Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern
Band: - (1893)
Heft: 1305-1334

Artikel: Ueber die Sekretbildung in den schizogenen Gängen
Autor: Bécheraz, Achille
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319063

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Achille Bécheraz.

Ueber die Sekretbildung in den schizogenen Gängen.

Eingereicht am 25. Juli 1893.

Einleitung.

Eine grosse Anzahl von Pflanzen und die von denselben herrührenden Droguen verdanken ihre Verwerthung in medizinischer sowie in technischer Beziehung den Produkten, welche in Sekretbehältern im Inneren der Gewebe entstanden sind. Diese Sekretbehälter weichen sowohl in der Art ihrer Entstehung, als auch in Bezug auf Gestalt und Grösse, sowie auch in chemischer Zusammensetzung des Inhaltes und dessen Menge von einander ab.

Sie sind, wie es die mannigfache Verwendung ihrer Inhaltskörper auch erwarten lässt, zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern untersucht worden; aber die Untersuchungen erstreckten sich in den meisten Fällen hauptsächlich auf die Entstehung, Entwicklung und Stellung der Sekreträume im Gewebe, der Genese des Inhaltes wurde weniger Beachtung geschenkt. Wir haben denn auch bis heute keine genaue Kenntniss über die Art und Weise, wie die Sekrete in den Sekretbehältern entstehen, und stossen beim Durchgehen der diesbezüglichen Literatur auf vielfache Widersprüche.

Meyen*) hat die Ansicht aufgestellt, dass das Harz ein Sekret sei, welches innerhalb der Zellen gebildet und abgeschieden werde und durch Diffundiren durch die Zellmembran in den Harzgang gelange, welch' letzterer durch Auseinanderweichen von Zellen entstanden sei.

*) Meyen, Sekretionsorgane der Pflanzen 1837.

Diese Ansicht wurde befestigt durch die Mittheilungen von N. I. C. Müller,*) welcher bei den Coniferen, Umbelliferen, Anacardiaceen, Compositen und Araliaceen die Entstehung der Sekretbehälter und Sekrete studirte und zu dem Schlusse kam, dass das in der Zelle entstehende Sekret in kleinen Partikelchen nach dem Orte grösster Ansammlung durch die Zellmembran diffundire und dass also eine grosse Sekretmasse nur entstanden sein könne, nachdem die sehr zahlreichen, kleinen Harztröpfchen durch verschiedene Zellwandungen hindurchgewandert seien. Er gebrauchte zur besseren Erkennung der ganz kleinen Harztröpfchen ein Färbemittel und zwar verdünnten Alkohol und kleine Stückchen pulverfreier Borke von Alkannawurzel, deren Farbstoff vom Harz gespeichert wird und sich durch Auswaschen mit Wasser nicht entfernen lässt.

Müller fand bei dieser Tinktionsweise in ganzen Zellkomplexen rothe Harzpünktchen; aber ich bin der gleichen Ansicht wie Mayr**), dass das Harz durch die Präparation des Beobachtungsobjektes aus dem Kanal in und auf das umliegende Gewebe gelangt sei.

Auch Mohl***) schliesst sich der Meyen'schen Ansicht an und betrachtet die den Intercellularraum umgebenden kleinen Zellen als die Organe, welche das Harz bereiten und in den von ihnen umschlossenen Hohlraum ausscheiden.

Dippel†) ist der Meinung, dass die Entstehung des Harzes in den eigentlichen Gängen von einer Umbildung der Stärke in ätherisches Oel abhängt, welches anfänglich in einem ganzen Zellstrange entsteht und verbreitet ist, später aber aus den äusseren Zellpartien nach den mittleren diffundirt, wo es seine weitere Umwandlung erleidet, d. h. in Harz übergeführt wird.

Nach Frank††) ist von den Vorgängen, welche bei der Entstehung von Balsamen und ätherischen Oelen in den schizogenen Gängen

---

*) N. I. C. Müller. Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ätherischen Oele, Gummi und Gummiharze und die Stellung der Sekretionsbehälter im Pflanzenkörper. Pringsh. Jahrbücher. Bd. V, 1866.

**) Mayr, Entstehung und Vertheilung der Sekretionsorgane der Fichte und Lärche. Bot. Centralblatt. 1884. Bd. XX.

***) Mohl. Ueber die Gewinnung des Terpentins. Bot. Ztg. 1859, pag. 333.

†) Dippel. Die Harzbehälter der Weisstanne und die Entstehung des Harzes in denselben. Bot. Ztg. 1863, pag. 258.

††) Frank. Ueber die Entstehung der Intercellularräume der Pflanzen. 1867.

stattfinden, nur so viel erwiesen, dass das erforderliche Material zur Sekretbildung durch die Wandzellen bezogen werden muss.

Der Theorie der Diffusion von Harz nach den Sekretbehältern stehen die Ergebnisse der Untersuchungen anderer Forscher gegenüber.

Karsten*) veröffentlichte im Jahre 1857 seine Beobachtungen über die assimilirende Thätigkeit der Zellmembran, in welchen er der Ansicht Ausdruck verleiht, dass die Sekrete theils durch Umwandlung der Membran der Gewebezellen, theils als Erzeugniss kleiner, im Safte derselben befindlicher Zellchen entstehen. Er findet die Gewebezellhaut in einigen Fällen verflüssigt und resorbirt, in andern Fällen wohl mehr oder weniger verflüssigt, aber nicht resorbirt, sondern das Produkt der Umwandlung der Gewebezellhaut mit dem Inhalt der Sekretionszellen zu neuen chemischen Verbindungen vereinigt. Auch beobachtet er eine Durchtränkung der Membran mit Harz, und beim Auswaschen der Präparate mit Alkohol hinterbleibt ihm ein mehr oder weniger in Zellform erkennbares, wie korrodirt erscheinendes Häutchen.

Wigand**) ist sieben Jahre später, nach angestellten Untersuchungen über die Desorganisation der Pflanzenzelle, zu einem ähnlichen Resultate gelangt.

Er sieht das Harz oder den Balsam zuerst als Wandbekleidung in denjenigen Zellkomplexen, welche später zu den Sekretbehältern ausgebildet werden sollen. Mit der Zunahme der Harzbildung hält die Abnahme der Dicke der Zellwände gleichen Schritt, und schliesslich sieht man letztere als zarte Umrisse sich allmählig in der strukturlosen Harzmasse verlieren, sich aber oft nach Auswaschen mit Alkohol durch Chlorzinkjod noch bläuen. Es wäre demnach diese Reaktion ein Beweis des Vorhandenseins von Zellstoffresten, von Cellulose im Sekrete. Eine Sekretion von Harz oder Balsam findet im strengen Sinne also nicht statt, vielmehr werden die Sekrete innerhalb der Zelle durch Umwandlung der Membran erzeugt.

De Bary***) wirft, nach Berücksichtigung der damals über Entstehung der Sekrete herrschenden Ansichten, die Frage auf, ob nicht

*) Karsten. Ueber die Entstehung des Harzes, Wachses, Gummis und Schleimes durch die assimilirende Thätigkeit der Zellmembran. Bot. Ztg. 1857.

**) Wigand. Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle, insbesondere über die physiologische Bedeutung von Gummi und Harz. Pringsh. Jahrb. III.

***) De Bary. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.

wohl allgemein die Sekrete der schizogenen Behälter zunächst als Bestandtheil der Zellwand aufzufassen seien. Eigene Beobachtungen von ihm über den Gegenstand liegen jedoch nicht vor. Nach seinen Untersuchungen sind in den Hautdrüsen der Epidermis, sowie besonders in den Zwischenwanddrüsen, welche rein histologisch betrachtet, geradezu einen der Epidermis angehörenden Spezialfall schizogener Sekretlücken darstellen, Sekrete zu beobachten, welche denjenigen der schizogenen Behälter durchaus ähnlich sind und vielfach zuerst als Bestandtheil der Zellwand anatomisch nachgewiesen werden können.

Dies stimmt überein mit den Resultaten, welche Hanstein*) aus seinen Beobachtungen über die Harzbildung bei den Colleteren erhalten hat. Nach ihm tritt das Sekret der Colleteren zuerst als Bestandtheil der Zellwand auf. Die letztere verdickt sich, und zwischen der Cuticula und der Celluloseschicht erscheint das Sekret als eingelagerte Masse von stets zunehmender Mächtigkeit. Er findet zwar Harz auch schon fertig gebildet im Inneren der Zottenzellen, aber dasselbe sammelt sich doch vor seinem Austritte erst zwischen Cuticula und Cellulosehaut an, erstere auftreibend und endlich zerreissend. Es scheint den Protoplasmaschlauch und die Zellwand in Gestalt kleinster Theile durchdringen zu können, doch bleibt auch eine Entstehung aus Cellulose und ähnlichen Wandschichten in Frage. Die zerrissene Cuticula kann regenerirt werden und hat demnach bei der Sekretanhäufung in den Hautdrüsen nicht nur eine passive Rolle, sondern es kommt ihr vielmehr die Aufgabe zu, ein sofortiges Wegfliessen des Sekretes zu verhüten. Für die eigentliche Entstehung des Harzes hegt Hanstein die Ansicht, dass die Ursubstanz als Körper schleimartiger Natur die Cellulosehaut durchwandere und sich erst in den Zwischenwandschichten zu Harz umbilde.

Haberlandt**) schliesst sich dieser Meinung an, dadurch, dass er die Wahrscheinlichkeit zulässt, dass die Sekrete das Produkt einer chemischen Umwandlung bestimmter Membranschichten seien. Die Thätigkeit der Sekretzellen würde in diesem Falle darin bestehen, das Material zum Wachsthum jener Zellwandschichten vorzubereiten und zu liefern.

Tschirch***) hat in seiner «Angewandten Pflanzenanatomie» in umfassendster Weise die Verhältnisse, welche bei den Sekretbehältern

*) Hanstein. Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung bei den Laubknospen. Bot. Ztg. 1868.

**) Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. 1884.

***) Tschirch. Angewandte Pflanzenanatomie. Bd. I, 1889.

in Betracht kommen, berücksichtigt und sie besonders nach der Art ihrer Entstehung auseinandergehalten. Er theilt an der Hand seiner eigenen Untersuchungen und mit Berücksichtigung aller einschlägigen Litteratur die intercellularen Sekretbehälter ein in:

1. schizogene, entstanden durch Auseinanderweichen ursprünglich verbundener Zellen,

2. lysigene, oder rexigene (de Bary), entstanden durch Auflösen bez. Zerreissen der Membranen einer Gruppe von Zellen, und

3. schizo-lysigene, entstanden durch Kombination beider Entstehungsarten, indem zuerst ein Auseinanderweichen und sodann Auflösung beobachtet wird.

Auch über die Bildung der Sekrete, die rückschreitende Metamorphose der Membran finden sich in Tschirchs Anatomie zahlreiche Einzelangaben.

Ueber den Ort der Sekretbildung bei schizogenen und lysigenen Gängen äussert sich Tschirch in folgender Weise: *)

Bei der Untersuchung der schizogenen Gänge hat sich ergeben, dass das sogenannte Secernirungsepithel, welches den Kanal auskleidet, niemals Harz oder ätherisches Oel enthält, also auch niemals diese Stoffe als solche in den Kanal secerniren kann, das Sekret sich vielmehr stets erst in dem Intercellularkanal, wahrscheinlich unmittelbar nach Austtritt der resinogenen Substanzen durch dis Membran der Secernirungszellen, an der Aussenseite derselben bildet. Selbst in den jüngsten Stadien enthält nur der Kanal, nie die Secernirungszellen Sekret. Schon die jüngsten Sekretbehälter sind vollständig mit Sekret erfüllt, und oftmals erhält man den Eindruck, dass es das Sekret ist, welches den Kanal erweitert.

Bei den lysigenen Gängen entstammt das Harz-Sekret zum allergeringsten Theile einer in ausgiebiger Weise überhaupt sehr seltenen Membranmetamorphose, — auch hier werden die resinogenen Substanzen von dem umgebenden Gewebe in den Kanal secernirt, um dort die Umbildung in Oel oder Harz zu erleiden. Diese Umbildung muss ein rein chemischer Prozess sein, der unabhängig von dem Plasma und seinen Lebensäusserungen verläuft. Denn man findet selbstverständlich niemals, weder in dem schizogenen, noch dem lysigenen Sekretraume lebendes Protoplasma. Bei den meisten schizolysigenen Gängen sind die Membranen der den Kanal auskleidenden Zellen nur

*) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 19. November 1889.

stark obliterirt, nicht aufgelöst. Aber auch, wenn sie alle gelöst wären, würden sie doch nicht die grossen Mengen Sekretes, die man in dem Kanale findet, liefern können. —

Damit war der Ort der Sekretbildung näher präzisirt, und es erschien nunmehr wünschenswerth, derselben an dieser Stelle weiter nachzugehen. Ich bin daher auf Vorschlag des Herrn Prof. Dr. Tschirch der Frage der Entstehung des Sekretes näher getreten und habe zunächst die Entstehung der Sekrete in den langgestreckten schizogenen Behältern untersucht, wie sie bei den *Abietineen*, *Compositen*, *Burseraceen*, *Clusiaceen* und anderen Familien vorkommen. Die kurzen Sekretbehälter, z. B. der *Myrtaceen*, bei denen die Verhältnisse anders zu liegen scheinen, sind zunächst von der Untersuchung ausgeschlossen worden.

Um nicht später darauf zurückkommen zu müssen, will ich gleich an dieser Stelle die Bezeichnungen anführen, welche bei den schizogenen Sekretbehältern angewendet werden.

Der Sekretraum, das Lumen des Ganges oder Kanales ist unmittelbar begrenzt von einer Zellschicht, welche aus kleinen, zartwandigen, meist tangential zum Gange zusammengedrückten, hin und wieder nach demselben zu etwas vorgewölbten Elementen besteht, die, einzeln secernirende Zellen oder Epithelzellen, in ihrer Gesammtheit Epithel, Wandbekleidung genannt werden. Ich behalte wie Tschirch*) promiscue mit «Epithel» den Ausdruck secernirende Zellen bei, da diese Zellen es sind, welche die resinogenen Substanzen liefern müssen.

Die das secernirende Epithel zunächst umgebende Zellschicht, die mechanische Scheide der Sekretbehälter, wie Moebius**) sie nennt, tritt vor diesem meist deutlich hervor durch grössere Gestalt der einzelnen Zellen, sowie sehr häufig durch Wandverdickung, welche in einzelnen Fällen bedeutende Mächtigkeit erlangen kann. Die Elemente dieser Schicht heissen Begleitzellen. Sie sind meist auch von dem angrenzenden, parenchymatischen Gewebe verschieden, sei es durch verdickte Membran, oder durch Streckung in der Längsrichtung; selten besitzen sie die gleiche Form. Ihrer charakteristischen Eigenschaften werde ich in den einzelnen Fällen Erwähnung thun.

Zur Bezeichnung des Inhalts der Kanäle gebrauche ich kurzweg das Wort Harz, worunter ich dasjenige verstehe, was von anderen

*) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie.

**) Moebius, Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. Pringsh. Jahrb. Bd. XVI.

Autoren als Oel, Balsam oder auch Harz bezeichnet worden ist, also die Inhaltskörper der Sekretbehälter, welche durch verdünnten oder konzentrirten Alkohol, Aether, Chloroform, Amylalkohol, Benzol, Schwefelkohlenstoff gelöst werden. Ich kann den Ausdruck Harz um so eher anwenden, als zwischen Oel, Balsam und Harz nur ein Unterschied in der Consistenz besteht, hervorgerufen durch wechselnden Gehalt an ätherischem Oel, und wir in jungen, frischen Kanälen das Sekret meist dünnflüssig, in älteren Gängen dagegen oder bei getrocknetem, z. B. Herbariummaterial, meist dicklich oder wachsartig bis glasig fest vorfinden.

Ich werde folgende Fragen zu beantworten suchen:

1. In welchem Entwicklungsstadium des Ganges tritt das Sekret in demselben auf und findet sich dasselbe auch anderwärts als im Gange selbst?
2. Wo ist der Ort der Sekretbildung?

I.

In welchem Entwicklungsstadium des Ganges tritt Sekret in demselben auf und findet sich dasselbe auch anderwärts als im Gange selbst?

Bevor ich an die Frage nach der Entstehung des Harzes herantrete, erscheint es mir nothwendig, einmal endgiltig festzustellen, wann das Harz zuerst auftritt und wo, ob im Kanale selbst, oder im umgebenden Gewebe, oder aber in beiden zu gleicher Zeit.

N. I. C. Müller*), sowie Sachs**) und van Tieghem***) fanden ganz junge Sekretbehälter noch sekretfrei, und nur von *Pinus* behauptete Sanio†) das Gegentheil, dass nämlich schon in den jüngsten Stadien Harz vorkomme. Mayr††) hat auf seine Untersuchungen

*) N. J. C. Müller, s. o.

**) Sachs. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

***) van Tieghem. Les canaux secreteurs des plantes. Ann. d. sc. nat. 5. S. T. XVI.

†) Sanio. Pringsh. Jahrb. IX.

††) Mayr, a. a. O.

der Harzgänge von Fichte und Lärche gestützt erklärt, dass er niemals sekretfreie Kanäle gefunden habe, und auch Tschirch*) äussert sich in der Weise, dass er sagt: «Das Sekret tritt nur in dem Intercellularraume auf».

Da die Beobachtungen in dieser Richtung weniger zahlreich sind, so erschien die weitere Prüfung der Sache wünschenswerth.

Da in frischen Pflanzentheilen die schizogenen Sekretbehälter das Harz meist in halb- oder ganzflüssigem Zustande enthalten, so wird dieses durch die Präparation für die mikroskopische Beobachtung in den meisten Fällen herausgestrichen oder herausgedrückt, und das Erkennen des Ortes, wo es sich ursprünglich befunden hat, wird sehr erschwert, wenn nicht gar unmöglich gemacht. Ich habe daher das Harz dadurch an den Ort seiner Entstehung fixirt, dass ich die Pflanzentheile unter Vermeidung rascher Temperaturerhöhung, allmählig bis auf 100 ° C. steigend, so lange im Trockenschranke erhitzte, bis das Sekret infolge von Verdunstung eines Theiles des ätherischen Oeles in den Gängen festgeworden war. Auf solche Weise vorbereitetes Material gestattete das Herstellen von Querschnitten, ohne dass das Harz über die ganze Schnittfläche gestrichen wurde. Das Sekret war dann oft in bandförmiger Gestalt von wechselnder Dicke der Aussenwand der Epithelzellen aufgelagert, oft auch erfüllte es noch den ganzen Hohlraum.

Um es genau zu erkennen, wandte ich die oben erwähnte, N. J. C. Müller'sche Tinktionsmethode an, welche ich wegen der oft störenden Rindenstücke der Alkannawurzel auf folgende Weise modifizirt habe.

Ich stellte mir eine Tinktur dar aus einem Theil Alkannawurzel und vier Theilen konzentrirten Alkohols, mischte dieselbe mit destillirtem Wasser (kalkhaltiges Brunnenwasser fällt den Farbstoff theilweise) im Verhältnisse von zwei Theilen der Tinktur und fünf Theilen Wasser und liess von dieser Mischung zu dem im Wasser liegenden Beobachtungsobjekte zufliessen. Bei dieser Konzentration der Tinktur kommt eine Lösung des Harzes trotz des Vorhandenseins von Alkohol nicht zu Stande, wie man sich leicht durch einen Kontrolversuch mit geschabtem, trockenem Fichtenharz oder Kolophonium überzeugen kann, und es findet auch trotz des hohen Wassergehaltes keine Ausscheidung des Alkannafarbstoffes statt.

*) Tschirch. Angewandte Pflanzenanatomie.

Bei der Betrachtung des Objektes kann man den Vorgang deutlich verfolgen, wie das Harz nach und nach den Farbstoff aus der umliegenden Flüssigkeit aufnimmt und sich schön roth färbt, während das umliegende Gewebe nur leicht tingirt wird. Wäscht man nach einiger Zeit das Präparat mit Wasser aus, so entfärbt sich das Gewebe, während das Harz seine Farbe unverändert beibehält. Durch diese Art des Vorgehens bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt.

Die langgestreckten, schizogenen Sekretbehälter enthalten von ihren jüngsten Entwicklungsstadien an die Sekrete. Dieselben sind allerdings trotz der Rothfärbung, oft nicht leicht zu erkennen, denn ein kleiner rother Punkt oder eine rothe Lamelle, umgeben von dunkler Membran, tritt nicht immer deutlich hervor. Wenn man aber während der Betrachtung Alkohol zum Untersuchungsobjekte zufliessen lässt, so beweist uns die Aufhellung, welche durch Lösung des Sekretes in dem kleinen Kanal eintritt, die Gegenwart von Harz. Ich habe das Vorhandensein von Sekret in ganz jungen Gängen so deutlich zu Gesicht bekommen, dass ich obigen Satz mit Sicherheit aufstellen darf, ebenso wie denjenigen, dass sich in dem den Hohlraum des Sekretbehälters mittelbar oder unmittelbar begrenzenden Gewebe keine Sekrete vorfinden, weder in dem zunächst liegenden, plasmahaltigen Epithel, noch in den umschliessenden stärkehaltigen oder chlorophyllführenden Begleit- oder Parenchymzellen.

Bei Untersuchungsmaterial (*Pinus, Abies, Picea, Levisticum, Imperatoria, Arnica, Inula* und anderen), welches auf oben angeführte Weise getrocknet worden war, habe ich ausserhalb der Harzgänge durch Tinktion niemals Harz nachweisen können, obschon sich dasselbe nach der Rothfärbung besonders in den farbloses oder schwachgelbliches Plasma enthaltenden Epithelzellen auffallend abheben müsste.

Es liesse sich nun allenfalls denken, dass, wenn das den Sekretraum umgebende Gewebe Tröpfchen von harzbildendem Oele enthalten hätte, letzteres durch das Austrocknen verjagt worden wäre. Ich kann mir aber nicht denken, dass das Oel vollständig rückstandslos verdunstet wäre, sondern muss eher annehmen, dass dasselbe einen harzigen, also durch Tinktion nachweisbaren Rückstand hinterlassen haben würde.

Ausserdem habe ich bei der Untersuchung der grossen Menge frischen Materials fast niemals Harztröpfchen gefunden in den Gewebepartien, durch welche beim Querschneiden das Messer geführt worden

war, bevor es auf den Harzgang stiess, sondern erst in den nachfolgenden Gewebetheilen, und hier war in den meisten Fällen durch verschieden hohe Einstellung des Objectives die direkte Auflagerung der Harztheilchen leicht festzustellen. Auch da, wo sich einige Sekrettröpfchen in dem Gewebe rings um den Gang herum zeigten, ist ihr Vorkommen leicht erklärlich. Durch den in den Harzkanälen frischer Pflanzentheile bestehenden Druck wurde das dünnflüssige Harz aus dem eben angeschnittenen Gange gedrückt und verbreitete sich in dem ihm offenstehenden Raume, in diesem Falle in dem vor dem Sekretgange durchschnittenen Gewebe. Wir sehen aber auch hier bei variirter Einstellung, dass sich die Harztröpfchen meist über und nicht im Zellinhalte befinden, und erkennen besonders da, wo Harztheilchen auf den durchschnittenen Membranen liegen, dass ihr Vorkommen an diesen Stellen durch äussere, mechanische Einflüsse bedingt ist.

Ein fernerer Beweis für die Abwesenheit von Harz in den secernirenden Zellen und dem umgebenden Gewebe der Kanäle scheint mir auch der Umstand zu sein, dass wir in den seltensten Fällen Harz ausserhalb ganz junger Sekretbehälter finden, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil der Druck in diesen kleinen Behältern noch keinen hohen Grad erreicht hat, und weil ferner die Harzmenge in den jungen Stadien zu gering ist, um sich über einen grösseren Zellkomplex in einzelnen Tröpfchen vertheilen zu können.

Ich muss also die Frage, ob Sekrete auch in dem die langgestreckten, schizogenen Sekretbehälter umgebenden Gewebe gebildet werden, dahin beantworten, dass dies nicht der Fall ist, sondern, dass dieselben in den Gängen, und nur in diesen entstehen, und dass ihr Auftreten in umliegenden Gewebepartien durch die Präparation verursacht wurde, also ein zufälliges ist.

II.

Wo ist der Ort der Sekretbildung?

a. Spezieller Theil.

Es erscheint mir zweckmässig an dieser Stelle die Beschreibung der von mir beobachteten Verhältnisse folgen zu lassen, welche uns Aufschluss zu geben vermögen über die Entstehung der Harze in den

langgestreckten, schizogenen Sekretbehältern oder wie Tschirch*) sie nennt, den Oelgängen.

Mich an die systematische Reihenfolge der verschiedenen Pflanzenfamilien zu halten, erachte ich nicht als nothwendig, sondern ich werde mit derjenigen beginnen, welche uns die Genese des Harzes am auffallendsten zeigt.

Umbelliferen.

Imperatoria Ostruthium L. Der Wurzelstock und die Nebenwurzeln von *Imperatoria* sind von einer grossen Anzahl von schizogen entstandenen Sekretbehältern durchzogen, deren Anlage nach Art aller schizogenen Gänge durch Theilung einer Mutterzelle und Auseinanderweichen der Theilzellen vor sich geht. Diese Theilzellen, die späteren secernirenden Epithelzellen, zeichnen sich durch ihren hellen, pigment- und stärkefreien Inhalt, welcher durchaus plasmatischen Charakter hat, von dem angrenzenden Gewebe aus, welches meist durch Speicherung von Stärkekörnern weniger durchsichtig ist und daher dunkler erscheint. Dieser Umstand erleichtert das Auffinden der ganz jungen Stadien der Kanäle ganz bedeutend, wenn letztere sich in der Grösse noch kaum von luftführenden Intercellularräumen unterscheiden.

Sobald ein Sekretbehälter wahrnehmbar ist, finden wir ihn auch schon mit Sekret erfüllt, und zwar enthält dieses schon fertiges Harz, welches sich in Alkohol löst. Durch die Einwirkung von Alkohol schwindet aber nur ein Theil des Inhaltes des Sekretganges unter gleichzeitiger schwacher Kontraktion des ganzen Gewebes, und der kleine Harzbehälter erscheint noch locker erfüllt von einer wenig durchsichtigen, schleimartig aussehenden Masse, welche sich beim Hinzutreten von Wasser zugleich mit den umgebenden Zellen wieder dehnt und etwas durchsichtiger wird. Bei diesen ganz jungen Entwicklungsstadien ist aber eine deutliche Beobachtung schwierig, und wir erhalten noch sehr wenig Aufschluss über die Entstehung des Sekretes wegen der geringen Grösse der in Betracht kommenden Organe.

Gehen wir einen Schritt weiter und betrachten die Sekretgänge in demjenigen Zustande, in welchem der Querdurchmesser des Kanales ungefähr gleich ist dem kürzeren, also dem zum Gange radialen Durchmesser der Epithelzellen, so finden wir den Sekretbehälter erfüllt mit einer undurchsichtigen, nur in der Mitte etwas durchscheinenden Masse. Durch

*) Tschirch. Angewandte Pflanzenanatomie. pag. 486.

Alkohol geht das in der Mitte des Kanales befindliche Sekret in Lösung; die Undurchsichtigkeit der Randpartien lässt nach, dadurch, dass sich aus denselben ebenfalls Bestandtheile lösen, und es hinterbleibt ein farbloser trüber Schleim, der auch hier noch das Lumen des Kanales ganz erfüllt. Er ist der den Sekretbehälter begrenzenden Aussenwand der Epithelzellen fest und lückenlos aufgelagert, am Rande des Ganges dichter, nach der Mitte zu weniger dicht; in der übrigen Beschaffenheit erscheint er homogen (Fig. 1).

Bei einem weiteren Stadium der Entwicklung zeigt sich nach der Lösung des Harzes durch Alkohol und Quellung des Schleimes durch Wasser in der Mitte des Kanales eine hautartige Falte (Fig. 2), welche bei der Kontraktion des Schleimes durch Alkohol ein kleines Lumen sehen lässt, in welchem sich vor seiner Auflösung das fertige Harz befunden hat.

Vom Inneren des Sekretganges besteht ein Druck nach aussen hin, was sich daraus ergibt, dass während der Lösung des Harzes und der Kontraktion des Schleimes mit Alkohol eine Ausdehnung und Vorwölbung der Epithelzellen nach dem Ganginneren zu stattfindet. Lässt man den Schleim mit Wasser wiederum aufquellen, so werden die Epithelzellen zusammengedrückt, sobald das Lumen des Kanales durch die Schleimmasse wieder erfüllt ist. Selbstredend lässt sich diese Beobachtung nicht mehr machen in denjenigen Stadien, in welchen der Schleimbeleg nicht mehr so mächtig ist, dass er nach erfolgter Quellung den ganzen Sekretbehälter erfüllen kann.

Bei fortschreitendem Wachsthume beginnen die Epithelzellen sich radial zum Harzkanal zu theilen, und es treten nun Gänge auf mit 5, 6, 7, 8 und mehr secernirenden Zellen. Diese weichen von dem sie unmittelbar umgebenden Gewebe darin ab, dass sie zartwandiger, stets noch mit hellerem, stärke- und chlorophyllfreiem Plasma erfüllt sind und geringere Grösse besitzen. Die Begleitzellen zeichnen sich durch schwach verdickte Membranen von dem umschliessenden, parenchymatischen Gewebe aus.

Die Schleimmasse im Inneren des Sekretbehälters hat im Wachsthume mit der Erweiterung des Kanales nicht Schritt gehalten (Fig. 3), denn nach Entfernung des Harzes durch Alkohol und Quellung mit Wasser erfüllt sie den Gang nur noch selten bis zum Verschwinden des Lumens (Fig. 4). Dagegen sieht man nun auf dem Querschnitte die Schleimmasse in Form eines Beleges von wechselnder Dicke der Aussenwand der Epithelzellen aufgelagert und nach dem Ganginnern

zu von einer zarten, aber ganz deutlichen Haut begrenzt. Durch Alkohol wird dieser Schleimbeleg kontrahirt und erscheint als Verdickung der Epithelzellmembran; mit Wasser dehnt er sich wieder aus, und die Haut umschliesst ihn wieder in der früheren, unregelmässig welligen oder wulstigen Form.

Dies beweist uns, dass der Schleimbeleg im gegebenen Falle eine bestimmte, scharf begrenzte Gestalt besitzt und nicht etwa durch die Operation des Schneidens verzogen und in verschiedener Dicke den Epithelzellen aufgelagert worden ist, da sonst die den Beleg begrenzende Haut nach wechselndem Zusammenziehen und Aufquellen wohl kaum stets dieselbe Form und Lage annehmen würde.

Bei vorgerückteren Entwicklungsstadien, bei welchen sich die Zahl der secernirenden Zellen vermehrt, und ihre Grösse, wenn auch nicht wesentlich, vermindert hat, lassen sich in Bezug auf den Inhalt der Sekretbehälter folgende Beobachtungen machen.

Querschnitte durch Material, welches schwach getrocknet wurde, um durch Verdunstung des ätherischen Oeles den Druck im Inneren der Kanäle herabzusetzen, zeigen in der Mitte des Sekretbehälters einen hellgelben bis braunen Harztropfen. Derselbe ist dicht umschlossen von einer schmalen, undurchsichtigen, selten an einzelnen Punkten gelb durchscheinenden Masse, welche ihrerseits lückenlos der Gangseite der Epithelzellenwand aufgelagert ist. Beim Hinzutretenlassen von verdünntem Alkohol fängt der zentral liegende Harztropfen an allmählig in Lösung überzugehen, während in der umliegenden Schicht noch kaum Veränderungen wahrzunehmen sind. Bei gesteigerter Konzentration des Alkohols löst sich der Harztropfen ganz, und in der Begrenzungsschicht geht ebenfalls eine Lösung von vielleicht noch nicht fertig gebildetem, aber doch schon alkohollöslichem Harze vor sich. Es hinterbleibt nach Auswaschen mit konzentrirtem Alkohol an den Epithelzellen ein schmaler Wandbeleg, welcher sich bei Wasserzusatz sofort ausdehnt und sich als Schleimbeleg mit deutlicher Haut erweist. Ich nenne diese Haut, welche als äusserste Zone die Schleimschicht bedeckt, also auch gewissermassen den Harztropfen im Inneren des Kanales umgibt, die innere Haut.

Bei längsdurchschnittenen Gängen stossen wir auf dieselben Verhältnisse (Fig. 5). Der Schleimbeleg, umgrenzt von der inneren Haut, zieht sich der ganzen Länge des Sekretbehälters nach, in der Dicke der Auflagerung wechselnd, wie dies auch auf den Querschnitten zu sehen ist. Oft reicht der gequollene Beleg von der einen Seite

des Kanales bis über die Mitte desselben hinaus; während auf der entgegengesetzten Seite der Schleimbeleg nur dünn ist; oft sind zwei Seiten sehr mächtig, eine dritte nur schwach entwickelt; dazu kommen noch oft scharfe Einfaltungen, kurz die Dicke des Schleimbeleges in einem Sekretgange wechselt so, dass wir uns seine Oberfläche, vom Ganginneren aus gesehen, vorstellen müssen als bestehend aus kleinen unregelmässigen Bergen und Thälchen.

Der Schleim selbst ist in der Schicht, welche an die Epithelzellenwand angrenzt, dicht und homogen; nach dem Ganginneren zu wird er lockerer, mitunter etwas blasig, und enthält oft kleine körnchen- oder stäbchenförmige Gebilde, welche sich stellenweise netzartig kreuzen und verzweigen.

Gegen chemische Reagentien verhält sich der Schleimbeleg folgendermassen:

Verdünnte und konzentrirte Kalilauge erhöhen die Quellung, bewirken aber auch beim Erwärmen keine Lösung oder bestimmte Farbenveränderung.

Jod färbt gelb, ebenso Chlorzinkjod. Bei Anwendung des letzteren Agens habe ich in keinem einzigen Falle eine Bläuung beobachten können*).

Eisenchlorid färbt gelb; Millonsches Reagens bleibt ohne Einwirkung, auch bei schwachem Erwärmen.

Gegen Salzsäure ist die Schleimmasse resistent, ebenso gegen Schwefelsäure, dagegen löst sie sich langsam bei gelindem Erwärmen in Schultzescher Macerationsflüssigkeit; doch bleiben die eingelagerten Körnchen und Leisten unverändert.

Die innere Haut, welche nicht selten an einzelnen Stellen schwache Verdickungen zeigt, an anderen durchbrochen zu sein scheint, verhält sich in chemischer Beziehung dem Schleime analog, mit der Ausnahme jedoch, dass sie gegen Schultzesche Flüssigkeit resistent ist und nur nach langer Einwirkung und Erwärmung durch dieses Reagens stellenweise zerstört wird.

Durch Einwirkung von Jod und Schwefelsäure färben sich der Schleimbeleg und die innere Haut gelbbraun, so dass jedenfalls den beiden Körpern die reine Cellulosenatur abgesprochen werden muss. Es erhellt vielmehr aus dem Verhalten des Schleimbeleges gegen Jod und Jod-Schwefelsäure, dass wir es mit einem echten Schleime nach Tschirch's Terminologie zu thun haben**).

*) Vergl. Wigand a. a. O.

**) Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, pag. 193.

Mit Tinktionsmitteln verschiedener Art, auch aus der Reihe der Anilin-Farbstoffe, wie z. B. Anilinblau ($^1/_{100}$), Eosin (alkohol- und wasserlöslich), Fuchsin, Congoroth, Methylgrün-Essigsäure (Strasburger), Pikrin-Nigrosin, Ammoniak-Carmin, Grenachers Carmin-Alaun und anderen gelangt man zu keinem positiven Resultate, da sowohl innere Haut wie Schleimbeleg, Epithel- und Begleitzellen wie Parenchym durch den Farbstoff gleichmässig tingirt werden, denselben aber beim Auswaschen in gleichem Maasse wieder abgeben.

Meist scheinen allerdings der Beleg und die innere Haut den Farbstoff in geringerer Menge speichern zu können, wodurch sie dann weniger intensiv gefärbt erscheinen als das umliegende Gewebe; aber dieser Umstand ist wohl zurückzuführen auf weniger dichte Struktur der beiden Gebilde gegenüber den begrenzenden Zellen.

Die Sekretbehälter der Wurzelorgane von:

Levisticum officinale Koch;
Archangelica officinalis Hoffm. und
Pimpinella Saxifraga L.

habe ich wie bei *Imperatoria* entwicklungsgeschichtlich untersucht und bin zu völlig übereinstimmenden Resultaten gelangt. Das fertig gebildete Harz findet sich im Innern der Sekretgänge, die mit einer Schleimschicht belegt sind, welche dieselbe Quellungsfähigkeit und Kontrahirbarkeit zeigt, wie die oben beschriebene (Fig. 6 — 11).

Auch in Bezug auf das Verhalten gegen chemische Reagentien erweisen sich diese Schleimsubstanzen analog. Wir finden ebenfalls, besonders bei *Archangelica*, Körnchen eingelagert und hin und wieder ein Stück eines feinen Leistennetzes, welches sich bei der Kontraktion durch Alkohol scheerenartig zusammenlegt. Auch hier zeigt sich bei der Lösung des Sekretes ein harzähnlicher Körper, vielleicht theilweise schon fertiges Harz emulsionsartig mit dem Schleime vermischt, und bei der Einwirkung von Alkohol verschwindend.

Ich habe versucht mit Hansteins Fuchsin-Anilinviolett Tinktionen vorzunehmen. Nach ihm färbt sich Harz rein blau, Gummi roth, Plasma violett und Schleim rosenroth bis fleischfarben. Es zeigten sich mir jedoch in der Schleim-Harzemulsion die Farbentöne niemals charakteristisch, sondern es waren im Bilde alle Uebergänge von roth bis violett sichtbar, so dass ich von weiterer Ausdehnung der Versuche mit diesem Färbemittel Umgang nahm.

Gestützt auf die obigen Beobachtungen betrachte ich bei den langgestreckten, chizogenen Sekretbehältern der Umbelliferen als den

Herd der Harzbildung den Schleimbeleg, welcher den Intercellularraum auskleidet. Seine feste Auflagerung an die Aussenwand der Epithelzellen, und der Umstand, dass häufig der Uebergang der Epithelzellenwand in den Schleimbeleg ein vollkommener ist, führen zu der Annahme, dass die resinogene Schicht ein Theil der Secernirungszellenmembran selbst ist, was auf ähnliche Verhältnisse deuten würde, wie sie Hanstein für die Colleteren dargethan hat.

Die resinogenen Substanzen werden von den secernirenden Zellen abgeschieden und lagern sich in oder an der den Kanal begrenzenden, äussersten Schicht der Secernirungszellmembran in der Form einer Schleimmembran ab. In dieser Schleimschicht entsteht das Harz, welches sich im fertigen Zustande in der Kanalmitte ansammelt. Dort, wo es an die resinogene Schicht stösst, befindet sich die innere Haut, welche Durchlässigkeit für das Harz zu besitzen scheint. Ich glaube jedoch, dass auch Durchbrechung derselben stattfindet, wenn die Harzbildung sehr intensiv vor sich geht, wenigstens lassen die hin und wieder auftretenden Unterbrechungen in der Kontinuität der inneren Haut derartiges vermuthen.

Durch Beobachtung lässt sich nicht unmittelbar feststellen, ob die Harzbildung an eine Resorption der Schleimmasse gebunden ist, aber die Annahme erscheint mir zulässig, denn wir finden häufig in älteren, fertig entwickelten Sekretgängen stellenweise nur noch die innere Haut, und der in jüngeren Stadien zwischen derselben und der Secernirungszellmembran liegende, resinogene Beleg ist verschwunden.

Ueber die Natur der inneren Haut gibt uns ihr chemisches Verhalten den Aufschluss, dass wir es weder mit einer Cellulosemembran noch mit einer Cuticula oder ähnlichen Haut zu thun haben, denn sie wird durch Jod-Schwefelsäure nicht gebläut und von Schwefelsäure nicht gelöst, ist aber löslich in Chromsäurelösung.

Compositen.

Arnica montana L. Das Rhizom und die Wurzeln von *Arnica* führen schizogene Sekretbehälter, erstere im innersten Theile der Mittelrinde, letztere unmittelbar ausserhalb des Cambiums. Bei einem vollständig entwickelten Gange sind die Begleitzellen nur wenig different von dem sie umgebenden, dünnwandigen Parenchym, und die Epithelzellen selbst sind von demselben nicht auffallend verschieden. Sie zeigen oft eine plattgedrückte Gestalt, die aber selten von allen einen Gang begrenzenden Zellen angenommen wird, sind zartwandig

und enthalten helles Plasma. Der gegen den Kanal gerichteten Wand der secernirenden Zellen ist eine farblose, durchscheinende Substanz, die resinogene Schicht, sammt der inneren Haut aufgelagert.

Die jüngsten Stadien der Sekretbehälter enthalten schon das gelbbraune, dünnflüssige Harz, welches sich vollständig in Alkohol löst.*) Nach der Lösung sehen wir dem Rande der Epithelzellen theilweise aufgelagert eine helle, durchschimmernde Substanz, welche beim Hinzutreten von Wasser keine deutlich sichtbare Quellung zeigt, dagegen mit mässig verdünnter Kalilauge schwach quillt und nach dem Auswaschen des Kalis wieder die frühere Gestalt annimmt. Schon hier ist die begrenzende innere Haut wahrnehmbar (Fig. 12 u. 13).

In der Entwickelung weiter vorgeschrittene Harzgänge lassen uns den Beleg schon so erkennen, wie wir ihn später bei den fertig gebildeten Kanälen antreffen (Fig. 14 u. 15). Er ist in höchst unregelmässiger Dicke aufgelagert und bildet kurze, wallartige Leisten, welche sich der Längsrichtung des Ganges nachziehen (Fig. 16). Die Querschnitte durch diese leistenartigen Bildungen zeigen die verschiedensten Uebergänge von der schwachen Welle bis zur stark gewölbten Keulenform. Der Beleg zieht sich um den ganzen Sekretgang. An einzelnen Stellen ist er allerdings so dünn, dass man nur die innere Haut als cuticulaähnlichen Ueberzug erblickt. Hin und wieder sind an den Berührungspunkten zweier Epithelzellen grössere Mengen der resinogenen Substanz zu sehen, und es ist an diesen Stellen zu beobachten, dass die Substanz nicht ganz homogen ist, sondern an der Epithelzellenwand dichter, an der inneren Haut viel weniger dicht, wie in zwei undeutlich begrenzte Schichten getrennt.

Bei einem dicken Schnitte, der uns den Harzgang noch mit dem Sekrete erfüllt zeigt, sehen wir die Begrenzungsschicht zwischen dem Harz und der Secernirungszellwand dunkler als die Kanalmitte. Durch Lösung mit Alkohol verschwindet das Harz, und die Grenzschicht wird heller, bis zuletzt der resinogene Beleg ganz farblos zurückbleibt. Das Harz scheint hier durch die innere Haut zu diffundiren, da bei derselben keine Durchbrechungen wahrgenommen werden können. Der resinogene Beleg und die innere Haut sind resistent gegen Mineralsäuren, Laugen und Schultze'sche Macerationsflüssigkeit. Jod, Chlorzinkjod, Jod und Schwefelsäure färben gelblich bis bräunlich. Ohne Einwirkung sind Millonsches Reagens sowie Tinktionsmittel.

*) A. Vogl (Commentar zur 7. Ausgabe der österreichischen Pharmakopœ) findet das Harz nur zum Theil in Alkohol löslich, was ich jedoch nicht bestätigen kann.

Inula Helenium L. Die im Sieb- und Holztheil des Rhizomes und der Wurzeln von *Inula**) vorkommenden, schizogenen Sekretgänge enthalten ein farbloses bis gelbliches oder gelbbraunes Harz, welches sich im Alkohol vollständig löst. In mit diesem Lösungsmittel ausgewaschenen Gängen finden wir einen zarten Beleg mit der inneren Haut, welche beide aber meist erst nach Behandlung mit verdünnter Kalilauge deutlich sichtbar werden, obschon auch dieses Agens keine bedeutende Quellung hervorruft.

Die unmittelbar ausserhalb der Cambiumzone befindlichen, jungen Stadien der Harzkanäle zeigen den resinogenen Beleg in dünner Schicht den kleinen Intercellularraum auskleidend (Fig. 17). Mit der Erweiterung des Ganzen nimmt seine Oberfläche zu, ohne die Dicke wesentlich zu verändern, und nur hin und wieder sehen wir an den Berührungsstellen zweier Epithelzellen, oder seltener vor der Mitte der Zellen, die Masse der resinogenen Schicht verstärkt. Die innere Haut ist deutlich als feine, ununterbrochene Linie zu sehen (Fig. 18.) Die Secernirungszellen sind bei grösseren Gängen stark zusammengedrückt, so dass man sie oft vor dem Aufquellen kaum deutlich von von dem resinogenen Belege unterscheiden kann.

Selten stösst man auf Sekretbehälter, deren Beleg nach der, Quellung bewirkenden, Behandlung mit Kalilauge eine Dicke vom radialen Durchmesser der Epithelzellen zeigt (Fig. 19.) In diesen Fällen erkennt man, dass der Beleg feinkörnig und da und dort von kleinen Leisten durchzogen ist, welche von Schultze'scher Flüssigkeit nicht gelöst, sondern höchstens bei stärkerem Erwärmen angegriffen werden.

Artemisia vulgaris L. Die Nebenwurzeln von *Artemisia* zeigen auf dem Querschnitte einige Gruppen von je drei bis vier schizogenen Harzgängen dicht an der Kernscheide zwischen Mittel- und Innenrinde liegend. Sie sind, was für diese Art von Sekretbehältern der seltenere Fall ist, in zur Wurzel radialer Richtung zusammengedrückt und erlangen schon frühzeitig ihre grösste Ausdehnung. Das ganze um den Kanal liegende Gewebe ist zartwandig und unterscheidet sich kaum von den Epithelzellen. Eigentliche Begleitzellen mit charakteristisch verdickter Membran kommen hier überhaupt nicht vor, wie denn auch häufig zwischen zwei Kanälen nur die zwei Reihen der Secernirungszellen liegen.

---

*) R. Triebel. Ueber Bau und Entwicklung der Oelbehälter in den Wurzeln der Compositen. Dissertation. Königsberg. 1885.

Das Innere des Sekretbehälters finden wir erfüllt von einem gelbbraunen Harze, welches sich in Alkohol nur zum Theil löst und besonders aus der Wandschicht erst durch Aether völlig ausgezogen wird. Die Aussenwand der Epithelzellen tritt nach der Entfernung des Sekretes hervor, quillt aber weder mit Wasser, noch mit Kalilauge so, dass sie uns die innere Struktur deutlich zeigen würde. Wir sehen sie nur verdickt und zwar in der Weise, dass ihr kleine Körnchen und Stäbchen aussen aufgelagert sind, welche aber unter sich in keinem direkten Zusammenhange zu stehen scheinen (Fig. 20). Auch bekommt man hier nicht eine deutliche innere Haut zu Gesicht, sondern muss wohl eher die Stäbchen und Körnchen als Fetzen und Theile derselben betrachten. In chemischer Beziehung verhalten sich diese Körperchen wie die Leisten in den Sekretgängen von *Arnica*.

Anacyclus officinarum Hayne. Die deutsche Bertramswurzel führt in der Rinde zerstreute, schizogene Sekretbehälter. Wie bei *Artemisia* besitzen nur die Epithelzellen eine vom umgebenden parenchymatischen Gewebe verschiedene Form, während die Zellschicht um das Epithel, die Begleitzellen sich in keiner Weise von dem Rindenparenchym unterscheiden. Beide bestehen aus grossen im Verhältniss zum Epithel mässig verdickten Zellen, während die Secernirungszellen zartwandig, plattgedrückt, hin und wieder sogar obliterirt erscheinen.

Der Sekretgang enthält hellbraunes Harz, welches sich leicht und völlig in Alkohol löst. Nach erfolgter Lösung und Hinzutretenlassen von Wasser lässt sich an den zusammnngedrückten Epithelzellen noch wenig Deutliches erkennen, sondern erst bei Behandlung mit Kalilauge, und nach schwachem Erwärmen sieht man die Aussenwand der Secernirungszellen überzogen mit dem resinogenen Beleg. Derselbe ist von geringer Mächtigkeit, an einzelnen Punkten schwach wulstig verdickt. Die innere Haut gibt stellenweise das Bild einer zarten, aber deutlichen Schicht (Fig. 21.)

Es scheinen bei den Compositen die Verhältnisse so zu liegen, dass der resinogene Beleg der Secernirungszellmembran in der Regel nicht bedeutende Entwicklung erlangt, dagegen von ziemlich kompakter Konsistenz ist, was wir aus seinem Verhalten gegen mechanische und chemische Einwirkung ersehen. Die Fähigkeit der Quellung und nachherigen Kontraktion ist gering, die Widerstandsfähigkeit gegen Lösungsmittel dagegen gross, sowohl für den resinogenen Beleg als

für die innere Haut. Mit Tinktionsmitteln bin ich zu keinem bestimmten Resultate gelangt, und die chemischen Reaktionen haben denselben Verlauf genommen wie bei den Umbelliferen.

Bevor ich zu den Familien der Coniferen übergehe, will ich die Beobachtungen einschalten, welche ich an *Cycas revoluta Thbg.* gemacht habe, obschon bekanntlich in den schizogenen Sekretbehältern der Cycadeen kein Harz, sondern Schleim vorkommt.

Querschnitte durch die Mittelrippe der Blattwedel, welche die schizogenen Kanäle enthält, werden in Alkohol gelegt, wodurch der Inhalt des Ganges bräunlich gefällt wird. Beim Zutreten von Wasser verschwindet, mit gleichzeitiger, theilweiser Lösung der Schleimsubstanz, deren bräunliche Farbe, und es hinterbleibt ein wolkiger, durchschimmernder, der Aussenwand der Epithelzellen fest anliegender Schleim als Wandbeleg im Kanal zurück. Dieser Wandbeleg hat die Eigenthümlichkeit, dass er, obschon durch Alkohol kontrahirbar und mit Wasser wieder aufquellend, nach dem Inneren des Intercellularraumes hin nicht deutlich abgegrenzt ist. Er besteht vielmehr aus wolkenartig an- und übereinandergreifenden Protuberanzen, welche aus der Epithelzellenwand herauszutreten scheinen (Fig. 22 u. 23).

Der Schleim ist widerstandsfähig gegen Mineralsäuren und Kalilauge, nicht aber gegen Schultze'sche Macerationsflüssigkeit; durch Jod und Jod-Schwefelsäure tritt Gelbfärbung ein. Mit wässeriger Eosinlösung lassen sich die Bilder etwas deutlicher machen, da der Schleimbeleg bei schwachem Auswaschen den Farbstoff leichter abgibt als das umliegende Gewebe und sich dann besser abhebt; doch kann auch nach dieser Tinktion eine die schleimige Masse nach aussen begrenzende Haut nicht erkannt werden. Die Schleimschicht liegt der Kanalwand dicht und lückenlos an in wechselnder Mächtigkeit. Die Epithelzellen sind zartwandig, von geringer Grösse und umgeben von einem Kranze von ziemlich dickwandigen Begleitzellen.

Coniferen.

Abies pectinata D C. und *Abies Nordmanniana Spach.* können zusammen besprochen werden, da die Verhältnisse bezüglich der Sekretgänge, sowie deren Inhalt bei beiden völlig übereinstimmen.

In den Nadeln*) finden wir je zwei Harzgänge, welche nur durch eine Zellschicht von der Blattunterseite getrennt und blatteigen sind.

*) Willy Meyer. Die Harzgänge im Blatte der Abietineen. Dissertation Königsberg 1883.

Die Winterknospe zeigt rein meristematisches Gewebe, die Gefässbündel sind noch nicht differenzirt, die Harzkanäle noch nicht angelegt. Erst wenn im Frühjahr die jungen Nadeln eine Länge von c. 1,5 mm. erreicht haben, und die Gefässbündel schon deutlich ausgebildet sind, ist die Anlage der Sekretgänge vorhanden in Form eines Complexes von chlorophyllfreien, mit hellem Plasma erfüllten Zellen. Ein Blättchen von 2 mm. Länge ist schon von zwei kleinen, harzerfüllten Intercellularräumen durchzogen, welche von vier bis fünf Secernirungszellen begrenzt werden. Nach der Lösung des Harzes durch Alkohol erscheint der kleine Harzgang meist trübe durchsichtig, ohne dass man bestimmt sagen könnte, von welcher Substanz er erfüllt sei, da wir weder deutliche Quellung und Kontraktion beobachten können, noch durch chemische Agentien bestimmte Aufschlüsse erhalten, und auch mit Tinktionsmitteln nichts Ausschlaggebendes erreicht werden kann (Fig. 24).

Erst die Sekretbehälter grösserer Blättchen von 4—5 mm. Länge zeigen, nach Entfernung des Harzes, bestimmte Eigenthümlichkeiten. Die Zahl der Epithelzellen hat sich wohl um das Doppelte vermehrt, und wir finden oft an ihrer den Gang begrenzenden Wand Verdickung der Membran oder Auflagerung einer durchsichtigen Substanz, welche bei diesen jungen Gängen nicht immer kontinuirlich die ganze Peripherie auskleidet (Fig. 25).

Mit der Zunahme der Grösse der Harzkanäle wächst durch Theilung die Zahl der Epithelzellen, wobei sie aber kleiner werden und sich deutlich von den Begleitzellen abheben, welche meist den doppelten bis dreifachen Durchmesser haben und dickwandiger sind. Die Gänge sind mit Harz erfüllt, welches sich sehr leicht in Alkohol löst. Um die Vorgänge bei dieser Lösung genau beobachten zu können, lässt man zuerst verdünnten Alkohol zum Objekte zutreten und steigert die Konzentration erst nach und nach, bis schliesslich mit konzentrirtem Alkohol ausgewaschen wird. Es hinterbleibt nun in dem Harzgange ein hautartiger Körper von charakteristischem Verhalten. Oft tritt er auf als einfache Haut, welche den Secernirungszellen unmittelbar aufgelagert ist, oder ihre Berührungsstellen, welche meist eingebuchtet sind, überbrückt (Fig. 26). Oft ist die Haut in ihrer Continuität unterbrochen und zeigt dann einzelne Leisten oder Körnchen (Fig. 27), hin und wieder perlschnurartig aneinandergereiht. Oft wieder sieht man diese Haut, die innere Haut, von der Epithelzellenmembran abgelöst und mit derselben durch eine durchscheinende, glashelle Sub-

stanz verbunden, welche auch ihrerseits von der Zellwand theilweise losgelöst sich vorfinden kann. In dieser Substanz kommen ebenfalls nicht selten die Körnchen vor, doch erscheint sie sonst homogen, nur an vereinzelten Stellen etwas dichter und dunkler.

Das chemische Verhalten der inneren Haut, sowie des zwischen derselben und der Epithelzellwand vorkommenden, resinogenen Beleges zeugt von grosser Widerstandsfähigkeit der beiden Körper. Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure greifen sie nicht an, Schultze'sche Macerationsflüssigkeit löst in der Wärme den Beleg, nicht aber die eingelagerten Körnchen und die innere Haut. Eisenchlorid, Jod, Chlorzinkjod, Jod-Schwefelsäure färben alle gelb, und Kalilauge bringt ausser Aufhellung kaum eine Veränderung hervor. Chloralhydratlösung hellt so stark auf, dass der Beleg meist nicht mehr, die innere Haut nur noch undeutlich zu sehen ist; doch treten beide nach vorsichtigem Auswaschen des Chlorals wieder hervor. In mässig konzentrirter Chromsäurelösung gehen sowohl innere Haut, als wie Beleg zu Grunde; doch ist erstere zum mindesten ebenso resistent wie eine Cellulosemembran, was beim Vergleichen mit der Begleitzellenwand festgestellt werden kann.

Die in der Zweigrinde vorkommenden Sekretbehälter unterscheiden sich weder in der Art ihrer Entstehung, noch in Bezug auf den Inhalt von den Nadelgängen. Auch hier finden wir den Beleg und die innere Haut (Fig. 28); in einem Falle war sogar der Sekretgang fast bis zur Hälfte erfüllt mit dem zahlreiche Stäbchen und Körnchen enthaltenden Beleg (Fig. 29).

Ich will noch bemerken, dass, wenn zur Lösung des Harzes gleich von Anfang an konzentrirter Alkohol angewendet wird, es vorkommen kann, dass der Beleg und die Haut weggerissen werden, da die Lösung der kleinen Harzmenge in Alkohol äusserst energisch vor sich geht.

Der in den jungen Wurzeln im Centrum sich befindende Harzgang unterscheidet sich von den in der Rinde und in den Nadeln vorkommenden dadurch, dass die Begleitzellenschicht aus fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Zellen besteht und nur an zwei Stellen Durchbrechung in Form von dünnwandigen Zellen zeigt (Fig. 30). Der Beleg und die innere Haut treten auch hier deutlich hervor und besitzen den Charakter derjenigen der anderen Pflanzentheile.

Die Nadeln von *Abies canadensis L.* sind nur von einem einzigen, schizogenen, blatteigenen Sekretgange durchzogen, welcher zwischen der Blattunterseite und dem Siebtheil des Gefässbündels,

letzterem parallel, verläuft. Die Secernirungszellen zeigen eine Verschiedenheit in den Grössenverhältnissen unter sich. An den die Blattunterseite, sowie den Siebtheil berührenden Stellen sind sie klein, nicht selten obliterirt, rechts und links unter dem Siebtheil abgehend drei- bis viermal so gross, wenn auch zusammengedrückt. Von einer eigentlichen Begleitzellenschicht kann hier nicht gesprochen werden, da das Epithel unten direkt an die Epidermis, oben an den Siebtheil grenzt. Wie bei den besprochenen Abietineen tritt auch hier der Beleg und die innere Haut auf, für welche beide in Bezug auf mechanisches und chemisches Verhalten das oben Gesagte gilt (Fig. 31).

Picea vulgaris Link. Für die schizogenen Harzgänge der Nadeln und Rinde, welche bei Picea vorkommen, kann auf dasjenige verwiesen werden, was bei Abies gesagt wurde, sowohl was die Entstehung des Ganges als den resinogenen Beleg und die innere Haut anbelangt (Fig. 32). In der Wurzel sehen wir die Harzkanäle im Holzkörper vertheilt und finden hier das Epithel sehr zartwandig, besonders im Verhältniss zu den stark verdickten Begleitzellen (Fig. 33). Eigenthümlicherweise kommen hier auch Unterbrechungen in der Secernirungszellschicht vor, dadurch, dass bei einzelnen Zellen die Wände verdickt werden und verholzen. In diesem Zustande sind sie natürlich für die Harzbildung ausser Funktion gesetzt, und ich habe auch an ihrer Aussenwand keinen Beleg und keine innere Wand auffinden können (Fig. 34).

Pinus montana Miller. var. Pumilio und *Pinus Strobus L.* verhalten sich analog in Bezug auf den resinogenen Beleg und die innere Haut. Anfangs März fand ich die Nadelknospen noch in rein meristematischem Zustande, obschon die einzelnen Nädelchen schon eine Länge von 2 mm. erreicht hatten. Erst bei ca. 5 mm. langen Nadeln, wenn die Gefässbündel schon deutlich differenzirt sind, lassen sich die kleinen Intercellularräume erkennen, erfüllt mit hellem Harz, und nach dessen Entfernung mit der trüben, durchsichtigen Substanz (Fig. 35), in welcher sich bald die innere Haut zu bilden anfängt. Sie scheint in jungen Stadien noch nicht von sehr dichter Consistenz zu sein, sondern tritt eher wulstartig im Inneren der resinogenen Masse auf (Fig. 36 u. 37).

Mit der Grössenzunahme der Nadeln und der Gänge erlangt die Haut die innere Struktur, in welcher wir sie später finden. Sie ist von derselben Widerstandsfähigkeit wie bei den anderen Abietineen, und hin und wieder treffen wir sie auch bei ausgewachsenen Kanälen

von der Epithelzellenwand weit abgehoben durch den hell durchsichtigen, oft gekörnelten Beleg.

Die Zahl der Sekretbehälter jeder Nadel von Pinus Strobus L. beträgt zwei, während sie sich bei Pinus montana auf sechs bis acht beläuft. Ausserdem sind die Harzgänge der letzteren Spezies mit auffallend stark verdickten Begleitzellen versehen, welche das Epithel ohne Durchbrechung umschliessen (Fig. 38). Die Verholzung der Begleitzellenwand beginnt jedoch erst, wenn die Harzgänge ihre volle Grösse erreicht haben und mit der Harzmasse ganz erfüllt sind, und eine Zufuhr von Nährstoffen nach den Epithelzellen nicht mehr nothwendig ist.

Die Nadeln von *Larix europaea DC.* sowie diejenigen von *Larix leptolepis Gord.* haben eine besondere Eigenthümlichkeit in betreff der Entwicklung ihrer Sekretbehälter, die sie von den übrigen Gattungen der Abietineen unterscheidet.

Auf den polsterförmigen Kurztrieben befindet sich die Anlage der Blätter, umhüllt von den Deckschuppen. Schon sehr früh differenzirt sich das Gefässbündel, und bald nachher entsteht die mit dem farblosen Plasma erfüllte Zellgruppe, welche später die Epithelzellenschicht darstellt. Bei einem Blättchen von 2 mm. Länge ist auch der kleine, harzerfüllte Intercellulargang sichtbar, welcher mit dem fortschreitenden Wachsthume gleichen Schritt hält. Es tritt Theilung der Epithelzellen ein bis im Querschnitt ihre Zahl auf höchstens sieben bis acht gelangt ist, was der Fall ist bei Nadeln von etwa 4 bis 5 mm. Länge, welche eben anfangen die Deckschuppen zurückzudrängen und aus dem Polster hervorzutreten. In diesem Stadium hat der Harzgang den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht und behält nun seine Grösse und Gestalt bei, auch während des weiteren Wachsthumes der Blätter. Da das letztere auf intercallare Weise vor sich geht, so wird der ganze Harzgang der Blattbasis entrückt, und wir finden ihn bei den ganz ausgewachsenen, 25—30 mm. langen Nadeln an deren Spitze in einer Länge von 3—4 mm. An seiner Stelle findet sich im sekretgangfreien Blattheile nicht sehr stark verdicktes Festigungsgewebe. Der resinogene Beleg und die innere Haut finden sich auch in diesen kleinen Gängen; letztere erscheint mir allerdings zarter als bei den übrigen Abietineen, aber sie ist von derselben Widerstandsfähigkeit gegenüber Reagentien (Fig. 39 bis 42).

Dammara alba Rumph. führt in den Blättern zwischen je zwei der parallel verlaufenden Gefässbündel einen Harzgang, welcher in

fertigem Zustande von einer grossen Zahl von Epithelzellen umschlossen ist, welche, von nicht sehr grossen Begleitzellen umgeben, sich von dem weitzelligen Mesophyll deutlich abheben. Den resinogenen Beleg sieht man stellenweise, die innere Haut meist den ganzen Gang auskleidend. Oefters sind zwischen der Haut und der Epithelzellwand wohlausgebildete, gelbe Tetraëder eingeschlossen, welche den Lösungsmitteln einen sehr grossen Widerstand entgegensetzen (Fig. 43). Durch konzentrirte Schwefelsäure werden sie allerdings farblos, lösen sich aber nicht, so dass ich nicht angeben kann, welchen Körper wir vor uns haben.

Auch bei *Araucaria imbricata Pav.* bin ich bei frischem Untersuchungsmaterial in den harzführenden Sekretbehältern der Blätter auf den Beleg mit der inneren Haut gestossen. Hier ist die resinogene Schicht quellbar mit Wasser und noch mehr mit verdünnter Kalilauge, lässt sich aber durch Alkohol kaum mehr kontrahiren. Durch Färbung mit wässeriger Eosinlösung erhielt ich ein Bild, welches den Beleg ganz homogen, ohne eingelagerte Körnchen und Stäbchen zeigte (Fig. 44).

Von *Podocarpeen* habe ich untersucht: *Podocarpus neglecta Blume, P. macrocarpa, P. bracteata Bl., P. Junghuhniana Miq., P. amara Bl., P. cupressina Brown.*, welche mir Herr Prof. Dr. Tschirch gütigst aus seinem Herbarium zur Verfügung stellte. Die Verhältnisse bei diesen verschiedenen Spezies von Podocarpus sind in Bezug auf die Harzgänge analog. Letztere finden sich in der Rinde in grösserer Zahl und sind von schizogener Entstehung und gewöhnlichem Bau. Das Epithel der Kanäle ist einschichtig, kleinzellig (dies besonders bei *P. cupressina*), und umgeben von einer Schicht von Begleitzellen, welche sich nicht bedeutend von den umliegenden Rindenparenchymzellen unterscheiden. Die Gänge sind erfüllt mit Harz, welches, da wir getrocknetes Material vor uns haben, eine farblose bis lichtgelbe, glasige Masse bildet und sich in Alkohol völlig löst. Nach der Entfernung des Harzes finden wir die an den Gang grenzende Aussenwand der Secernirungszellen verdickt durch den resinogenen Beleg, welcher mit Wasser schwach quillt. Die Quellung wird gesteigert durch Anwendung von Kalilauge, und das durch diese Einwirkung erhaltene Bild lässt uns folgende Verhältnisse erkennen:

Der Beleg liegt den Epithelzellen fest und lückenlos an, ist jedoch nicht überall von derselben Dicke, sondern oft bei den durch das Wachsthum tangential zur Rinde zusammengedrückten Gängen an

denjenigen Stellen, welche den längeren Durchmesser treffen, in dickerer Schicht aufgelagert und zwar in bauchiger, wulstiger Form. Die Struktur ist nicht ganz homogen, sondern an der Secernirungszellmembran dichter, häufig vollständig in dieselbe übergehend, nach dem Ganginnern zu weniger dicht, stellenweise deutlich fein gekörnelt und begrenzt von der dünnen, inneren Haut, welche keine Durchbrechungen zeigt (Fig. 45 bis 49).

Wenn wir die bei den Coniferen gemachten Beobachtungen betrachten, so finden wir eine grosse Uebereinstimmung in den Verhältnissen, welche die Entstehung der Harze in den schizogenen Kanälen betreffen: Es tritt aus den sehr früh durch ihren farblosen Inhalt ins Auge fallenden Kanalmutterzellen ein Körper aus, welcher in jungen Stadien ein schleimartiges Aussehen hat, später jedoch keine bedeutende Quellungsfähigkeit mehr aufweist. Dieser Körper, welcher aus den Funktionen der ihn ausscheidenden Zellen ausgeschaltet ist, geht in Harz über, welches nach der Kanalmitte gepresst wird, da dort augenscheinlich die resinogene Schicht weniger dicht ist als an der Secernirungszellwand, wie es die Verhältnisse bei *Podocarpus* direkt zeigen. An der Berührungsstelle des resinogenen Beleges und des fertigen Harzes entsteht die innere Haut, vielleicht gebildet durch den Kontakt der ungleichartigen Substanzen. Die Haut dürfte permeabel für Harz sein, da ihr nach der Art ihrer Entstehung ein Gehalt an Wasser nicht zugesprochen werden muss, doch scheint auch Durchbrechung stattzufinden, wenigstens lassen die oft vorkommenden Unterbrechungen in der Kontinuität der inneren Haut diese Annahme zu. Bei den fertig entwickelten Gängen ist der resinogene Beleg entweder noch theilweise vorhanden, oder aber meist selbst in Harz übergegangen, und die innere Haut fest auf die Epithelzellenwand aufgedrückt worden. Sie überbrückt dann nur noch die eingebuchteten Berührungsstellen der secernirenden Zellen.

Burseraceen.

*Amyris balsamifera**), eine der Elemiharz liefernden Pflanzen, hat in den jungen Trieben schizogen angelegte Secretbehälter, welche sich im Markgewebe befinden. Die Gänge besitzen während ihrer Wachsthumsperiode ein zartwandiges Epithel und wenig verdickte Begleitzellen, beide auffallend kleiner als das grosszellige, sie umgebende Gewebe. Auch die Weite der Kanäle ist gering und erreicht nicht die Länge des Durchmessers der Markzellen (Fig. 50.).

*) Material aus dem Herbarium von Herrn Prof. Dr. Tschirch.

Nach dem Abschluss der Entwicklung beginnt eine Verholzung der Begleitzellen, so dass wir sie in älteren Zweigen mit stark verdickter Membran finden. Zugleich obliteriren die Secernirungszellen und können in allen Gängen nur durch Einwirkung von Kalilauge oder Chloralhydratlösung sichtbar gemacht werden. Wir finden die Kanäle ausgekleidet von der inneren Haut, welche nicht immer fest aufgelagert, sondern stellenweise vom Epithel abgelöst ist. Ein eigentlicher resinogener Beleg ist mir auch in jungen Stadien nicht deutlich zu Gesicht gekommen, sondern ich fand meist zwischen der inneren Haut und der Secernirungszellwand kleine Leisten, welche aussahen, wie Theile der inneren Haut (Fig. 51), und auch dieselben Reaktionen zeigten, resp. dieselbe Widerstandsfähigkeit gegen die verschiedenen Lösungsmittel.

Guttiferen.

*Calophyllum Inophyllum L**), die Stammpflanze des ostindischen Takamahakharzes, weist in allen ihren Theilen eine grosse Zahl von schizogenen Sekretgängen auf. Bei den Blättern sind sie von geringem Durchmesser und sehr langgestreckt und befinden sich zwischen je zwei Nebenrippen, welche unter sich parallel von der Mittelrippe nach dem Blattrande hin verlaufen. Da diese Rippen nahe aneinander gerückt sind, und die Blätter eine bedeutende Grösse erreichen, so kommt es vor, dass bei einem 20 cm. langen und 10 cm. breiten Laubblatte in der Spreite 450 und mehr Harzkanäle liegen; ausserdem wird die Mittelrippe in ihrem collenchymatischen Gewebe von Sekretgängen durchzogen. In den Zweigen, und zwar sowohl in der Rinde als im Marke, treffen wir zahlreiche Harzgänge an, welche eine ziemliche Grösse erreichen. Die Epithelzellen sind tangential abgeplattet, an den zum Gange radial gestellten Wänden sehr zart und häufig in fertigen Kanälen erst sichtbar nach erfolgter Einwirkung eines Quellungsmittels. Nur selten erlangen sie die Weite der Begleitzellen, welche sich durch ungleichmässige Gestalt auszeichnen.

Die Kanäle sind erfüllt von alkohollöslichem Harz, nach dessen Entfernung man die Aussenwand der Secernirungszellen überzogen findet von dem resinogenen Beleg und der inneren Haut. Der Beleg selbst ist in jungen Gängen als deutliche Verdickung der Epithelzellwand zu sehen und zeigt keine Bräunung. Später ist er gelbbraun, in unregelmässiger Dicke aufgelagert und in einzelnen Gängen von

*) Herbarium- und Alkoholmaterial.

geringerer, in anderen von grösserer Mächtigkeit. Die innere Haut begrenzt ihn deutlich und vollständig; selten nur kommt es vor, dass sie vom Beleg stellenweise losgetrennt erscheint.

Wenn der Beleg mit Alkohol, Aether und Amylalkohol tüchtig ausgewaschen und von allem Harz befreit ist, so erhöht sich seine Quellungsfähigkeit bedeutend. Er quillt dann schon auf Zusatz von Wasser stark, beträchtlicher aber beim Einwirken von Kalilauge. Man erkennt in gequollenem Zustande, dass er von der Epithelzellenwand nach dem Ganglumen zu an Dichte abnimmt, und unter der inneren Haut oft ziemlich locker erscheint (Fig. 52). Gegen lösende, chemische Agentien sind Beleg und innere Haut von grosser Widerstandsfähigkeit, ersterer wird jedoch in der Wärme von Schultze'scher Macerationsflüssigkeit stark angegriffen.

Dipterocarpaceen.

Die Sekretbehälter von *Dryobalanops Camphora Colebroke*, der Stammpflanze des Borneocamphers, sind schizogen angelegt und marksständig und finden sich sowohl innerhalb des Gefässbündelringes als auch in den Rindenbündeln. Sie entwickeln sich schizogen und gehen erst später in älteren Organen in lysigen erweiterte Kanäle über Während der ersten Entwicklungsperiode, die für unseren Fall in Frage kommt, besteht das Epithel aus Zellen von verschiedener Grösse, von welchen die einen die andern um das Vierfache übertreffen. Auch sind sie theils tangential zum Kanal zusammengedrückt, theils aber wulstig und prall. Die zum Gange radial gestellten Wände der secernirenden Zellen zeigen keinerlei Verdickung. Die angrenzende Begleitzellenschicht ist zusammengesetzt aus wenig, sowohl in Bezug auf Grösse als auf Verholzung der Membran auffallenden Elementen, welche ihrerseits umgeben sind von dem dickwandigen Markgewebe.

Nach Lösung und Auswaschen des farblosen, glasigen Harzes durch Alkohol-Aether tritt an der gangständigen Epithelzellwand ein gelblich brauner Beleg deutlich hervor, der mit Wasser, viel mehr aber mit verdünnter Kalilauge oder Chloralhydratlösung quillt und nun auch die innere Haut sehen lässt. Die Dicke des Beleges wechselt an den verschiedenen Stellen und geht vom stark erhabenen Wulst bis zur dünnen Schicht zurück; es kann sogar der Beleg schleifenförmig in das Lumen des Kanales hineinragen (Fig. 53). Nicht selten erscheint der resinogene Beleg als einfache Wandverdickung der secernirenden Zellen infolge eines vollständigen Ueberganges derselben in die Zell-

wand. Man erkennt in diesem Falle die äussere Begrenzungsschicht der Epithelzellmembran nicht mehr oder nur als äusserst feine Linie. Der Beleg nnd die innere Haut sind sehr widerstandsfähig gegen Lösungsmittel.

Wie bei Dryobalanops liegen die Verhältnisse auch bei *Dipterocarpus trinervis Bl.**) in Bezug auf schizogene Anlage und Entwicklung der Sekretgänge, welche ebenfalls markständig sind. Sie enthalten farbloses bis schwachgelbliches Harz, welches durch Lösung in Alkohol und Chloroform entfernt werden kann. Es tritt auch hier ein mit Kalilauge quellbarer, von der inneren Haut deutlich begrenzter Beleg auf, welcher sich nur schwer wieder contrahiren lässt und in dünner Schicht dem Epithel aufgelagert ist. Die Zellen desselben, sowie die Begleitzellen sind regelmässig gebaut (Fig. 54).

Dipterocarpus trinervis führt grosse, zahlreiche Schleimzellen, deren Inhalt erst durch längeres Einlegen in Alkohol gehärtet werden muss, da sonst der Schleim bei der Herstellung der Schnitte leicht in die Sekretkanäle gelangen und zu irrigen Annahmen führen könnte.

In den Blatt- und Stengeltheilen von *Vatica moluccana*, welche mir aus dem Herbarium von Herrn Prof. Tschirch zur Verfügung stand, kommen schizogene Sekretbehälter vor, welche bei dem getrockneten Material ein glasiges, farbloses Harz enthalten. Die Kanäle sind zahlreich, so dass wir in einem jungen Triebe deren schon acht bis zehn finden. Sie sind markständig, wie bei den übrigen Dipterocarpeen und haben höchst ungleichmässige Epithel- und Begleitzellen. Erstere variiren besonders in der Grösse und sind oft tangential zum Gange stark zusammengedrückt, letztere zeigen hauptsächlich bedeutende Grössenunterschiede unter sich. Die Membranen beider Zellschichten sind zart und heben sich daher deutlich ab von den verdickten, oft sklereïdischen Markzellen. Die Gangwand der Secernirungszellen erscheint bei harzerfüllten Gängen dunkel und bleibt nach Lösung des Sekretes durch Alkohol und Chloroform verdickt. Die Verdickung quillt mit Wasser schwach; immerhin etwas mehr als gewöhnliche, mit Alkohol behandelte Gewebe quellen, aber den Höhepunkt der Quellung erreicht man erst durch Erwärmen mit Chlorallösung. Wir sehen den resinogenen Beleg, in unregelmässiger Dicke aufgelagert, den ganzen Gang auskleidend (Fig. 55) und finden ihn da, wo er wulstige Form hat, oft auf das deutlichste geschichtet. Die Schichtung

*) Herbariummaterial.

ist zart, drei- vier- bis fünffach und verläuft konzentrisch zum Gange. Die äusserste Schicht, welche unmittelbar unter der scharf konturirten, inneren Haut liegt, ist gewöhnlich homogen und fast ebenso breit als die anderen Schichten zusammen (Fig. 56).

Durch Jod und Schwefelsäure wird der Beleg mehr röthlich als gelb und hebt sich gut von der blauwerdenden Cellulosemembran der Secernirungszellen ab; auch ist er resistent gegen Salzsäure und Schwefelsäure, scheint also von gleicher Widerstandsfähigkeit zu sein wie der Beleg schon beschriebener Sekretbehälter.

Vatica ruminata hat ebenfalls schizogene Sekretbehälter, und zwar stehen diese, in der Grösse wechselnd, in einem Kreise zwischen dem Gefässbündelring, welcher sehr reich an Calciumoxalat ist, und dem Markgewebe. In Zweigen von 3 mm. Durchmesser finden wir häufig schon zwanzig Kanäle, erfüllt von dem farblosen Harze, welches sich in Alkohol und Chloroform vollständig löst. Die Epithelzellen sind klein und wenig verschieden von den angrenzenden Begleitzellen, und auch diese unterscheiden sich in der Grösse kaum, durch geringe Wandverdickung nur wenig von dem unmittelbar umschliessenden Markgewebe. Die entfernter liegenden Markzellen fangen sehr früh an ihre Membran zu verdicken und sich in Sklereïden umzuwandeln, bei welchen Schichtung, Porenkanäle und Kommunikation derselben aufs schönste zu sehen sind. Die Harzkanäle von *Vatica ruminata* sind ausgekleidet mit einem in regelmässiger Weise die Aussenwand des Epithels überziehenden Beleg mit deutlicher innerer Haut (Fig. 57).

Eine Schichtung des Beleges war hier, auch nach Einwirkung von Chloralhydratlösung, nicht zu sehen, aber gegen Reagentien verhält er sich wie bei *Vatica moluccana*.

Clusiaceen.

Die Sekretbehälter von *Garcinia Morella Desrousseaux**), der wichtigsten der Gummigut liefernden Bäume, sind schizogen angelegt und entwickelt. Sie kommen in den Zweigen, Blättern, Blüthen u. Früchten**) vor, in ersteren, sowie in den Blattrippen in grosser Zahl. Besonders die Rinde führt grosse langgestreckte Harzgänge, aber auch im Markgewebe finden wir sie regelmässig. Die Epithelzellen, welche anfangs im Querschnitte rund sind, werden durch Druck bald stark zusammen-

*) Material aus dem Herbarium des Herrn Prof. Tschirch.

**) Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreiches. 1891.

gepresst in tangentialer Richtung zum Gange und lassen bei dem getrockneten Material in grossen Sekretbehältern ihr Lumen nicht mehr oder selten erkennen. Die Begleitzellen sind grösser, doch auch tangential zusammengedrückt und bilden einen Uebergang zu den grossen umgebenden Parenchymzellen, sowohl der Rinde als des Markes. Die Harzgänge sind erfüllt von gelblichweissem, trübe durchschimmerndem Harze, welches an der Epithelbegrenzungszone ganz undurchsichtig ist. Nach Entfernung desselben durch Zufliessenlassen von Alkohol, Aether und Chloroform bleibt die Epithelzellenschicht noch zusammengepresst, doch lässt sich ausserhalb derselben an vielen Stellen ein bräunlichgelber Beleg erkennen, der von der inneren Haut scharf begrenzt ist. Mit Chloralhydrat bringt man das Epithel zum Quellen und zugleich auch den resinogenen Beleg, welcher sich besonders beim Erwärmen stark ausdehnt und viel heller wird. Ich fand keine Harzkanäle, in welchen sich der Beleg am ganzen Epithel hinzog, wenigstens konnte ich es niemals deutlich sehen; dagegen fand ich ihn stellenweise stark gedunsen und wulstig (Fig. 58 und 59). Er lässt sich nach der Quellung mit Alkohol kontrahiren, zeigt aber keine Schichtung. Der Beleg sowohl als die innere Haut sind von oben besprochener Widerstandsfähigkeit gegen chemische Agentien.

Araliaceen.

Hedera Helix L. hat schizogene Sekretbehälter in Blättern und Zweigen, und in diesen letzteren befinden sie sich theils in der Innenrinde, dicht aussen am Gefässbündelring, theils in der Randpartie des Markes, innen am Gefässbündelring. Das Epithel ist ziemlich regelmässig, und die wenigen Zellen, die es bilden, sind gross im Verhältniss zu dem kleinen Ganglumen. Die Gänge selbst sind alle von gleicher und zwar geringer Grösse und erfüllt von einem grünlichgelben Harze, welches durch Alkohol leicht und völlig gelöst wird. Nach sorgfältigem Auswaschen des Harzes finden wir in dem Gange meist die innere Haut, seltener einen deutlichen Beleg (Fig. 60).

Pittosporeen.

Bei *Pittosporum timorense* sind die Harzgänge stark tangential zusammengedrückt in der Rinde der Zweige und der Aeste, in welch letzteren sie in mehreren Kreisen vorkommen können. Ein 1 cm. dicker Ast hat zwei Kreise von schizogenen Kanälen, von welchen der eine in der schmalen, 1 mm. breiten Rinde, der andere in dem

obliterirten, breiten Leptom angelegt ist. Die Epithelzellen sind zartwandig, und nur die Grenzwand zeigt Verdickung durch den farblosen, resinogenen Beleg, welcher durch die innere Haut begrenzt ist (Fig. 61).

---

b. Allgemeiner Theil.

Wenn wir die bei den verschiedenen Pflanzenfamilien beobachteten Verhältnisse in ihrer Gesammtheit ins Auge fassen, so finden wir, dass unter ihnen eine gewisse Analogie besteht, und können für die Entstehung des Sekretes folgendende Schlüsse ziehen:

Eine sehr früh durch ihren farblosen Inhalt sich auszeichnende Zellgruppe, entstanden aus der Kanalmutterzelle, bildet an der gemeinschaftlichen Berührungsstelle der Zellen an der Aussenwand einen Schleimbeleg, welcher die resinogenen Substanzen enthält. Dieser Schleimbeleg, der wohl als Theil der Membran selbst angesprochen werden darf, erfüllt anfänglich den ganzen Intercellularraum und bildet in seinem nicht sehr dichten Inneren das Harz, d. h. es entsteht aus ihm ein alkohollöslicher Körper.

Zugleich mit der Pflanze wachsen auch die Harzgänge bis sie ihre volle Entwicklung erreicht haben, und in der Schleimmembran der Kanal- oder Secernirungszellen, in dem resinogenen Belege, geht die Harzbildung schritthaltend weiter vor sich.

Der resinogene Beleg ist an derjenigen Stelle, wo er der Cellulosemembran der secernirenden Zellen unmittelbar anliegt, am dichtesten (*Podocarpus, Imperatoria, Dryobalanops, Vatica*) und wird nach dem Ganginneren zu lockerer. Das fertige Harz sammelt sich in der Kanalmitte an. Sobald hier eine gewisse Harzmenge abgelagert ist, bildet sich an der Berührungsstelle von Harz und resinogenem Beleg ein hautartiges Gebilde, die innere Haut (*Imperatoria, Picea, Pinus*), wahrscheinlich ausschliesslich hervorgerufen durch den anhaltenden Kontakt der beiden verschiedenartigen Substanzen, ähnlich wie in den Zellen die feine Plasmahaut entsteht, welche die sogenannten Vacuolen begrenzt.

Bei der Grössenzunahme der Harzgänge findet die Absonderung der resinogenen Substanzen so lange statt, bis der Sekretkanal völlig entwickelt ist. Sie bilden einen Beleg, welcher entweder den Gang ganz auskleidet (*Umbelliferen, Arnica, Inula, Podocarpus, Dryobalanops,*

Vatica), oder nur an einzelnen Stellen sichtbar ist (*Abies, Dammara, Araucaria, Amyris. Garcinia)*. Auch ist der resinogene Beleg nicht überall in derselben Dicke aufgelagert, sondern wir sehen ihn besonders bei den *Umbelliferen. Podocarpus* und *Garcinia* in der Mächtigkeit stark wechselnd.

Schichtung habe ich nur in einem Falle deutlich beobachten können, nämlich bei *Vatica moluccana*, so dass Schichtung nicht als charakteristische Eigenthümlichkeit für den Beleg bezeichnet werden kann, wie bei anderen Schleimmembranen.*)

Anders verhält es sich mit der inneren Haut, von welcher der resinogene Beleg, sobald der Kanal eine gewisse Grösse erreicht hat, stets begrenzt ist. Diese ist wohl aus dem Belege selbst hervorgegangen und beweist durch ihre Gegenwart in älteren Gängen an denjenigen Stellen, wo der Beleg nicht zu sehen ist, dass er in einem früheren Stadium des Kanales an der betreffenden Stelle vorgekommen ist und sich an der Harzbildung bis zum völligen Verbrauch der resinogenen Schicht betheiligt hat. So finden wir bei den Abietineen in den ausgewachsenen Nadeln, wo die Gänge schon im ersten Jahre zu ihrer vollen Entwicklung gelangen, meist nur die innere Haut entweder dicht am Epithel oder theilweise von demselben losgelöst, und der Beleg hat sich ganz in Harz verwandelt.

Die im Beleg öfters auftretenden kleinen Leisten, Stäbchen oder Körnchen sind vielleicht auf gleiche Weise entstanden wie die innere Haut oder möglicherweise sind es Theilchen derselben. Es scheint nämlich bei der inneren Haut sowohl Diffusion als Durchbrechung stattzufinden, denn wir finden sie oft ganz intakt, oft aber in der Kontinuität unterbrochen, so dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass wenigstens ein Theil der körnchenartigen Körperchen kleine Partikel der inneren Haut sind, da auch bei beiden das Verhalten gegen chemische Agentien dasselbe ist. Dass sie nicht Cuticulargebilde sind, beweist uns ihre Löslichkeit in Chromsäurelösung.

Ueber die chemischen Vorgänge, welche sich bei der Harzentstehung abspielen, habe ich mir noch keine bestimmte Vorstellung machen können. Es wäre möglich, dass das Phloroglucin, welches ich in den meisten Untersuchungsobjekten, und in besonders grosser Menge bei *Vatica* und *Calophyllum*, mit Vanillin-Salzsäure habe nachweisen können, mit der Genese des Harzes in Beziehung steht, aber die Beweise für eine solche Annahme sind noch zu erbringen.

*) Tschirch. Angewandte Pflanzenanatomie.

Figuren-Erklärung.

sb. = Schleimbeleg, ih. = innere Haut.

Fig. 1. *Imperatoria Ostruthium L.*
Querschnitt durch einen ganz jungen Kanal des Wurzelstockes. Mit Alkohol ausgewaschen. Der Schleim erfüllt den ganzen Intercellularraum.

Fig. 2. Querschnitt durch einen jungen Gang (Wurzelstock). Mit Alkohol ausgewaschen. Schleimbeleg (sb) nach Zusatz von Wasser gequollen. In der Mitte die Falte der inneren Haut (ih).

Fig. 3 u. 4. Querschnitte durch ältere Gänge des Rhizoms mit unregelmässig dickem Schleimbeleg (sb). Deutliche innere Haut (ih).

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Kanal. Der resinogene Beleg ist unregelmässig wellig.

Fig. 6—9. *Archangelica officinalis.*
Verschiedene Entwicklungsstadien von Wurzelgängen. Der Schleimbeleg oft mit Körnchen und Leisten.

Arnica montana.

Fig. 12 u. 13. Querschnitte durch junge Gänge des Rhizoms.

Fig. 14. Fertiger Sekretbehälter des Rhizoms.

Fig. 15. Junger, am Cambium liegender Harzgang der Nebenwurzel.

Fig. 16. Längsschnitt durch einen Harzgang des Rhizoms.

Inula Helenium.

Fig. 17 u. 18. Querschnitte durch das frische Rhizom.

Fig. 19. Querschnitt durch einen Kanal des Rhizomes. Der Schleimbeleg ist mit Kalilauge zur Quellung gebracht.

Artemisia vulgaris.

Fig. 20. Querschnitt durch einen an der Kernscheide der Wurzel liegenden Gang.

Anacyclus officinarum.

Fig. 21. Querschnitt durch einen Gang der Wurzel mit sehr zartem Beleg.

Cycas revoluta.

Fig. 22 u. 23. Gänge der Mittelrippe der Blattwedel im Querschnitt mit dem protuberanzenartigen, nicht scharf begrenzten Beleg.

Abies pectinata.

Fig. 24—26. Entwicklungsstadien der Harzgänge in den Nadeln.

Abies Nordmanniana.

Fig. 27. Querschnitt durch einen fertigen Sekretgang der Nadel.

Fig. 28. Harzkanal aus der Zweigrinde.

Abies pectinata.

Fig. 29. Rindenkanal mit einseitig sehr mächtig entwickeltem Beleg.

Fig. 30. Sekretgang aus der Wurzel. Die sehr stark verdickte Begleitzellenschicht zeigt zwei Durchbrechungen durch dünnwandige Zellen (d).

Abies canadensis.

Fig. 31. Fertiger Harzgang des Blattes mit theilweise abgelöster innerer Haut.

Picea vulgaris.

Fig. 32. Rindenkanal mit deutlich sichtbarem Beleg und innerer Haut.

Fig. 33 u. 34. Gänge aus der Wurzel. 33. mit sehr regelmässigem Beleg. 34. mit einer verdickten Epithelzelle.

Pinus montana. var. Pumilio.

Fig. 35 u. 36. Querschnitt durch junge Nadelgänge.

Fig. 37. Längsschnitt durch einen jungen Gang in der Nadel. Mit Alkohol ausgewaschen. Zeigt die innere Haut deutlich.

Fig. 38. Ausgebildeter Kanal der Nadel mit verholzten Begleitzellen.

Larix europæa.

Fig. 39—42. Die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien eines Sekretganges der Nadel.

Dammara alba.

Fig. 43. Querschnitt durch einen Harzgang des Blattes. Der resinogene Beleg schliesst ein wohlausgebildetes Tetraëder ein.

Araucaria imbricata.

Fig. 44. Harzgang des Blattes mit homogenem Beleg.

Podocarpus neglecta.

Fig. 45. Rindengang mit wulstigem Beleg.

Podocarpus macrocarpa.

Fig. 46. Beleg des fertigen Ganges der Rinde sehr stark entwickelt.

Podocarpus bracteata.

Fig. 47. Theilstück des Beleges, welcher aussen feine Körnelung zeigt.

Podocarpus Junghuhniana.

Fig. 48. Querschnitt durch einen Rindengang.

Podocarpus cupressina.

Fig. 49. Rindenkanal mit feinzelligem Epithel.

Amyris balsamifera.

Fig. 50. Junger, markständiger Harzgang mit theilweise abgelöster Haut.

Fig. 51. Alter Gang mit stark verdickten Begleitzellen. Innere Haut deutlich sichtbar.

Calophyllum Inophyllum.

Fig. 52. Harzgang aus der Blattrippe mit gequollenem Beleg.

Dryobalanops Camphora.

Fig. 53. Markständiger Harzgang mit an einer Stelle schleifenartig vorgewölbtem Beleg.

Dipterocarpus trinervis.

Fig. 54. Querschnitt durch einen Harzgang in einem Rindenbündel.

Vatica moluccana.

Fig. 55. Markständiger Sekretbehälter mit dem gequollenen Beleg.

Fig. 56. Ein Theil eines sehr deutlich geschichteten Beleges.

Vatica ruminata.

Fig. 57. Querschnitt durch einen Harzgang eines Zweiges.

Garcinia Morella.

Fig. 58. Sekretbehälter mit dem an zwei Seiten stark entwickelten Beleg.

Garcinia Morella.

Fig. 59. Stark wulstiger Beleg.

Hedera Helix.

Fig. 60. Harzgang aus dem Mark. Zeigt den selten sichtbaren Beleg.

Pittosporum timorense.

Fig. 61. Ein an das Leptom angrenzender Gang.

Sämmtliche Gänge sind nach Entfernung des Harzes (mittelst Alkohol) gezeichnet.