden. Während ich erstere, also die O-Scheiden, mehrfach beobachtete, fand ich letztere nicht, dagegen sah ich eine Modifikation derselben mit verdickten Radial- und Aussenwänden, nemlich bei Spiraea opulifolia. Sanio erwähnt für diese Pflanze eine gleichmässig dünne Wand, doch er hat nur die ersten Anfänge der Korkbildung bei Spiraea opulifolia untersucht. Nach Schwendener bilden diese durch nachträgliche Verdickung und Verholzung umgestalteten Scheidezellen eine mechanische Verstärkung der Scheide, welcher Ansicht ich vollkommen beipflichte. Ganz genau wie die Scheidezellen verhalten sich bei Spiraea opulifolia, bei Rubus und den anderen untersuchten Rosaceen auch die Korkzellen. Da wo die Schutzscheide gleichmässig sich verdickt, thun dies auch die Korkzellen und da, wo solche in der angegebenen Form einseitig verdickte Scheidezellen vorkommen, zeigen auch die Korkzellen später ganz die gleiche Verdickung unter den gleichen Verhältnissen. Daneben ist das optische Aussehen, die physiologische Funktion und die chemische Beschaffenheit der Wandung ganz die gleiche.

Bis zu einem gewissen Grade versieht diese modificirte Schutzscheide sogar die physiologische Funktion des Korkes, wie ich mich bei Spiraea chamaedrifolia, crenata, confusa etc.[4]) überzeugte. Bei diesen Pflanzen möchte man nämlich zu einer gewissen Zeit nach dem makroscopischen Aussehen der Rinde zu schliessen, vermuthen, dass Korkbildung bereits eingetreten sei; die mikroskopische Untersuchung ergibt aber, dass

---

[1]) Schwendener: l. c. p. 25 ff.

[2]) Schwendener: l. c. p. 26 ff.

[3]) Russow: Vergleichende Untersuchungen etc. Petersburg 1872 und Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat 1875.

[4]) Siehe oben Gruppe IV der Spiraeen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0134-6

zwar die primäre Rinde bis zur Schutzscheide bereits abgetrocknet und geschrumpft ist, ohne dass jedoch Korkbildung bereits eingetreten sei. Es genügt also diese so modificirte Schutzscheide, um die ausserhalb der Schutzscheide gelegene primäre Rinde von der Ernährung und Wasserzufuhr abzuschneiden.

Die Verkorkung der Schutscheiden, welche von Sanio[1]), Caspary und anderen Autoren vermuthet, aber nie bestimmt ausgesprochen wurde, hat Höhnel[2]) mit aller Sicherheit nachgewiesen und auch Schwendener[3]) konstatiert von neuem die totale Verkorkung der Membran für manche Pflanzen. Schwendener nun hat auch zugleich noch den Nachweis geliefert, dass derartige, selbst vollständig verkorkte Schutzscheide- und Korkzellen nicht absolut impermeabel sind (die Schutzscheidezellen mit dem einfachen dunklen Punkte sind es überhaupt nicht, da ja gerade die Tangentialwände nicht verkorkt sind). Denn wenn diese Schutzscheide- und Korkzellen absolut impermeabel für Wasser und plastische Stoffe wären, so könnten nach der totalen Verkorkung innerhalb der Korklamelle der betreffenden Zellen liegende Verdickungen oder gar neue Wände, wie wir sie bei manchen dieser Zellen beobachten, nicht mehr auftreten. Ferner, und diesen Punkt halte ich für noch schlagender, könnten sich da, wo das Phelloid in grosser Mächtigkeit erzeugt wird, wie bei Spiraea filipendula in den knolligen Wurzeln, Reservestoffe in solcher Menge nicht ansammeln, da sowohl im dünnen wie im knolligen Theile der Wurzel gleichviel Korkzelllagen sich vorfinden und weder von oben noch von unten her die Stoffe zur Bildung der Stärke eindringen können. Erschwert wird durch das Vorhandensein einer allseitig verkorkten Schutzscheide die Permeabilität ausserordentlich, so dass, wie oben gezeigt wurde, das Vorkommen derartiger Schutzscheiden genügt, um die ausserhalb ihr liegende primäre Rinde zum Absterben zu bringen.

Aus dem in diesem Abschnitte Gesagten erhellt also mit zwingender Nothwendigkeit, die vollkommene Uebereinstimmung der Korkzellen mit den Schutzscheidezellen in jeder Beziehung; nur der einzige Unterschied könnte allenfalls hervorgehoben werden, dass die Zellen der Schutzscheide nicht immer und nicht bei allen Pflanzen in allen ihren Wandungen verkorken, sondern dass es oft bei der partiellen Verkorkung der Radialwände sein Bewenden hat.

---

[1]) Sanio l. c. [2]) Höhnel l. c. p. 632 ff. [3]) Schwendener l. c. p. 38 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0135-2

Zur Kritik des Sanio'schen Korkbildungs-Gesetzes.

Sanio[1]) hat in seiner Arbeit über Bau und Entwicklung des Korkes auf Grund seiner ziemlich umfassenden Arbeit 5 Typen aufgestellt, nach welchen die Korkbildung am Anfange vor sich geht. Diese 5 Typen wurden seither von allen Autoren, welche sich eingehender mit der Entwicklungsgeschichte des Korkes beschäftigen mussten, angenommen.

Diese 5 Typen Sanio's sind kurz ausgedrückt folgende:

1. Generatio suberis centripeta[2]) Die Korkmutterzelle theilt sich durch eine Tangentialwand in zwei Tochterzellen; von diesen bildet sich die äussere zu einer Korkzelle um, die innere übernimmt die ferneren Theilungen in der gleichen Weise, so dass jedesmal die äussere Zelle verkorkt, die innere theilungsfähig bleibt; d. h. die Tangentialwände treten in rein centripetaler Reihenfolge auf.

2. Generatio suberis centrifuga. Der umgekehrte Fall. Die innere der gebildeten Tochterzellen geht in eine Dauerzelle über, die äussere übernimmt die ferneren Theilungen, d. h. die Tangentialwände treten in rein centrifugaler Reihenfolge auf.

3. Generatio suberis centrifugo-reciproca. In der Korkmutterzelle entstehen 3 oder mehr Tangentialwände in centrifugaler Reihenfolge, später aber treten in centripetaler Reihenfolge sich bildende Tangentialwände in einer ausserhalb der beiden innersten Zellen liegenden Zelle auf.

4. Generatio suberis centripeto-intermedia. In den Korkmutterzellen entstehen 2 Tangentialwände in centripetaler Reihenfolge; von den gebildeten 3 Zellen wird die äusserste zu einer Korkzelle, die innerste zur Korkmutterzelle und die nunmehr in centripetaler Richtung auftretenden Tangentialwände entstehen in der mittleren Zelle.

5. Generatio suberis centrifo-intermedia. Die ersten 2 Tangentialwände entstehen in der Korkmutterzelle in centrifugaler Reihenfolge; die äusserste der drei gebildeten Zellen wird zur Korkzelle, die innerste zur Korkrindenzelle und die mittlere übernimmt dann die Theilungen, die nunmehr in centripetaler Reihenfolge auftreten. —

---

[1]) Sanio l. c. p. 44 ff.

[2]) Anmerkung. Ohne mich als Philologen aufspielen zu wollen, bemerke ich nur, dass centripeto ganz falsch gebildet ist und besser durch centripetens oder einfach centripetalis zu ersetzen sei.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0136-8

Nach den weiter oben von mir dargelegten Beobachtungen lässt sich der Typus, wie er uns bei den Rosaceen mit Ausnahme von Spiraea entgegentritt, durchaus nicht in einem der hier aufgeführten Typen Sanio's unterbringen. Ferner hat Sanio selbst bereits in allen Typen, mit Ausnahme des rein centripetalen mehr oder weniger, oft zahlreiche Ausnahmen constatiert, welche die von ihm aufgestellten Gesetze in eigenthümlichem Lichte erscheinen lassen. Wenn ich mich auch anfänglich mit dieser Darstellungsweise Sanio's einverstanden erklären musste, so lange ich wenigstens nur die Sanio'schen Untersuchungsobjecte einer Prüfung unterwarf, so kam ich doch im Laufe meiner Untersuchungen, ganz besonders als ich Lonicera Caprifolium studiert und die merkwürdige Art der Korkbildung bei den oben erwähnten Rosaceen kennen gelernt hatte, ganz besonders aber, als mir die Entstehung des Korkes bei Spiraea opulifolia und pruinosa klar geworden war, zur Ueberzeugung, dass diese Typen Sanio's vielfacher Modificationen bedürfen. Die weitere Frage war nun die, ob sich nicht ein einheitliches Gesetz für die Entwicklung des Korkes aufstellen lasse. Und in der That bin ich zur Ansicht gekommen, dass ein derartiges, höchst einfaches Gesetz existiert, das ich nunmehr charakterisieren und in kurzen Zügen begründen werde.

Dieses Gesetz lautet: Alle **Korkzellen** entstehen in centripetaler, alle **Phellodermzellen** in centrifugaler Reihenfolge. Die Zeit für die Bildung von Phellodermzellen aber ist eine verschiedene. Phellodermzellen werden nie gebildet durch eine spätere, oder durch die zweite, oder durch die erste, oder durch die ersten 2 oder mehr Tangentialwände.

Sanio hätte, wenn seine Untersuchungen erschöpfend gewesen wären, nämlich auch noch eine Generatio suberis centripeto-reciproca annehmen müssen, wobei vorerst durch mehrere in centripetaler Reihenfolge auftretende Tangentialwände nach aussen Korkzellen und erst durch die 3. oder eine spätere Wand eine Phellodermzelle gebildet wird. Dieser Fall findet sich nämlich ebenfalls.

Die Bildung von Phellodermzellen findet nicht bei allen Pflanzen statt; da aber, wo solche Zellen entstehen, sind andere Verhältnisse als die Zeit der Bildung, wie Sanio annahm, massgebend. Zum Beweise für meine eben aufgestellten Behauptungen übergehend, möchte ich vorerst die Existenz einer rein centrifugalen Korkbildung negiren.

Für Lonicera Caprifolium gibt Sanio an, dass in der unmittelbar innerhalb eines geschlossenen Ringes weiter, langgestreckter verdickter und verholzter Zellen gelegenen Zellreihe 4 — 5 tangentiale Scheidewände in rein centrifugaler Reihenfolge ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0137-4

stehen. Die innerste,[1]) manchmal auch die beiden innersten werden zu Korkrindenzellen (Phellodermzellen), die übrigen verkorken sämmtlich in der Richtung von aussen nach innen.

Ich untersuchte nun gleichfalls Lonicera Caprifolium, sowie auch Lonicera perlucens und Symphoricarpus racemosus.

Die von mir gemachten Beobachtungen sind bei Lonicera Caprifolium folgende:

Sanio gibt in seiner Arbeit leider nie bestimmt an, ob die zur Untersuchung verwendeten Zweige oder Stengelstücke kräftig oder schwach entwickelt waren; ich hatte natürlich anfänglich auch nicht auf diese Verhältnisse geachtet, bis mir nicht die thatsächlichen Verhältnisse klar geworden waren. Die von mir untersuchten Stengelstücke bei Lonicera Caprifolium gehörten zu den schwachen Trieben; die betreffende Pflanze war nicht kräftig und bildete auch keine schönen, kräftigen Triebe, wie ich sie oft bei Lonicera Periclymenum im Freien zu beobachten Gelegenheit hatte.

Es fanden sich bei meinen Exemplaren folgende Verhältnisse.

1. Durch die erste Tangentialwand bereits wurde nach aussen eine Korkzelle abgeschnitten, die innere Zelle blieb Korkmutterzelle.

2. Durch die zweite Tangentialwand wurde nach aussen gleichfalls eine Korkzelle gebildet (durch die erste nach innen eine Phellodermzelle).

3. Durch die erste Wand wird nach aussen eine Korkzelle, durch die 2. nach innen eine Korkrindenzelle (Phellodermzelle) gebildet; durch die dritte, zwischen den beiden ersten auftretende Wand nach aussen eine Korkzelle (centripetal-intermediär).

4. Durch die erste Wand wird nach innen eine Korkrindenzelle, durch die zweite nach aussen eine Korkzelle gebildet, centrifugal-intermediär.

5. Endlich können 3, selbst 4 Tangentialwände in centrifugaler Reihenfolge entstehen und erst nach der 3. oder selbst 4. Wand treten Wände in centripetaler Reihenfolge auf (centrifugal-reciproc). Also haben wir hier in einer einzigen Pflanze in Zweigen verschiedener Dicke gleich 4 Sanio'sche Korkbildungstypen. Oft beobachtet man selbst auf einem einzigen Querschnitt 2 und selbst 3 solcher Typen.

Ein Gesetz mit sovielen Ausnahmen wäre sonderbar. Sanio hat aber bei Lonicera Caprifolium noch einen anderen direkten Beobachtungsfehler gemacht. Er hat näm-

---

[1]) Ich wähle im Gegensatz zu Sanio den Ausdruck innerste statt unterste, weil mir dies mit Rücksicht auf die Lage der Zellen richtiger zu sein scheint, denn die Phellodermzellen liegen tiefer nach innen, der Axe des Stengels näher, die Korkzellen aber nach aussen zu, der Peripherie zugekehrt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0138-0

lich von der Zartheit der Tangentialwandungen auf das Alter einen Schluss gezogen. Wenn dies auch vielfach zutrifft, so gibt es doch auch Ausnahmen und zu diesen Ausnahmen gehört gerade Lonicera Caprifolium. Die eben verkorkten Wandungen der Korkzellen sind nämlich äusserst zart, später verdicken sie sich etwas. Die Theilungen erfolgen zugleich sehr rasch auf einander.

Da wo 4 Tangentialwände in der Korkmutterzelle auftreten, werden vorerst 3 Wände in centrifugaler Richtung gebildet; die 4. Wand tritt aber zwischen der 2. und 3. Wand auf; so dass die äusserste Korkzelle unter den wirklichen Korkzellen thatsächlich auch die älteste ist. Die Verkorkung erfolgt nämlich stets in den ältesten Korkzellen zuerst und zuletzt in den jüngsten und nicht wie Sanio für Lonicera angibt, zuerst in der jüngsten und dann zuletzt in der ältesten Korkzelle. Damit glaube ich den Beweis geliefert zu haben, dass die in einer Korkmutterzelle successive auftretenden Tangentialwände nicht in rein centrifugaler Reihenfolge entstehen können; nur der eine Fall wäre möglich, wenn nämlich nur die äusserste Zelle verkorken würde; ein Fall, den weder Sanio, wie es scheint, noch auch ich beobachtet haben. Die Generatio suberis centrifuga wäre demnach einstweilen zu streichen.

Den zweiten Beweis für die Unhaltbarkeit der von Sanio aufgestellten Typen liefert Sanio selbst[1]) bei Betrachtung der Korkbildung von Viburum Opulus. Sanio sagt: „Sehr viel Interessantes bietet Viburum Opulus in seiner Korkbildung. Es finden sich bei demselben alle Zellenfolgen vereinigt. Je nachdem man die Untersuchungen im Sommer, Früh- oder Spätherbst macht, wird man zu ganz verschiedenen Resultaten geführt. Da sich annehmen lässt, dass diejenige Zellenfolge die normale ist, welche sich während der kräftigsten Vegetationszeit zeigt, so habe ich diese Pflanze unter diese Abtheilung (centrifugal-reciproke Zellenfolge) gebracht. Im Sommer nämlich findet man bloss centrifugal-reciproke Zellenfolge, im Frühherbste beobachtete ich centrifugal-intermediäre Zellenfolge und im Spätherbste, beim Erlöschen aller Neubildungen, beobachtete ich die der centripetalen Zellenfolge eigenen Erscheinungen.“ Selbst den centripetal-internediären Typus konnte Sanio nachweisen. Ich bestreite diese Beobachtungen durchaus nicht, halte aber nicht die **Zeit,** wann die Korkbildung erfolgt, sondern vielmehr die **Dickenverhältnisse** des Zweiges, d. h. die vermehrte oder verminderte Gewebeentwicklung der einzelnen Gewebeformen für das Auftreten der verschiedenen Typen massgebend; ganz besonders wird davon die Bildung von Phellodermzellen beeinflusst.

---

[1]) l. c. p. 88.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0139-8

Ich brauche wohl nicht darauf hinzuweisen, dass die ersten Internodien eines Jahrestriebes nicht so dick werden als die darauf folgenden Internodien der mitten im Sommer gebildeten Internodien und dass dann die zuletzt gebildeten Internodien allmählich an Dicke wieder abnehmen. Daher beobachten wir bei Viburum Opulus im dicksten Theile des Jahrestriebes mehrere Korkrindenzellen, im schwächsten gar keine mehr, d. h. rein centripetale Reihenfolge der Tangentialwände. Hätte Sanio die tiefsten, aber etwas schwächeren Internodien eines Jahrestriebes dieser Pflanze untersucht, so würde er dort vielfach nicht mehr centrifugal-reciproke, sondern häufig centrifugal-intermediäre, ja sogar centripetal-intermediäre Reihenfolge beobachtet haben.

Diese Verhältnisse im Zusammenhange mit den von mir gegebenen, beweisen zur Genüge, dass selbst 3 und 4 von den Sanio'schen Typen bei einer und derselben Pflanze auftreten können und dass das Auftreten dieser verschiedenen Typen von Verhältnissen, die ausserhalb der Korkbildung liegen, abhängig sind und zwar soweit meine Untersuchungen bis jetzt reichen, von der massigeren oder geringeren Entwicklung auch aller **übrigen** Gewebeformen der Stengelorgane der gleichen Pflanze. Mit anderen Worten: Bei einer Pflanze kann in dicken Stengelstücken schon vor dem Auftreten der ersten Korkzelle Phelloderm gebildet werden, in dünneren Stengelstücken erst später oder es kann selbst unterbleiben. Ja auf dem gleichen Querschnitt können die gleichen Verhältnisse obwalten; wir wissen ja auch, dass die Gewebeentwicklung auf der einen Seite oft mehr gefördert ist als auf der anderen.

Dagegen dürfen wir nicht auch glauben, dass die gleichdicken Stammstücke zweier verschiedener Pflanzen auch die gleiche Mächtigkeit und Entwicklung des Korkes zeigen.

Diese meine Anschauung hat übrigens, wie gleichfalls aus meiner Untersuchung hervorgeht, ein vorzügliches Analogon in der Entwicklung des Phelloides. Wir haben dort gesehen, dass die Phelloidbildung an einer und derselben Pflanze mit der Zunahme der Massigkeit der übrigen Gewebe auch an Mächtigkeit zunimmt.

Fasse ich die Resultate dieses Abschnittes kurz zusammen, so ergibt sich folgendes Gesetz:

1. **Die Korkzellen entstehen in centripetaler, die Phellodermzellen in centrifugaler Reihenfolge,** d. h. die äusserste Korkzelle ist die älteste, die innerste Korkzelle die jüngste; [1]) die innerste Phellodermzelle ist die älteste, die äusserste die jüngste.

---

[1]) Nach Sanio wäre bei Lonicera die äusserste Korkzelle die zweit-, selbst oft die drittjüngste.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0140-9

2. Wenn Phelloderm gebildet wird (bei der sogenannten rein centripetalen Zellenfolge tritt ja Phelloderm nicht auf), so entsteht die erste Phellodermzelle erst, a) wenn bereits mehrere oder b) wenn erst eine Korkzelle gebildet ist oder c) vor der Bildung der ersten Korkzelle oder d) es entstehen erst 2 bis mehrere Phellodermzellen, ehe nach aussen eine Korkzelle abgeschnitten wird.

Kurzer Ueberblick über die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung.

Fasse ich die Resultate meiner Beobachtungen in möglichster Kürze zusammen, so ergeben sich folgende Sätze.

1. Die Bildung Phelloid führenden Phellems ist im Pflanzenreiche eine wenn auch seltene, so doch für einzelne Familien oder Unterabtheilungen von Familien, wie es scheint, konstante Erscheinung.

2. Kork mit eingeschlossenem Phelloid tritt nur dann auf, wenn die Korkinitialen sich tief in der primären oder gleich in der secundären befinden.

3. Phelloidführender Kork bildet sich in folgender Weise:

a. alle Tangentialwände erfolgen in rein centripetaler Reihenfolge.
Fuchsia, Epilobium, Gaultheria, Oenothera, Lythrum, Cuphea.

b. durch die erste Tangentialwand in der Korkmutterzelle wird nach innen eine Zelle abgeschnitten, welche zur Korkmutterzelle einer neuen Korklamelle wird; in der äusseren Zelle erfolgen nun 1—10 Wände in rein centripetaler Reihenfolge; die nach innen abgeschnittene Zelle wird stets zur Korkzelle, seltener auch noch die unmittelbar anstossende äussere Zelle; alle anderen Zellen der betreffenden Lamelle bleiben unverkorkt.
Poterium, Potentilla, Fragaria, Rubus, Agrimonia, Geum, Comarum.

c. in den anderen Fällen wird bald durch die erste, oder durch die zweite oder auch durch eine spätere Tangentialwand nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten; die Bildung von Kork und Phelloidzellen erfolgt aber stets in centripetaler Reihenfolge. Androsaemum, Spiraea opulifolia, inebricans, amurensis und sicher noch andere Species dieser Section der Gattung Spiraea.

4. Die Korkzellen können sich später nochmals durch eine Radialwand theilen.

5. Die Korkzellen mancher Pflanzen sind vollkommen mit den Schutzscheidezellen übereinstimmend und zeigen im jugendlichen Zustande sogar den dunklen Punkt der Schutzscheide im Sinne Caspary's.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0141-5

6. Bei manchen Pflanzen erleiden die Korkzellen im späteren Alter die gleichen Veränderungen wie ihre Schutzscheidezellen, totale oder einseitige Verdickung, gleiches anatomisches und physiologisches Verhalten.

7. Die Phelloidzellen, wenn sie einzeln zwischen je 2 Korkzellen liegen, besitzen da, wo ihre Radialwände an die Radialwände der innerhalb liegenden Korkzellen stossen, mehr oder weniger deutliche Intercellulargänge.

Die Anzahl der Phelloidzellen in einer Lamelle ist bei den verschiedenen Pflanzen verschieden, bei den einzelnen Arten aber abhängig von der Dicke des betreffenden Organes.

8. Die Phelloidzellen ermöglichen ein bequemes Lostrennen der einzelnen Lamellen, im übrigen sind sie gleichwerthig mit den Parenchymzellen des Gewebes, in welchem der Kork entsteht in physiologischer und anatomischer Beziehung (z. B. Chlorophyllgehalt im Stamme, Stärke in der Wurzel oder im Rhizom).

9. Korkbildung findet sich nicht nur an mehrjährigen Sträuchern und Bäumen, sondern selbst auch normal an vielen einjährigen Pflanzen.

10. Nicht verwerthbar für die Systematik sind alle Sanio'schen Typen mit Ausnahme des rein centripetalen.

11. Radialwände treten in den Korkmutterzellen in den verschiedensten Stadien auf.

12. Die Korkzellen entstehen stets in centripetaler Reihenfolge, die Phellodermzellen hingegen stets in centrifugaler Reihenfolge.

13. Die Entstehung von Korkrindenzellen bei den einzelnen Pflanzen ist von der Dicke, resp. kräftigen Entwicklung des betreffenden Organes, nicht aber von der Zeit des Beginnes der Korkbildung abhängig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0142-0

II. Der Kork in seiner Bedeutung für die Systematik.

Meinem hochverehrten Lehrer, Professor Radlkofer, gebührt das grosse Verdienst, in umfassendster Weise auf die Bedeutung anatomischer Merkmale für die Systematik aufmerksam gemacht zu haben, so dass heute nach meiner Ansicht jeder Systematiker sich der Aufgabe nicht mehr entschlagen kann, bei der Bestimmung kritischen und mangelhaften Materiales die anatomischen Merkmale zu berücksichtigen. Umgekehrt wird jeder Anatom gleichsam als Nebenresultat bei seinen Untersuchungen für die Systematik höchst brauchbare Merkmale zu Tage fördern.

Wie schon die Anordnung der Abschnitte in meiner vorausgehenden Darlegung zur Genüge andeutet, habe ich bereits auf die Systematik Rücksicht genommen und gezeigt, dass für ganze Gattungen, ja oft für ganze Familien ein einheitliches Gesetz rücksichtlich der Korkbildung obwaltet. Diese Befunde regten mich noch weiter an, durch eine Reihe von Untersuchungen am lebenden Materiale aus vielen Familien der Dicotyledonen möglichst alle jene Verhältnisse und Merkmale des Korkes zu eruiren, welche als konstante Merkmale für die Verwerthung in der Systematik von Bedeutung sind.

Ich weiss nun selbst zur Genüge, dass die Beobachtungen, die ich an einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Pflanzen machte, durchaus nicht hinreichen, um eine erschöpfende Uebersicht über alle bei der Korkbildung auftretenden Modificationen, die systematische Bedeutung haben, zu geben, gleichwohl stehe ich nicht an, meine Beobachtungen schon jetzt zu veröffentlichen und zwar gerade in der Absicht, für die Bedeutung der anatomischen Methode in der Systematik neue Beweise zu erbringen.

Bei der Feststellung der für die Systematik werthvollen Merkmale kommt es lediglich darauf an, die wirklich, sei es für die Art oder Gattung oder sogar Familie **konstanten** Merkmale von den inkonstanten zu scheiden; je gewissenhafter die Feststellung solcher konstanter Merkmale vorgenommen wird, desto grösseren Nutzen wird die Systematik aus ihnen für ihre Zwecke ziehen können.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0143-6

Wie die nachfolgende Darlegung zeigt, haben meine Untersuchungen wichtige Anhaltspunkte für die Systematik ergeben, die im Zusammenhalte mit anderen anatomischen Merkmalen selbstredend eine erhöhte Bedeutung gewinnen werden und ich zweifle keinen Augenblick, dass die anatomische Methode, sind erst noch umfassendere Untersuchungen gerade behufs Aufsuchung neuer Momente gemacht worden, in Zukunft von den Systematikern ihrem ganzen Werthe nach wird gewürdigt werden müssen.

Im Nachfolgenden möge es mir gestattet sein, zunächst jene Merkmale anzuführen, die nach meinem Dafürhalten und nach meinen Beobachtungen für die Systematik von Bedeutung sind und soweit sie auf den Kork und seine Bildung Bezug haben, bereits jetzt Verwendung finden können.

Das wichtigste Merkmal ist zunächst der **Ort des Beginnes für die Korkbildung.**

Schon Sanio und Möller haben in ihren mehrmals citirten Arbeiten darauf Rücksicht genommen und ich kann zunächst bestätigen, dass bei allen Individuen einer Species die Korkbildung **konstant** in der gleichen Zellreihe beginnt. Eine Ausnahme findet höchstens bei solchen Individuen satt, bei welchen auf irgend eine Weise die Gewebepartien, in denen Korkbildung auftritt, schon vor Beginn der Korkbildung eine Verletzung erfahren haben.

Schon Sanio führt bezüglich des Beginnes der Korkbildung folgende 5 Typen auf:

Korkbildung erfolgt:

1. in der Epidermis;
2. in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe;
3. in der zweiten oder dritten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe oder selbst in noch tieferen Schichten der primären Rinde;[1])
4. die Korkbildung beginnt in der innersten Zellreihe der primären Rinde, also unmittelbar ausserhalb des dickwandigen Bastes oder wo dieser fehlt, unmittelbar ausserhalb des Phloëms. In diesem Falle beobachtet man nie jene eigenartige Zellreihe, welche Caspary mit dem Namen „Schutzscheide“ belegte; diese innerste Zellreihe der primären Rinde ist, wenn Korkbildung in ihr auftritt, von anderen Rindenzellen höchstens durch grösseren Stärkegehalt ausgezeichnet;
5. endlich beginnt die Korkbildung in der sekundären Rinde und zwar:

---

[1]) Diese Rubrik lässt sich jedenfalls noch in 2 oder 3 weitere Rubriken abtheilen, sobald noch reichlichere Untersuchungen vorliegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0144-2

a. unmittelbar in der äussersten Zelllage der sekundären Rinde (also unmittelbar innerhalb der Schutzscheide), wenn dickwandiger Bast fehlt, oder:

b. bei Gegenwart von dickwandigem Baste in der ersten Zellreihe innerhalb desselben und zwar in einer ringförmigen Tangentialreihe, so dass da, wo der dickwandige Bastring allenfalls unterbrochen ist, was sehr häufig vorkommt, auch die den Bastring ergänzenden, oft sklerotisch werdenden Zellen nach aussen abgeschnitten werden.

Neben diesen für die Systematik wichtigen Momenten gibt es aber noch eine ziemliche Anzahl von Merkmalen, wodurch sich die Gruppen von Pflanzen, die zunächst bezüglich des Ortes, an dem die Korkbildung beginnt, eine Uebereinstimmung zeigen, in weitere Unterabtheilungen gebracht werden können.

1. Zunächst erwähne ich das Auftreten des im ersten Theile meiner Abhandlung eingehend erörterten phelloidführenden Korkes, der für ganze Sektionen von Gattungen, selbst für ganze Gattungen, ja sogar für ganze Familien charakteristisch ist.

2. Kommt Korkbildung tief in der primären Rinde, ja selbst innerhalb des dickwandigen Bastes vor, welcher kein Phelloid führt.

3. Von besonderer Bedeutung sind die nachträglichen Veränderungen, welche die Membranen der einzelnen Korkzellen erfahren; ich unterscheide zunächst drei charakteristische Vorkommnisse:

   a. die Membranen der Korkzellen bleiben stets dünnwandig;
   b. die Membranen der Korkzellen verdicken sich gleichmässig;
   c. die Korkzellen verdicken sich einseitig und zwar, wie ich schon angedeutet habe, in der äusseren Tangentialwand und in den dieser angrenzenden Partie der Radialwände.

4. Da, wo Phellodermzellen auftreten, bleiben diese unverholzt oder sie verholzen, d. h. sie werden sklerotisch.

5. Als ein weiteres und nicht unwesentliches Moment möchte ich ganz speziell noch die radiale Streckung der Korkzellen anführen, welche nicht nur für einzelne Species, sondern selbst oft für einzelne Gattungen charakteristisch ist.

6. Weniger auffallend, immerhin aber bei sorgfältiger Arbeit zu gebrauchen ist auch die geringere oder stärkere Streckung der Korkzellen in tangentialer Richtung, welche gleichfalls für einzelne Species, selbst Gattungen konstant ist.

7. Ferner kommt auch noch das Auftreten von Radialwänden in Betracht; solche Radialwände treten manchmal in grosser Anzahl auf, selbst da, wo die tangentiale

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0145-8

Streckung der Phellogenzelle eine geringe ist, oft aber auch nicht, wenn diese tangentiale Streckung eine ziemliche Grösse erreicht und auch in diesem Falle beobachtet man eine grosse Konstanz in dem Verhalten der Species einzelner Gruppen.

8. Von systematischer Bedeutung ist ferner das Verhalten einer grösseren Korklamelle gegenüber dem durch ein ausgiebigeres oder weniger ausgiebigeres Dickenwachsthum ausgeübten Druck der neu gebildeten Gefässbündelelemente; es werden nämlich die Korkzellen in radialer Richtung stark zusammengedrückt oder aber sie behalten für lange Zeit ihre ursprüngliche Gestalt unverändert bei.

9. Selbst der Ansatz der einzelnen Tangentialwände darf nicht ganz unberücksichtigt bleiben. In den meisten Fällen stossen nämlich die auftretenden Tangentialwände der neben einander liegenden Radialreihen in einer Kreislinie an einander, so dass die Korkzellen in einer tangentialen Reihe liegen, oder aber die auftretenden Tangentialwände treffen nicht auf einander und dann entsteht ein ganz anderes Bild.

10. Ich darf endlich nicht unerwähnt lassen, dass auch die rein centripetale Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände im Phellem ein wichtiges Merkmal darstellt.

Ich habe bei meinen Untersuchungen, soweit es sich um die praktische Verwerthbarkeit für systematische Zwecke handelt, nur die Anfangsstadien in der Korkbildung berücksichtigt, da diese am Herbarmaterial der meisten korkbildenden Pflanzen Untersuchung und Verwendung finden können; von der Aufsuchung später sich ergebende Differenzirungen konnte ich Abstand nehmen.

Als unbrauchbar für die Systematik muss das früher oder später erfolgende Auftreten von Phelloderm erklärt werden wegen der dabei obwaltenden Unregelmässigkeiten, die ich oben bereits ausführlich abgehandelt habe.

Aus dem Gesagten ergibt sich mit zwingender Nothwendigkeit, dass bei einer sehr grossen Anzahl von Gewächsen die Korkbildung allein schon für die Systematik sehr werthvolle Anhaltspunkte liefert; deren Bedeutung wird aber noch ungleich erhöht, wenn noch die anderen, speziell von Radlkofer und seiner Schule in Betracht gezogenen anatomischen Merkmale mit denjenigen der Korkbildung kombinirt werden. Es wäre meiner Ansicht nach eine höchst dankenswerthe Aufgabe, wenn eine übersichtliche Zusammenstellung schon jetzt gemacht würde; und ich bin der Ueberzeugung, dass dieses anatomische System, wie man es bezeichnen könnte, so manchen dunklen Punkt bezüglich der verwandtschaftlichen Verhältnisse der Species innerhalb

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0146-4

einer Sektion, der Sektionen innerhalb einer Gattung, ja selbst der Gattungen innerhalb einer Familie liefern würde.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen gehe ich zur systematischen Darlegung der Befunde meiner Untersuchungen über, indem ich nur kurz erörtere, bei welchen Gruppen des Pflanzenreiches wir überhaupt das Auftreten von Kork zu erwarten haben. In der Beantwortung dieser Frage ist zunächst die physiologische Funktion des Korkes massgebend. Bekanntlich fällt dem Korke die Aufgabe zu, etwa entstehende Risse und Sprünge der primären respektive sogar der sekundären Rinde zu schliessen. Nun aber treten solche aus inneren Ursachen erfolgende Verletzungen nur bei allen jenen Pflanzen ein, welche ein gar nicht einmal unbedeutendes Dickenwachsthum besitzen; die natürliche Folge ist also, dass wir Kork im eigentlichen Sinne des Wortes bei den Gymnospermen und Dikotyledonen mit Bestimmtheit erwarten können, und so ist es auch in der That. Aber selbst hier müssen wir sogar noch unterscheiden.

Einjährige Dikotyledonen und die oberirdischen Triebe durch Knollen und Rhizome ausdauernder Pflanzen werden wohl in den allermeisten Fällen keinen Kork aufweisen. Eine ausnahmslose Regel ist dies aber nicht; ich verweise in dieser Beziehung auf die im ersten Theile meiner Arbeit gemachten Erörterungen über die Korkbildung der Lythrariaceen, Hypericaceen und Onagrariaceen, bei welchen sowohl einjährige Pflanzen, Arten der Gattung Cuphea als auch die im Grunde genommen nur einjährigen oberirdischen Triebe von Hypericaceen, Onagrariaceen, Lythrariaceen eine normale Korkbildung aufweisen. Im ganzen und grossen ist aber bei allen diesen Pflanzen die Entwicklung gerade des Xylems eine verhältnissmässig bedeutende; es kann in Folge davon die tangentiale Streckung der oberflächlich gelegenen Zellreihen der primären Rinde mit der im innern vorgehenden Dilatation nicht gleichen Schritt halten, es muss somit nothwendig ein Zerreissen der Epidermis und der innerhalb liegenden primären Rinde eintreten, wodurch die Nothwendigkeit der Korkbildung als Ersatz für die verloren gegangene Cuticula nothwendig ist. Ganz anders verhält es sich bei jenen krautartigen Pflanzen, deren Gewebe im Querschnitt der Hauptsache nach aus Grundgewebe besteht und bei welchen im Verhältniss dazu die Neubildung durch das Cambium nur unbedeutend sind. Hier ist die Bildung eines Schutzgewebes, wie es der Kork ist, nicht nothwendig.

A. Acotyledonen.

Sämmtlichen Angehörigen dieser Pflanzengruppe fehlt ein nachträgliches Dickenwachsthum; wenn die Stengel der Gefässkryptogamen mit der vollkommenen Aus-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0147-0

bildung der Elemente des Grundgewebes und des Gefässbündelsystems ihre entsprechende Dicke erreicht haben, hört jede Dilatation auf.

Korkbildung ist daher unnöthig und auch noch in keinem Falle beobachtet worden.

B. Monocotyledonen.

Die Monocotyledonen verhalten sich bezüglich des Dickenwachsthums den Acotyledonen ganz analog. In der That habe ich eine Korkbildung nicht sehen können. Ich möchte jedoch darauf hinweisen, dass bei einigen Liliaceen eine eigenthümliche, hier nicht weiter zu erörternde Art von Dickenwachsthum vorkommt (Dracaena, Yucca etc.). Es wäre möglich und die Beschaffenheit der Rinde lässt es vermuthen, dass hier eine besondere Modification der Korkbildung vorkommt; es ist aber auch möglich und bei Dracaena habe ich es beobachtet, dass die der Epidermis zunächst gelegenen Zellreihen in ihren Membranen sich verändern und dass so bis zu einem gewissen Grad ein Schutzgewebe gebildet wird; jedenfalls dürfte eine genauere Untersuchung geeigneten Materiales, das mir leider nicht zur Verfügung stand, die nöthigen Aufschlüsse geben. Für rein systematische Zwecke dürfte übrigens diese Frage ohne besonderen Belang sein, da das Auftreten der das nachträgliche Dickenwachsthum bedingenden Neubildungen erst mit einem gewissen Alter der Pflanze erfolgt und in der Blatt- und Inflorescenzregion sicher nicht stattfindet. Ob in den Stämmen dicker Palmen eine Art Korkbildung vorkommt, konnte ich nicht eruiren.

Die nicht baumartigen Monocotyledonen besitzen sicher keine Korkbildung, da sie hier ebenso wie bei den Gefässkryptogamen zwecklos wäre.

C. Gymnospermen.

Neben den Dicotyledonen sind es die Gymnospermen, welche wohl in allen ihren Vertretern als mit Dickenwachsthum begabt, Korkbildung aufweisen, um so mehr, als wir es bei dieser Pflanzengruppe mit lauter perennirenden baumartigen Gewächsen mit oft sehr bedeutendem Dickenwachsthum zu thun haben.

Coniferae.

Bezüglich der Korkbildung der Coniferen verweise ich auf die Angaben Möller's.[1])

Bei Juniperus communis L. beginnt die Korkbildung einige Zellreihen von der Epidermis entfernt.

---

[1]) Möller Jos.: Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882, p. 7 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0148-6

Bei Cuppressus fastigiata DC. erfolgt die Korkbildung tief in der primären Rinde.

Taxodium distichum Rich. besitzt ein sehr tief gelegenes Periderm. Die Korkzellen sind dünnwandig und weitlumig, wie auch bei den vorausgehenden Pflanzen.

Die Abietineae zeigen bereits wieder eine gewisse Gleichartigkeit in der Bildung des Korkes, indem die Korkbildung nahe der Epidermis und zwar unmittelbar innerhalb eines aus einer oder einigen sklerotischen Zellen bestehenden Hypoderma ihren Anfang nimmt; so bei Pinus Laricio Poir., Pinus silvestris L., P. maritima Lam., P. halepensis Mill.; hie und da fehlt das Hypoderm und dann beginnt die Korkbildung unmittelbar innerhalb der Epidermis; Pinus Strobus L. besitzt kein Hypoderm, Kork tritt unmittelbar innerhalb der Epidermiszelle auf; Larix europaea DC. hingegen weist ein 1—3 Zellreihen mächtiges Hypoderm auf und darauf erst folgt nach innen die Korkschichte. Bei Pinus Cedrus L. schiebt sich die Korkschichte zwischen Hypoderm und Collenchym ein. Abies pectinata DC. besitzt unmittelbar innerhalb der Epidermis entstehenden Kork; ebenso Abies canadensis Mill. Bei Picea vulgaris Link folgt auf die Epidermis ein 1—2 schichtiges aus sklerotischen Zellen bestehendes Hypoderm und darauf Kork.

Bei Dammara robusta Moore entsteht der Kork tief in der primären Rinde. Bei Podocarpus Thunburgii Hook tritt der Kork sehr tief in der primären Rinde auf, bei Taxus baccata L. etwa in der Mitte der primären Rinde.

Aus diesen Angaben Möllers erhellt wohl mit ziemlicher Sicherheit, dass auch bei den einzelnen Coniferengruppen eine grosse Uebereinstimmung in der Korkbildung obwaltet, zunächst bezüglich des Beginnes der Korkbildung. Dann aber ist hervorzuheben, dass die Korkzellen bei allen Coniferen dünnwandig und zumeist weitlumig sind; ferners ist zu beachten, dass der Kork selbst nur aus wenigen, meist 4—8, Zellreihen besteht.

Dicotyledonen.

Bei den Dicotyledonen finden wir die Korkbildungen überall da, wo durch stärkeres Dickenwachsthum die Epidermis und die primäre Rinde zersprengt wird: man findet Kork folglich an allen baum- und strauchartigen Pflanzen, an den ausdauernden Trieben der Halbsträucher, ja sogar an einjährigen Pflanzen, wenn auch hier verhältnissmässig selten.

Im Nachfolgenden mögen für einige Familien der Beginn der Korkbildung und allenfalls dabei auftretende Verhältnisse, welche für die Systematik Bedeutung haben können, erörtert werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0149-4

Salicineae.

Populus. Bei allen untersuchten Species dieser Gattung, nämlich bei Populus nigra, L., P. angulata Ait., P. pyramidalis Rozier, P. candicans Ait., P. balsamifera L. wird die erste innerhalb der Epidermis gelegene Zellreihe der primären Rinde zur Korkmutterzelle. Durch die erste Tangentialwand wird nach aussen eine Korkzelle, durch die zweite, oft aber auch erst durch die 3. und 4. Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten. Die Korkzellen selbst sind in ihren Wandungen verhältnissmässig dünn und in radialer Richtung etwas gestreckt. Ueber den Gefässsträngen liegen grosse Bündel dickwandigen Bastes; das Gewebe der primären Rinde innerhalb der Epidermis ist collenchymatisch verdickt.

Salix. Diese Gattung weist eine ebenso grosse Gleichförmigkeit in der Korkbildung auf, wie die Gattung Populus. Ich untersuchte: Salix alba L., S. fragilis L., S. nigricans Wahlbg., S. Smithiana W., S. Caprea × incana, S. Caprea L. Die Korkbildung beginnt bei den Salixarten erst ziemlich spät, d. h. in einer grösseren Entfernung von der Vegetationsspitze; die Epidermiszellen sind nämlich ausserordentlich stark in ihren Aussenwandungen verdickt, und da die Zweige nicht besonders stark sich verdicken, genügt der durch die derart beschaffene Epidermis gewährte Schutz. Zur Initiale wird die Epidermiszelle selbst. Durch die erste Tangentialwand wird nun fast ausnahmslos eine Phellodermzelle gebildet, durch die zweite und mehrere folgende werden nach aussen Korkzellen abgeschnitten. Die Korkzellen besitzen einen sehr geringen Radialdurchmesser und verdicken sich ganz analog der in ihrer Aussenwand stark verdickten Epidermiszelle, gleichfalls in ihren nach aussen gelegenen Tangentialwänden.

Cupuliferae.

Tribus: Quercineae. Fagus silvatica L. Die erste innerhalb der Epidermis gelegene Zellreihe wird zur Korkmutterzelle, in welcher zunächst eine grössere Anzahl (bis 10) von tangentialen Wänden in rein centripetaler Reihenfolge auftreten, ehe nach innen eine Phellodermzelle erzeugt wird. Die Korkzellen sind klein, an den äusseren und bis zur Hälfte wenigstens auch an den Radialwänden, weniger an den Innenwänden verdickt. Die äusseren Korkschichten werden ziemlich stark zusammengedrückt. Manche Epidermiszellen weisen eine ringförmige Verdickung mit Verholzung auf; das Collenchym ist zwei Zellreihen mächtig; der dickwandige Bast bildet einen nur an den Markstrahlen unterbrochenen Ring; in diesen Unterbrechungen werden die Parenchymzellen sklerotisch verdickt.

Castanea vesca Gaertn. Beginn der Korkbildung in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe; durch die erste Tangentialwand wird bereits eine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0150-4

Phellodermzelle, durch die zweite erst eine Korkzelle gebildet; wenn so einige in ihren Wandungen etwas verdickte, tangential gestreckte und radial später etwas zusammengedrückte Korkzellen entstanden sind, wird eine weitere Phellodermzelle nach innen abgeschnitten. Collenchym ist vorhanden; an den Markstrahlen ist der dickwandige Bastring durch parenchymatische Sklerenchymzellen ergänzt.

Quercus. Aus dieser Gattung untersuchte ich eine grössere Anzahl von Arten, so Q. autumnalis, Q. alba L., Q. Aegilops L., Q. Robur Willd., Q. castaneifolia C. A. Mey., Q. Cerris L., Q. macrocarpa Michx., Q. Toza Bosco, Q. suber L. Bei allen diesen und wohl auch den übrigen Quercusspecies beginnt die Korkbildung in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe und zwar wird durch die erste Tangentialwand zunächst eine Phellodermzelle gebildet; dann folgen regelmässig mehrere Korkzellen in centripetaler Reihenfolge, ehe eine weitere Korkrinden-(Phelloderm-)Zelle entsteht. Die Wandungen der Korkzellen sind etwas verdickt. Also eine grosse Uebereinstimmung der Arten dieser Gattung bezüglich der Korkbildung.

Tribus Coryleae. Corylus. Auch hier wird die äusserste Zelllage der primären Rinde zur Korkmutterzelle; Phellodermzellen treten sehr früh auf; nach Bildung von sechs Korkzellen beobachtet man häufig schon 2 Phellodermzellen. Die untersuchten Arten, Corylus Avellana L., C. tubulosa W., C. americana Michx., C. Colurna L. zeigen eine grosse Uebereinstimmung in allen Verhältnissen. Die Korkzellen sind verhältnissmässig gross, anfänglich radial etwas gestreckt; die älteren Korkzellen aber werden radial zusammengedrückt, wobei sich gerade wegen der radialen Streckung eine auffallende Verzerrung der Radialwände ergibt.

Ostrya vulgaris W. Die Korkbildung beginnt auch hier in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe; durch die erste Wand wird nach innen eine Phellodermzelle gebildet, worauf mehrere Korkzellen in centripetaler Reihenfolge auftreten. Die Korkzellen werden in radialer Richtung stark zusammengedrückt.

Carpinus Betulus L. Auch hier wird die äusserste Zelllage der primären Rinde zur Phellogenzelle; es wird zunächst eine Phellodermzelle gebildet, dann entstehen einige (4—5) Korkzellen, bis eine weitere Phellodermzelle gebildet wird; die Korkzellen sind tangential gestreckt, radial schmal und etwas zusammengedrückt; Radialwände treten in den jeweiligen Phellogenzellen ziemlich häufig auf. Innerhalb des Korkes ist eine Schichte collenchymatischen Gewebes; auch die Phellodermzellen werden collenchymatiseh verdickt.

Tribus Betuleae. Alnus. Es wurden untersucht: Alnus glutinosa W., A. viridis DC., A. subcordata C. A. Meyer, A. incana W., wobei sich eine vollkommene Ueber-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0151-0

einstimmung ergab. Bei allen diesen Arten übernimmt die erste innerhalb der Epidermis gelegene Zellreihe die Korkbildung; zunächst wird nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten, dann folgen mehrere Korkzellen in centripetaler Reihenfolge, ehe abermals eine Phellodermzelle gebildet wird. Die Korkzellen selbst sind tangential gestreckt, während ihr radialer Durchmesser gering ist. Bei den Alnusarten ist die Aussenwand der Epidermiszelle bald mehr, bald weniger stark verdickt und dem entsprechend weisen auch die Korkzellen in ihren äusseren Tangentialwänden eine entsprechende Verdickung auf.

Juglandaceae.

Pterocarya laevigata. Die Korkbildung beginnt in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe und zwar wird zunächst eine Phellodermzelle gebildet, auf welche dann in centripetaler Reihenfolge ausserhalb der Phellodermzelle mehrere Korkzellen entstehen, ehe eine weitere Phellodermzelle gebildet wird.[1])

Juglans regia L. Dieselben Verhältnisse wie bei Pterocarya laevigata.

Carya amara Nutt. Zeigt vollständige Uebereinstimmung mit den beiden vorausgehenden Gattungen.

Platanaceae.

Platanus occidentalis L. Durch die erste Wand wird in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe nach innen eine Phelloderm-, durch die zweite nach aussen eine Phellemzelle gebildet. Schon nach der 4. Korkzelle kann eine weitere Phellodermzelle entstehen.

Urticaceae.

Tribus Artocarpeae. Ficus ferruginea Desf. Die Korbildung beginnt in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe. Bemerkenswerth ist, dass die den Korkmutterzellen innen anliegenden Zellen der primären Rinde sklerenchymatisch sich verdicken (und verholzen) und dass desgleichen auch die vom Phellogen nach innen abgeschnittenen Phellodermzellen sklerotisch werden. Die Gattung Ficus scheint einige

---

[1]) Ich bemerke nochmals, dass, wenn in der Korkmutterzelle durch die successive aufeinander folgenden Tangentialwände Phelloderm- und Kork-(Phellem-)Zellen gebildet werden, die Phellodermzellen nach innen, die Phellemzellen nach aussen abgeschnitten werden, so dass die Phellodermzellen in centrifugaler Reihenfolge, die Phellemzellen aber in centripetaler Reihenfolge entstehen; mit anderen Worten, dass die innere Phellodermzelle einer Reihe die älteste, die äusserste aber die jüngste ist, während auf Seite des Phellems die äusserste Korkzelle stets die älteste, die innerste aber stets die jüngste ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0152-6

eigenartige Verhältnisse aufzuweisen, auf welche ich hiermit aufmerksam machen möchte.

Tribus Ulmeae. Ulmus. Es wurden die Arten Ulmus scabra, effusa und americana untersucht. Bei allen beginnt die Korkbildung in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe und zwar werden zunächst nach aussen 1—2 Korkzellen gebildet, ehe nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten wird. Die Korkzellen sind ziemlich gross.

Proteaceae.

Hakea acicularis R. Br. und leucoptera R. Br. Bei beiden Arten wird die erste Zellreihe innerhalb der Epidermis zur Phellogenzelle, in welcher oft, wenn auch nicht immer, durch die erste Tangentialwand nach innen eine Phellodermzelle gebildet wird.

Laurineae.

Tetranthera japonica Spr. besitzt eine eigenthümliche Art der Korkbildung, welche in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe ihren Anfang nimmt. Bald durch die erste, oft aber durch die zweite Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten. Die nach aussen abgeschiedenen Zellen zeigen aber ein ganz verschiedenes Verhalten. Die beiden nach aussen liegenden Korkzellen verdicken sich nämlich sehr stark in ihren Wandungen, besonders in den Aussenwandungen, gleich der Epidermis; dann folgt 1 (seltener 2) dünnwandige, radial gestreckte Zelle, die sich wahrscheinlich nicht verkorken, hierauf folgt wieder eine in der Aussenwand verdickte Korkzelle.

Scrophulariaceae.

Paulownia bignonioides Walt. Die Korkbildung beginnt gleichfalls in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zelllage. Vorerst entstehen meist zwei radial gestreckte Korkzellen, dann eine nach innen liegende Phellodermzelle. Diese entstehen hier sehr unregelmässig; selten nach der ersten, oft nach der zweiten, oft aber auch erst nach einer oder mehreren weiteren Korkzellen. Die innersten 2—3 Korkzellen einer Reihe besitzen Turgescenz, die übrigen (also älteren) werden sehr stark zusammengepresst, wodurch die Radialwände starke Faltungen erhalten.

Paulownia imperialis weist dieselben Verhältnisse auf, nur sind die Korkzellen schmäler, d. h. der Tangentialdurchmesser derselben ist ein geringerer.

Solanaceae.

Lycium barbarum L. Kork bildet sich in der ersten Zelllage innerhalb der primären Rinde und zwar wird zuerst eine Korkzelle gebildet, seltener erst durch die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0153-2

zweite Tangentialwand; sind 4—5 Korkzellen gebildet, so beobachtet man bereits 2—3 Phellodermzellen. Die Korkzellen selbst, d. h. ganze Lamelle, weist tangential besonders stark gestreckte Zellen auf.

Andere Species der Familie der Solanaceen habe ich nicht untersucht. Ich möchte hier nur nochmals bemerken, dass die verschiedenen Gattungen einer Familie bezüglich der Korkbildung sich ganz verschieden verhalten können. Bei den Solanaceen ist dies auf Grund flüchtiger Beobachtungen an Cestrum- und Solanumarten der Fall.

Die Solanaceen besitzen bekanntlich intraxyläres (markständiges) Phloëm. Bei Lycium barbarum zeigt dieses Phloëm eine weitgehende Zunahme an Elementen, indem einzelne zwischen den primordialen Gefässen und den Phloëmbündeln liegende Parenchymzellen sich später in mehrere Zellen theilen, welche Tochterzellen sich zu Phloëmelementen umbilden. Auch bei anderen perennirenden holzartigen Pflanzen mit markständigem Phloëm beobachtete ich dieses nachträgliche Auftreten sekundärer Phloëmbündel in der Markscheide (Daphne, Nerium etc.). Xylemelemente werden aber durchaus nicht gebildet, so dass ein Vergleich mit den markständigen Bildungen bei Tecoma radicans unmöglich ist.

Oleaceae.

Ligustrum. Die untersuchten Arten dieser Gattung, Ligustrum lucidum Ait., L. macrophyllum, L. vulgare L. zeigen in der Art der Korkbildung die grösste Uebereinstimmung. Die erste Zelllage innerhalb der Epidermis wird zur Korkinitiale; vorerst werden 1—2, oft 3 und mehr Korkzellen in centripetaler Reihenfolge gebildet, ehe eine Phellodermzelle nach innen abgeschnitten wird. Die Korkzellen sind radial gestreckt und in den Wandungen gleichmässig verdickt.

Fontanesia Fortunei Carr. Die Korkbildung erfolgt hier innerhalb des 3—4 Zelllagen mächtigen Collenchyms; zuerst wird eine Phellodermzelle in den allermeisten Fällen nach innen gebildet. Die Korkzellen sind radial sehr stark gestreckt, ziemlich unregelmässig angeordnet (die Tangentialwände stossen nicht regelmässig an einander) und dünnwandig.

Fraxinus. Auch die Arten dieser Gattung zeigen eine auffallende Aehnlichkeit bezüglich der Korkbildung. Vorerst beginnt die Korkbildung überall in der äussersten Zelllage der primären Rinde und zwar werden gleich mehrere Phellemzellen gebildet, ehe eine Phellodermzelle auftritt. Die Phellemzellen sind stark radial gestreckt, sehr stark verzerrt durch ungleichmässiges Ansetzen der Tangentialwände an den Radialwänden. Die Epidermis weist bei allen Arten (bei Fraxinus Ornus aber nur äusserst

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0154-8

selten) sklerotisch verdickte Elemente auf. Untersucht wurden: Fraxinus oxycarpa Willd., excelsior L., americana L., mixta Bosc., simplicifolia Willd., Ornus L.

Syringa. Die Gattung Syringa zeigt bezüglich der Korkbildung in den 5 untersuchten Arten: S. vulgaris, S. persica L., S. Emodi Wall., S. chinensis Willd. und S. sibirica eine merkwürdige Uebereinstimmung. Die Korkbildung beginnt regelmässig in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe; die Korkzellen sind ziemlich stark in radialer Richtung gestreckt; dadurch, dass die Tangentialwände nicht an der gleichen Stelle der Radialwände der nebeneinander liegenden Zellen ansetzen, entsteht später eine Verschiebung und Verzerrung des Korkgewebes in Folge des Druckes, welchen das sich mächtiger entwickelnde Gefässbündelsystem ausübt. Phellodermzellen werden bei allen 5 untersuchten Arten gebildet, jedoch herrscht in dieser Beziehung eine gewisse Verschiedenheit sowohl an den einzelnen Species als auch bei den verschiedenen Arten der ganzen Gattung. So entstehen bei S. vulgaris erst mindestens 4 Korkzellen, ehe eine Phellodermzelle gebildet wird; bei S. persica treten sie schon nach der zweiten Korkzelle sehr häufig auf; Syringa Emodi verhält sich wie Syringa vulgaris, ähnlich auch bei S. chinensis und S. sibirica; doch kommt auch der Fall vor, dass ausnahmsweise schon früher als angegeben, gelegentlich die eine oder andere Phellodermzelle nach innen abgeschnitten wird, wodurch also dieses Merkmal wieder seine Unsicherheit zu erkennen gibt.

Forsythia. Diese Gattung zeigt einige Abweichung bezüglich des Verhaltens in der Korkbildung. Bei Forsythia suspensa Vahl. nämlich beginnt die Korkbildung in der äussersten Zelllage der primären Rinde; es werden vorerst 2 Korkzellen gebildet und dann eine Phellodermzelle, oft aber wird auch durch die zweite Wand schon eine Phellodermzelle nach innen abgeschnitten. Die Korkzellen sind im Durchschnitt quadratisch.

Bei Forsythia viridissima beginnt die Korkbildung in der Epidermis selbst, durch die zweite Tangentialwand wird oft bereits eine Phellodermzelle gebildet. Die Korkzellen sind radial gestreckt; mit Ausnahme der äussersten werden die Korkzellen radial zusammengedrückt; da die äusserste Korkzelle die nach aussen stark verdickte Membran der Epidermis trägt, so ist ein starkes Zusammenpressen nicht gut möglich.

Ebenaceae.

Diospyros Lotus L. Die Korbildung beginnt innerhalb der aus sehr kleinen Zellen bestehenden Epidermis und es werden vorerst in rein centripetaler Reihenfolge mehrere Korkzellen gebildet, welche ziemlich weitlumig und in den Wandungen nicht besonders verdickt sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0155-4

Bei D. virginiana L. obwalten die gleichen Vethältnisse, nur wird bereits nach der zweiten Korkzelle eine Phellodermzelle gebildet.

Rubiaceae.

Coffea arabica L. Die Korkbildung beginnt 2—3 Zellreihen ausserhalb des dickwandigen Bastes, also tief in der primären Rinde. Durch die erste Tangentialwand, seltener erst durch die zweite wird eine Phellodermzelle nach innen abgeschnitten. Die Korkzellen sind ziemlich weitlumig. Unmittelbar nach Entstehen der ersten Korkzellreihe stirbt die ausserhalb liegende Rinde sammt der Epidermis ab und die Rinde erscheint nunmehr makroscopisch grau.

Galium verum L. Von jenen Stellen an, von wo der Stengel nach unten grau aussieht, findet sich Korkbildung. Die Schutzscheidezellen sind langgestreckt, etwas verdickt, ganz verkorkt; innerhalb derselben beginnt die Korkbildung, also in der äussersten Zellreihe der sekundären Rinde. Die Korkzellen sind stark tangential gestreckt; sie zeigen das gleiche Verhalten und Aussehen, wie die Schutzscheidezellen; Phellodermzellen werden nicht gebildet. Galium Schultesii Vest. Die gleichen Verhältnisse, nur tritt nach der 3. Korkzelle hie und da eine Phellodermzelle auf.

Rubia tinctorum L. Korkbildung erfolgt innerhalb der weitlumigen, zartwandigen, ganz verkorkten Schutzscheide. Phellodermzellen beobachtete ich nie. Bei allen diesen Pflanzen kommt es über die Bildung nur weniger Zellen mit Rücksicht auf die Dauer der betreffenden Stammgebilde nicht hinaus.

Caprifoliaceae.

Lonicereae. Diervilla. Bei dieser Gattung beginnt die Korkbildung in der ersten innerhalb des meist nur aus einer Zellreihe bestehenden dickwandigen Bastes; die Zellen des Bastes sind im Querschnitt rundlich, jene des Korkes mehr quadratisch. Phellodermzellen treten auf und zwar die erste derselben oft erst nach Bildung der zweiten Korkzelle. Diervilla rosea und canadensis verhalten sich ähnlich.

Lonicera. Untersucht wurden: L. treversiana Bunge, Peryclymenum L., alpigena L., brachypoda DC. Die Korkbildung beginnt in der ersten innerhalb des eigenartig gestalteten dickwandigen Bastes. Der dickwandige Bast besteht aus grossen, grosslumigen, radial gestreckten, kantigen Zellen. Es werden in der Korkmutterzelle 1, oft 2, selbst 3 Tangentialwände in centrifugaler Reihenfolge gebildet, wodurch vorerst Phellodermzellen abgeschnitten werden. Uebrigens wechselt dies bei den verschiedenen Arten; bei L. alpigena z. B. wird vorerst nur 1 Phellodermzelle gebildet. Die Korkzellen sind gleichfalls radial gestreckt und weitlumig. Dadurch, dass die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0156-0

Tangentialwände nicht an der gleichen Stelle der Radialwände ansetzen, erhält das Korkgewebe ein unregelmässiges Aussehen.

Abelia triflora R. Br. Die erste Zelllage innerhalb des dickwandigen Bastes wird zur Korkmutterzelle; der dickwandige Bast ist nur 1—2 Zellreihen stark, die Zellen sind gross. Zunächst wird eine Phellodermzelle gebildet. Die Korkzellen selbst sind weitlumig, radial gestreckt. Später treten bis 3 und selbst noch 4 Phellodermzellen auf; die älteren Korkzellen verdicken sich in ihren Tangentialwandungen.

Symphoricarpus racemosus Michx. Der dickwandige Bast bildet einen aus 1—3 Zelllagen gebildeten, fast ununterbrochenen Ring; die Zellen sind gross. Innerhalb des Bastes unmittelbar beginnt die Korkbildung und zwar werden zunächst 2—3, selbst 4 Phellodermzellen in centrifugaler Reihenfolge gebildet, ehe eine Korkzelle entsteht. Die Korkzellen verdicken sich später ziemlich stark in ihren Membranen.

Sambuceae.

Viburnum. Diese Gattung lässt sich rücksichtlich der Korkbildung in zwei Sectionen bringen, für deren erste Viburnum Opulus, für deren zweite Vib. Lantana entsprechende Vertreter sind.

Sectio 1. Viburnum Opulus L. Die erste innerhalb der Epidermis liegende Zellreihe wird zur Korkmutterzelle. Die Korkzellen sind radial gestreckt. Vorerst wird 1 (oft sogar 2) Phellodermzelle gebildet; später folgen noch mehrere in gewissen Zwischenräumen.

Wie V. Opulus verhält sich V. orientale Pall., V. Oxycoccus Purch., V. pygmaeum. Besonders bei letzteren beiden Arten verdickt sich die innere Tangentialwand der einzelnen Korkzellen.

Sectio 2. Viburnum Lantana L. Bei den Pflanzen dieser Section beginnt die Korkbildung in der Epidermiszelle selbst; die Korkzellen sind radial gestreckt; die Tangentialwände stossen nicht an einander, infolge dessen das Korkgewebe später sehr verzerrt erscheint. Phellodermzellen bilden sich oft erst nach der 3.—4., ja selbst 5.—6. Korkzelle. Ebenso verhält sich V. Lentago L., V. prunifolium, V. pubescens Pursh., V. nudum L. Die Korkzellen der Arten dieser Section verdicken sich in den Wandungen ziemlich gleichmässig, oft (V. pubescens und nudum) sogar ziemlich stark.

Sambucus. Untersucht wurden Sambucus nigra L. und S. racemosa L. Bei beiden Pflanzen wird die äusserste Zellreihe der primären Rinde zur Korkinitiale. Zuerst wird eine Phellodermzelle gebildet, dann folgen einige Korkzellen, später vermehrt sich die Anzahl der Phellodermzellen. Die Korkzellen verdicken sich nicht

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0157-6

in den Wandungen und werden später in radialer Richtung ziemlich stark zusammengedrückt.

Cornaceae.

Cornus. Bei den Cornusarten, ich untersuchte C. stricta Lam., candidissima Mill., Cornus mascula L., wird die mit stark verdickter Aussenwand versehene Epidermiszelle zur Initiale. Vorerst wird eine Korkzelle nach aussen abgeschnitten, dann tritt eine Phellodermzelle auf; oft aber entstehen 2—3 Korkzellen, ehe eine Phellodermzelle gebildet wird. Die nach aussen liegende Tangentialwand jeder Korkzelle zeigt eine ähnliche Verdickung, wie die cuticularisirte Aussenwand der ursprünglichen Epidermiszelle. Die Korkzellen selbst sind tangential gestreckt, werden aber später in radialer Richtung zusammengepresst, sowie auch die eben besprochene Verdickung alsbald wieder zu verschwinden scheint, so dass eigentlich nur die innerste Korkzelle deutlich diese Verdickung zeigt.

Wie ich schon früher gezeigt habe, nehmen die innerhalb einer Schutzscheide liegenden Korkzellen sehr häufig dieselbe Gestalt an und zeigen die gleichen Veränderungen in physikalischer und chemischer Beziehung, wie die allseitig verkorkten Schutzscheidezellen. Einen ganz analogen Fall haben wir hier mit der Epidermiszelle und den durch Auftreten von Phellogen in ihr entstehenden Korkzellen, worauf ich hier aufmerksam gemacht haben möchte.

Araliaceae.

Aralia pentaphylla Thbg. Beginn der Korkbildung unmittelbar innerhalb der Epidermis. Durch die erste Wand wird eine Korkzelle gebildet; durch die zweite, oft aber auch erst durch die 3., 4. oder 5. Wand nach innen eine Phellodermzelle. Die Tangentialwand der Korkzellen verdicken sich ziemlich beträchtlich.

Melastomaceae.

Ich untersuchte eine nicht näher bestimmte Species der Gattung Tibouchina. Die Korkbildung beginnt in der ersten Zellreihe innerhalb der Schutzscheide und die Tangentialwände folgen in rein centripetaler Reihenfolge. Durch die erste Wand wird nach aussen eine Phelloidzelle, durch die zweite eine Korkzelle, durch die 3. abermals eine Phelloidzelle, durch die 4. wieder eine Korkzelle abgeschnitten. Der sonstige anatomische Bau der Melastomaceen ist bekannt: wir haben in den Kanten des Stengels Gefässbündel mit centralem Xylem und peripherischem Phloëm; es findet sich intraxyläres Phloëm und zerstreut im Marke liegende Phloëmbündel mit (selten) eingestreuten Gefässgruppen, ohne jegliche concentrische Anordnung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0158-2

Die oben besprochene Art der Korkbildung stimmt genau mit den im ersten Theil meiner Arbeit angegebenen Verhältnissen bei den nahe stehenden Lythrariaceae, Onagrariaceae und Myrtaceae. Ich empfehle diese grosse Familie der eingehenden anatomischen Untersuchung, die ohne Zweifel für die Systematik äusserst brauchbare Resultate ergeben wird.

Saxifragaceae.

Tribus Ribesieae. Ribes. Ich untersuchte eine grössere Anzahl von Ribesarten, so R. niveum Lindl., R. glaciale Wall., R. lacustre Poir., R. aureum Pursh., R. rubrum L., R. nigrum L., R. Grossularia L. Die Uebereinstimmung ist eine vollkommene, nicht bloss bezüglich der Korkbildung, sondern auch bezüglich der meisten übrigen anatomischen Charaktere. Die Korkbildung beginnt in der äussersten Zelllage der secundären Rinde. Durch die erste Tangentialwand wird bereits eine Phellodermzelle gebildet, dann folgt nach aussen eine Korkzelle und es treten im weiteren Verlaufe der Phellembildung bei Erzeugung vieler Korkzellen auch mehrere, den anliegenden Phloëmparenchymzellen sich ähnlich verhaltende Phellodermzellen auf. Die Korkzellen sind tangential etwas gestreckt, ziemlich weitlumig und dünnwandig. Nach der Bildung der ersten Korkzellen stirbt die primäre Rinde ab. Die äusseren Korkzellen werden später radial zusammengepresst.

Tribus Escallonieae. Escallonia. Ich untersuchte Escallonia illinata Prsl., pulverulenta Pers. und rubra Pers. Die Schutzscheidezellen sind sehr grosslumig und ganz verkorkt und etwas verdickt. Diese totale Verkorkung der Schutzscheide bewirkt, dass die primäre Rinde bereits abstirbt, ehe Kork gebildet wird. Die Korbildung beginnt in der äussersten Zelllage der secundären Rinde; die Korkzellen, gleichfalls weitlumig, verdicken sich ähnlich wie die Schutzscheidezellen und verhalten sich überhaupt genau so wie diese.

Ein eigenthümliches Verhältniss tritt bei den Escalloniaarten auf. Oft nämlich verkorkt die ganze Phellogenzelle, ohne dass überhaupt eine Tangentialwand eintritt und es springt die Korkbildung sofort in die nächst innere Zellreihe über. Ein ähnliches Verhältniss hatte ich bisher noch nicht beobachtet, wenigstens nicht in dieser ausgeprägten Form.

Tribus Hydrangeae. Philadelphus. Zur Untersuchung gelangten: Ph. Gordonianus Lindl., Ph. nanus Mill., Ph. latifolius Schrad., Ph. coronarius L. Der dickwandige Bast ist eine, meist 2—3, selten 4 Zellreihen stark. Die Korkzellen sind dickwandig, radial sehr lang gestreckt, so dass der Radialdurchmesser 2mal so gross ist als der Tangentialdurchmesser. Phellodermzellen werden selten durch die erste

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0159-9

Tangentialwand, meist durch die zweite abgeschnitten. Korkrindenzellen bilden sich vorzugsweise an jenen Stellen, an denen der dickwandige Bastring unterbrochen ist, also in den Markstrahlen. Viele Phellodermzellen verdicken sich und verholzen, werden sklerenchymatisch.

Deutzia crenata und D. gracilis. Die Korkbildung beginnt innerhalb der ganz verkorkten, weitlumigen Schutzscheidezellen. Durch die erste Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle gebildet, durch die zweite nach aussen eine Korkzelle. Die Schutzscheidezellen sind in ihrer inneren Tangentialwand verdickt und die Korkzellen verhalten sich später ganz gleich. Die Korkzellreihen sind hier ziemlich unregelmässig; oft kommt es vor, dass die erste Zelle innerhalb der Schutzscheide ohne sich zu theilen, ganz verkorkt und dass die Theilungen dann erst in der zweitinneren Zelle auftreten.

Hydrangea radiata Sm. Die Korkbildung nimmt auch hier an der ersten Zelllage innerhalb der primären Rinde ihren Anfang. Durch die erste Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten, durch die zweite nach aussen eine Korkzelle; durch die dritte Wand wird vielfach bereits eine zweite Phellodermzelle gebildet, später aber tritt ein ausgiebigeres Auftreten von Korkzellen ein.

Bei Hydrangea paniculata Siebold entstehen oft 3, selbst 4 Tangentialwände in centrifugaler Reihenfolge, so dass anfänglich 2, selbst 3 Phellodermzellen auftreten, ehe eine Phellemzelle gebildet wird.

H. arborescens L. verhält sich mehr wie H. radiata und H. serrata DC. Es zeigen somit auch die Arten dieser Spezies eine grosse Uebereinstimmung.

Ich bemerke nur noch, dass ein ziemlich reichliches Phellodermgewebe erzeugt wird.

Amygdalaceae.

Prunus. Es gelangten Prunus Laurocerasus L., P. Padus L., P. triloba, P. insititia L., P. Cerasus L. und spinosa L. zur Untersuchung. Ueberall beginnt die Korkbildung in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe und zwar wird zunächst eine Phellodermzelle gebildet, dann 1 oder einige Korkzellen, bis wieder eine Phellodermzelle folgt. Die Korkzellen sind stark zusammengedrückt.

Ebenso verhält sich Amygdalus nana L. und Persica vulgaris Mill., doch tritt hier die Korkbildung erst später ein.

Pomaceae.

Cydonia japonica Pers. Die Korkbildung erfolgt in der Epidermis selbst; zunächst entstehen mehrere Korkzellen in rein centripetaler Reihenfolge. Die Wandungen der Korkzellen verdicken sich etwas.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0160-0

Pirus Malus L. Die Epidermiszelle wird zur Korkmutterzelle; ebenso auch bei P. communis L., P. salvifolia DC. Vorerst werden zumeist zwei Korkzellen erzeugt, die sich in den Wandungen etwas verdicken, ehe eine Phellodermzelle auftritt.

Sorbus americana Willd., S. Aucuparia L., S. Aria Crtz. Beginn in der Epidermiszelle; vorerst entstehen einige (3-4-5) Korkzellen, ehe eine Korkrindenzelle (Phellodermzelle) gebildet wird. Die Korkzellen sind in ihren äusseren Tangentialwänden stark verdickt und ebenso auch noch in den diesen angrenzenden Partieen der Radialwände.

Mespilus grandiflora Sm. Beginn in der Epidermiszelle; vorerst entstehen einige Korkzellen, deren Wandungen etwas verdickt sind.

Crataegus sanguinea Pall. Beginn in der Epidermis; oft findet sich nach der 4. Korkzelle noch keine Phellodermzelle. Die Wandungen der Korkzellen verdicken sich sehr stark. Bei Cr. monogyna Jcq. sind die Wandungen nicht so stark verdickt.

Cotoneaster. Die Arten dieser Gattung verhalten sich ganz gleich. Die Korkbildung beginnt in der Epidermis; die Korkzellen sind tangential gestreckt und in den inneren Tangentialwandungen besonders stark verdickt. Es verhalten sich ganz gleich C. tomentosa Lindl., vulgaris Lindl., himalayensis, frigida Wall. und nigra.

Phellodermzellen treten nach der zweiten oder selbst auch erst nach einer späteren Korkzelle auf.

Papilionaceae.

Tribus Genisteae. Cytisus alpinus Mill. und Laburnum L. Die Korkbildung nimmt in der zweiten Zellreihe innerhalb der Epidermis ihren Anfang. Die Membranen der Korkzellen verdicken sich ziemlich stark, besonders in den äusseren Wandungen; Phellodermzellen werden viele gebildet. Die älteren Korkzellen werden radial stark zusammengedrückt, zugleich scheint die Verdickung der Membran wieder zu verschwinden; einzelne Phellodermzellen (im obersten Internodium) werden sklerenchymatisch.

Phellodermzellen werden schon durch die erste, oft sogar noch durch die zweite Tangentialwand gebildet, so dass also in diesem Falle 3 Tangentialwände in centrifugaler Richtung auftreten.

Tribus Galegeae. Amorpha fragrans Sweet. Die Korkbildung erfolgt in der 3. Zelllage innerhalb der Epidermis, in den Kanten sogar noch in einer tieferen Zellreihe. Hier herrscht bezüglich der Reihenfolge im Auftreten von Phellem- und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0161-6

Phellodermzellen eine grosse Unregelmässigkeit; so können durch die zwei ersten Tangentialwände Korkzellen, durch die 3 erste Phellodermzellen gebildet werden, oder es erfolgt die Bildung von Phelloderm bereits nach der ersten Korkzelle, oder sogar vor der ersten Korkzelle, ja selbst 2 Phellodermzellen können der Bildung von Korkzellen vorausgehen. Die Phellemzellen sind ziemlich weitlumig, in den Membranen schwach verdickt. Da, wo Lenticellen sind, geht nicht nur die Bildung von Korkzellen, sondern auch jene von Phellodermzellen in einem rascheren Tempo vor sich. Ebenso verhält sich auch A. fructicosa L.

Coluta cruenta Ait. Die Korkbildung erfolgt in der ersten Zelllage innerhalb des dickwandigen Bastes, der einen hie und da unterbrochenen Ring darstellt. Die Korkzellen sind ziemlich weitlumig, unregelmässig, d. h. nicht in genauen tangentialen Reihen gelagert und sehr dickwandig. Es wird vorerst eine Phellodermzelle gebildet. Colutea caspica Bibst. verhält sich genau ebenso.

Caragana. Die Arten dieser Gattung zeigen ein eigenartiges Verhalten. Bei Caragana argentea Lam. finden sich in der Rinde 5—7 mächtige Bündel dickwandigen Bastes. Während nun zwischen diesen weit gegen die Epidermis zu vorspringenden Baststrängen die Korkbildung mitten in der primären Rinde auftritt, wendet sie sich bei der Annäherung gegen diese Bündel hin etwas nach einwärts und die erste Zelllage innerhalb dieser Bündel übernimmt hier die Korkbildung, so dass diese dickwandigen Bastbündel durch den Korkring thatsächlich nach aussen abgeschnitten werden. Es treten vorerst zwei Korkzellen auf, ehe eine Phellodermzelle entsteht.

Bei Caragana arborescens Lam. werden die grossen Bastbündel nach aussen durch die Korkbildung abgeschnitten, während die kleineren derartigen Bündelchen innerhalb des Korkes zu liegen kommen. Bald werden zwei Phellodermzellen oder eine zunächst gebildet oder es entsteht zunächst eine Korkzelle. Diese so oft sich wiederholenden Verhältnisse beweisen nun meine oben schon ausgesprochenen Ansichten.

Calophaca wolgarica Fisch. Beginn in der 2. oder 3., seltener auch in der ersten Zellreihe ausserhalb des dickwandigen Bastes. Vorerst treten 1—2 Korkzellen auf, ehe eine Phellodermzelle entsteht.

Anacardiaceae.

Pistacia Lentiscus L. und Terebinthus L. verhalten sich bezüglich der Korkbildung ganz gleich. Die äusserste Zellreihe der primären Rinde wird zur Korkmutterzelle, in welcher sicher durch die ersten zwei Tangentialwände 2 Korkzellen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0162-2

gebildet werden, worauf eine Phellodermzelle folgen kann. Im Phloëm finden sich grosse Harzgänge.

Aceraceae.

Acer. Vorerst entsteht in der ersten Zellreihe innerhalb der Epidermis durch die erste Tangentialwand eine Korkzelle; Korkrindenzellen werden später gebildet. Die Korkzellen sind radial sehr schmal und stark in radialer Richtung zusammengedrückt; dieses Zusammenpressen hat in der Regel für die zuletzt entstandene Korkzelle keine Geltung. Ich bemerke, dass bei Acer macrophyllum Pursh., A. Negundo L. und A. hybridum Bosc., A. polymorphum Spahh. selbst am zweijährigen Zweige noch keine Korkbildung zu beachten ist. Die obigen Beobachtungen wurden an Acer tataricum L. und obtusifolium Sm. gemacht.

Hippocastaneae.

Aesculus. Ich untersuchte: Aesc. macrostachya Mixch., A. discolor Pursh., Ae. Hippocastanum L., Ae. humilis Lindl., Ae. rubicunda Herb. Die Korkbildung beginnt in der ersten Zellreihe innerhalb der Epidermis. Es werden zunächst 1—2 Korkzellen gebildet, dann folgt eine Phellodermzelle. Die Korkzellen halten sich in den Radialwänden und die Wandungen verdicken sich nicht unwesentlich. Es obwaltet eine grosse Uebereinstimmung bei allen Arten.

Rhamnaceae.

Rhamnus. Alle untersuchten Arten dieser Gattung stimmen bezüglich des Korkes vollkommen überein. Beginn in der äussersten Zellreihe der primären Rinde; zunächst entsteht eine Phellodermzelle. Die Korkzellen selbst sind tangential gestreckt, radial stark zusammengedrückt. Ich untersuchte: Rh. catharticus L., alnifolius Pursh. und Frangula L.

Celastrineae.

Evonymus latifolius Mill., europaeus L. und alatus. Die Korkbildung beginnt in der Epidermis, deren Zellen in ihrer Aussenwand stark verdickt sind; zuerst wird eine Phellodermzelle abgeschnitten, dann eine Korkzelle nach aussen, welche einzige Zelle bei E. europaea und alata die ganze Korkschicht im zweijährigen Stengel ausmacht. Die Flügel an E. alata sind Korkbildungen, aus radial stark gestreckten Korkzellen bestehend.

Rutaceae.

Ptelea trifoliata L. Die Korkbildung nimmt in der ersten Zelllage innerhalb der Epidermis ihren Anfang und zwar wird durch die erste Wand bereits eine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0163-8

Phellodermzelle abgeschnitten, durch die zweite aber wird bereits eine Korkzelle gebildet. Grosse Oeldrüsen liegen unmittelbar innerhalb der Korkschichte und zwar an verschiedenen Stellen des Umfanges. Die Wandungen der Korkzellen sind sehr dünn, der Radialdurchmesser sehr klein.

Tiliaceae.

Tilia. Bei allen Arten dieser Gattung herrscht wie in den sonstigen Verhältnissen so auch bezüglich der Korkbildung die grösste Uebereinstimmung. Ich untersuchte T. alba Michx., T. corinthiaca Bosc, T. ulmifolia Scop., T. argentea DC. und T. americana Dur. Durch die erste Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle gebildet, durch die zweite nach aussen eine Korkzelle und zwar in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe; später werden in entsprechenden Zwischenräumen noch weitere Phellodermzellen erzeugt; die Korkzellen werden in radialer Richtung stark zusammengedrückt.

Ternstroemiaceae.

Camellia japonica L. Bei dieser Pflanze beginnt die Korkbildung wieder in der secundären Rinde und zwar in der ersten unmittelbar innerhalb des 2—3 Zellreihen mächtigen Ringes dickwandiger Bastzellen. Durch die erste, ebenso häufig aber auch erst durch die zweite Tangentialwand wird nach innen eine Phellodermzelle abgeschnitten; manchmal ist selbst nach der Bildung einer grösseren Zahl von Korkzellen noch keine Phellodermzelle entstanden. Die Korkzellen selbst besitzen eine ganz merkwürdige Gestalt; die Tangentialwände nämlich (und zwar ist es die innere Tangentialwand der einzelnen Zelle) verdicken sich und verholzen und sind mit deutlichen Porenkanälen versehen. Oft werden unmittelbar innerhalb des Korkes oder auch 2—3 Zellreihen entfernt einzelne Phloëmparenchymzellen sklerenchymatisch.

Pittosporeae.

Pittosporum. Untersucht wurden: P. undulatum Vent., Tobira Ait., bicolor Hook. und crassifolium Soland. In der primären Rinde befinden sich grosse Oelbehälter. Die Korkbildung nimmt in der ersten Zellreihe innerhalb der Epidermis ihren Anfang und zwar wird durch die erste Tangentialwand bereits eine Phellodermzelle gebildet, durch die zweite aber eine Phellemzelle. Später treten einige weitere Phellodermzellen hinzu, jedoch ist die Zeit ihres Entstehens eine unbestimmte, bald durch die 4., 5., 6. oder eine noch spätere Wand.

Alle Arten verhalten sich ganz analog.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0164-4

Bixaceae.

Idesia polycarpa. Die erste Zelllage der primären Rinde innerhalb der Epidermis wird zur Initiale. Nach meinen Beobachtungen wird durch die erste Wand bereits eine Phellodermzelle gebildet, worauf einige Phellemzellen in centripetaler Reihenfolge auftreten. Die Korkzellen verdicken sich etwas in ihren Membranen und zwar gleichmässig; später werden sie in radialer Richtung etwas zusammengedrückt.

Berberideae.

Berberis vulgaris L. wurde untersucht. Die Korkbildung beginnt in der ersten Zelllage innerhalb eines aus weitlumigen Zellen bestehenden Ringes dickwandigen Bastes. Durch die erste Tangentialwand wird eine Phellodermzelle nach innen abgeschnitten, durch die zweite eine Korkzelle; es kommt übrigens auch der Fall vor, dass bereits durch die erste Tangentialwand in der Phellogenzelle nach aussen eine Korkzelle gebildet wird; diese selbst sind ziemlich stark in radialer Richtung gestreckt. Die Tangentialwände in neben einander liegenden Zellen stossen nicht an einander, wodurch die Phellemschichte ein mehr unregelmässiges Aussehen erreicht.

Calycanthaceae.

Calycanthus floridus L. Die Korkbildung beginnt in der ersten innerhalb der Epidermis gelegenen Zellreihe. Durch die erste Tangentialwand wird eine Korkzelle gebildet, durch die zweite eine Phellodermzelle, durch die folgende abermals eine Korkzelle und durch die 4. meist wieder eine Phellodermzelle. Die Korkzellen sind sehr stark radial gestreckt, überhaupt ziemlich grosslumig; die innere Wand jeder einzelnen Korkzelle verdickt sich etwas und die anstossenden Partien der Radialwände nehmen auf eine kurze Strecke noch an dieser Verdickung theil. Die äusseren Korkzellen werden später ziemlich stark zusammengedrückt.

Chimonanthus fragrans Lindl. Auch hier tritt die Korkbildung in der äussersten Zelllage der primären Rinde auf. Die Korkzellen sind gleichfalls sehr stark radial gestreckt und überhaupt sehr weitlumig. Jedenfalls werden durch die ersten zwei Tangentialwände Korkzellen gebildet, später tritt dann eine Phellodermzelle auf. Wenn (in einem späteren Stadium kann man dies beobachten) 3—4 Korkzellen gebildet sind, so folgt eine radial sehr schmale, in den Wandungen sklerotisch verdickte Zelle, innerhalb welcher, wahrscheinlich in der nächsten Vegetationsperiode von neuem Korkzellen sich bilden, so dass je einige Korkzellen mit einer einfachen Zellreihe, bestehend aus derartigen radial-kurzen, sklerotischen Zellen abwechseln. Später vermehrt sich auch das Phelloderm ziemlich stark.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0165-0

Ranunculaceae.

Aus dieser Familie untersuchte ich einige Arten der Gattung Clematis und zwar Cl. integrifolia L., Cl. campaniflora Brot. und Cl. songarica Liev. Der dickwandige Bast bildet starke halbmondförmige Belege ausserhalb der Gefässbündel. Die erste unmittelbar innerhalb des dickwandigen Bastes gelegene Zeillreihe übernimmt die Korkbildung; es erfolgen vorerst zwei Tangentialwände in centripetaler Reihenfolge, wodurch nach aussen Phellem gebildet wird. Phellodermzellen treten sehr vereinzelt auf und zwar vorzugsweise auf Seite der Markstrahlen, an welcher Stelle ja der Bildung neuer Elemente entsprechender Raum geboten ist. Die Korkbildung ist eine sehr mässige. Die ganze primäre Rinde, sowie der dickwandige Bast wird nach dem Auftreten des Korkes zum Absterben gebracht und abgeworfen.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0166-6

Figurenerklärung.

Fig. 1. Lythrum Salicaria. Die Zahlen 1—6 beziehen sich auf die Reihenfolge der im Phellogencambium entstehenden Tangentialwände; ph = Phelloidzellen; K = Korkzellen; phc = Phellogencambium.

Fig. 2. Epilobium hirsutum. Korkbildung innerhalb des dickwandigen Bastes. In a beobachtet man die abwechselnden Schichten von Phelloid- und Korkzellen. In Fig. 2b zeigt die zuletzt entstandene Zelle, welche zur Korkzelle wird, die dunkle Wellung der Caspary'schen Schutzscheide. In Fig. 2c beobachtet man die soeben entstehenden Tangentialwände 3 (zuerst) und 4 (zuletzt).

Fig. 3. Comarum palustre. a. Die Korkbildung beginnt innerhalb der ganz verkorkten Schutzscheide s; es folgen sodann nach innen zunächst zwei Phelloidzellen ph mit den charakteristischen Intercellulargängen, dann eine Korkzelle, oft durch eine Radialwand gefächert, dann abermals zwei Phelloidzellen, dann die soeben entstehende Korkzelle mit dem Caspary'schen dunklen Punkte.

Fig. 3b. Entstehung der ersten und zweiten Wand in der Phellogenzelle; die innerste mit 1 bezeichnete Wand entsteht vor der äusseren (2).

Fig. 3c. Reihenfolge der zur Bildung einer Lamelle bestimmten Wände. Durch 1 wird nach innen die Phellogenzelle für die nächste Lamelle abgeschnitten, durch 2 und 3 werden nach aussen Phelloidzellen gebildet und die zwischen Wand 1 und 3 liegende Zelle wird zur Korkzelle.

Fig. 4. Potentilla fructicosa. Bildung von regelmässig je 3 Phelloidzellen zwischen je einer Korkzelle. ph = Phelloid; k = Kork; phc = Phellogencambium. Die Zahlen geben die Reihenfolge im Auftreten der Tangentialwände an.

Fig. 5. Fuchsia corymbosa. Beginn in der äussersten Zellreihe des Phloëm; rein centripetales Auftreten der Tangentialwände; abwechselnd entstehen von aussen nach innen fortschreitende Phelloid- und Korkzellen.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0167-1

Universitätsbibliothek
Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr02859-0168-7

Fig. 1.

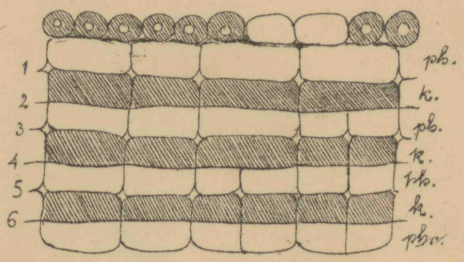


Fig. 2.

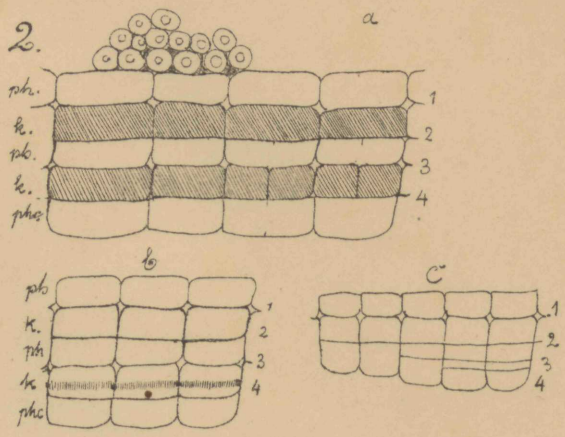
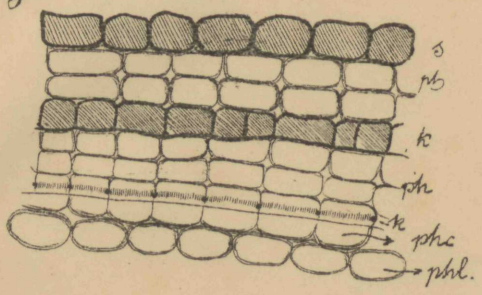
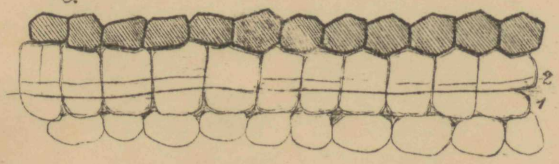


Fig. 3. a.



b.



c.

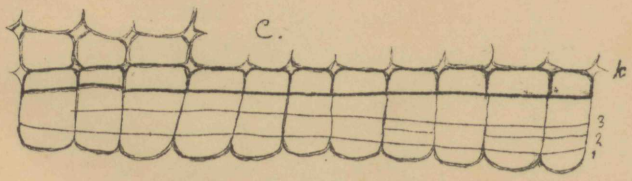


Fig. 4.

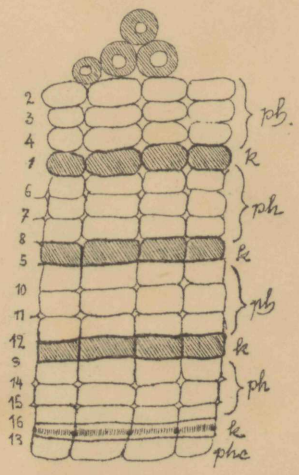
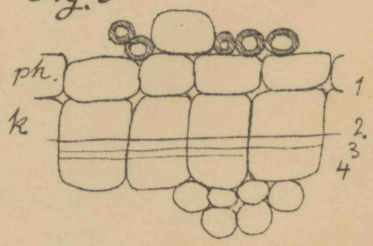


Fig. 5



Del. F. E. Weiß