

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles.  
Botanique = Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Freiburg. Botanik

**Herausgeber:** Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

**Band:** 3 (1908-1925)

**Heft:** 1: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Markes einiger Dicotylen

**Artikel:** Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Markes einiger Dicotylen

**Autor:** Kobler, Johann

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-306811>

#### **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:** 14.02.2026

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

Vol. III. Fasc. 1.

**BOTANIQUE**

Band III. Heft. 1.

---

# **Beiträge**

zur

## Anatomie und Entwicklungsgeschichte

### des Markes einiger Dicotylen

von

**Dr. Johann Kobler**

von Rüthi (St. Gallen).



## Einleitung.

---

Die Achsenorgane unserer Bäume und Sträucher stimmen darin überein, daß sie sich von unten nach oben mehr oder weniger regelmäßig verjüngen. Wie die einzelnen Gewebe- schichten, Mark, Holz und Rinde, sich dabei beteiligen, wie sie durch das Längen- und Dickenwachstum sich verändern, ist bereits Gegenstand verschiedener Untersuchungen geworden, doch wurde dabei dem Marke meistens weniger Aufmerksam- keit geschenkt.

Es ist die Aufgabe dieser Arbeit, das Verhalten des Markes einiger Dicotylen in verschiedenen Altersstadien zu untersuchen.

Ich stelle zuerst die mir zugänglichen Literaturangaben zusammen, die sich auf die Entwicklungsgeschichte des Markes beziehen.

Im Jahre 1863 erschien die erste dahingehörende Ver- öffentlichung von Sanio<sup>1)</sup>, der ich folgende Angaben ent- nehme: Bei *Evonymus* bleibt das Mark „zuerst noch ganz passiv; in der Folge vermehrt es aber seine immer durch derbere Wandungen erkennbaren Zellen durch vereinzelte, träge Teilungen, wodurch allmählich die Zellenzahl vermehrt wird“. — „Die Zellen des Markes (von *Ruscus racemosus*<sup>2)</sup> nehmen nach dessen erster Anlage kaum mehr an Zahl zu, weshalb die ersten um das Mark gestellten Bündel nicht anders als durch Ausdehnung der Markzellen auseinander rücken. Wenn dies bei

---

<sup>1)</sup> Sanio, Ueber die Zusammensetzung des Holzkörpers und über seine erste Entstehung, Botanische Zeitung, 1863, pag. 370.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 383.

allen in Betracht kommenden Monocotylen der Fall ist, so würde dies einen auffallenden Unterschied von den betreffenden Dicotylen bedingen, bei denen, wie oben beschrieben, das Mark beträchtlich an Zellenzahl zunimmt“.

Es ist hier bereits auf die zwei Möglichkeiten hingewiesen, welche eine Veränderung des Markquerschnittes bedingen: Vermehrung der Zellen durch Teilungen oder Ausdehnung der an Zahl konstanten Zellen. Sanio<sup>1)</sup> bemerkt weiter über die verschiedenen Zellen des Markes von *Tecoma radicans*: „Die lufthaltigen Zellen werden bei der Vergrößerung des inneren Holzringes zusammengedrückt. Die Inhalt führenden fand ich aber bei einem 3jährigen Stammstücke noch lebendig“. Ob die so entstandenen Lücken durch nachträgliche Teilungen lebender Zellen ausgefüllt werden, wie Kassner (s. u.) beobachtet, wird nicht gesagt.

In den oberen Internodien von *Peperomia blanda* sind nach Sanio<sup>2)</sup> die Zellen des Markes weiter geworden als die Zellen der Innenrinde, während sie ganz oben einander gleich waren. Sie teilen sich noch häufig, aber seltener als zu oberst. Weiter unten fehlen die teilenden Scheidewände in mehreren Markzellen und noch weiter unten sind die Teilungen zum größten Teil erloschen. „Daraus folgt, daß die Teilungen im Marke in der Richtung von unten nach oben aufhören“. Ueber die Dauer der Veränderungen im Marke von *Peperomia* schreibt er<sup>3)</sup>: „Um die Zeit, wo das jüngste Bündel des peripherischen Gefäßbündelringes angelegt wird, sind die Teilungen im Marke fast ganz erloschen“. Nach dieser Angabe wären also Teilungen und Wachstum im Marke ausgeschlossen, sobald die Gefäßbündel gebildet sind. Damit stimmen aber die Ergebnisse dieser vorliegenden und anderer Arbeiten<sup>4)</sup> nicht überein.

---

<sup>1)</sup> Sanio, Die Verdickung des Holzkörpers auf der Markseite bei *Tecoma radicans*, Bot. Ztg. 1864, pag. 61.

<sup>2)</sup> Sanio, Ueber endogene Gefäßbündelbildung, l. c. pag. 210.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 213.

<sup>4)</sup> Kassner, Ueber das Mark einiger Holzpflanzen, Diss. Basel

Die ersten eingehenden Untersuchungen über das Mark im Besondern verdanken wir A. Gris<sup>1)</sup>), dessen Resultate über Morphologie, Inhalt, Lebensdauer und Einteilung des Markes gegebenen Ortes erwähnt werden.

Weitere Beiträge zur Art und Dauer der Entwicklung des Markes gibt Kassner. Zum Längen- und Dickenwachstum des Markes im Allgemeinen bemerkt er<sup>2)</sup>: „Seine Zellen erfahren bis zur Vollendung der Streckung der Internodien eine wiederholte Querteilung, so daß sie im ausgewachsenen Zustande in longitudinalen Reihen angeordnet und über einander liegend erscheinen. Das Wachstum in der Breitenrichtung geschieht dagegen, sobald die Streckung begonnen, vorwiegend nur durch Flächenwachstum der Zellwände ohne Längsteilung seiner Zellen. Es bleibt sich deshalb die Anzahl der im Durchmesser aufeinander folgender Querschnitte vorhandenen Zellen gleich oder vermehrt sich wenigstens nur unbedeutend. In gewissen unten näher zu beschreibenden Fällen zeigen sich allerdings Ausnahmen und dann eine oft noch lange in der Längsrichtung andauernde Teilungsfähigkeit, auch bieten sich im jungen Mark vieler Pflanzen in der Nähe des Protoxylems teilungsfähige Phloëmbündel dar“.

In der Regel findet also nach der ersten Vegetationsperiode keine Zellvermehrung mehr statt. „Schon in den tieferen Teilen des einjährigen Triebes verschwindet oft der Inhalt (Plasma, Stärke) nebst dem Zellsaft, um in den meisten Fällen überhaupt nicht mehr aufzutreten. Aus diesem Grunde sprach man lange Zeit dem Marke älterer Zweige überhaupt irgendwelche Bedeutung für die Pflanze ab, da es sich gezeigt hatte, daß in den meisten Fällen sich seine Zellen mit Luft füllen“.

Dagegen finden sich vereinzelte Angaben, daß das Mark

---

1884. Ursprung, Ueber die Dauer des primären Dickenwachstums, Ber. d. d. bot. Ges. XXIV. pag. 489. — Frank, Lehrb. d. Bot. I. 376.

<sup>1)</sup> 1866, Sur la moelle des plantes ligneuses, Ann. des sc. naturelles, Botanique, V<sup>me</sup> série, Tom. XIV pag. 26 ss.

<sup>2)</sup> Kassner, l. c. pag. 5.

doch nicht unter allen Umständen seine Tätigkeit einbüße. So führt z. B. Hartig<sup>1)</sup> an, daß bei *Quercus* und *Fagus* der Zellschlauch, d. i. das Protoplasma, im Marke sich längere Zeit erhalte und letzteres auch als Reservestoffbehälter für die Pflanze dienen könne, etc. Die umfassendsten Untersuchungen über die Lebenstätigkeit des Markes, welche z. B. bei *Quercus* und *Fraxinus* bis 20 Jahre dauern kann, verdanken wir Gris. Dieselbe äußert sich aber nach Gris und Hartig nur im Inhalte der Markzellen, nicht in Teilungen oder im Wachstum derselben. Ueber Zeit und Dauer der Entwicklung der Markzellen sagt Kassner<sup>2)</sup>: „So verschiedenartig auch die Struktur des Markes . . . sein kann, so sehen wir doch, . . . daß ihr in allen Fällen etwas gemeinsam ist. Es ist dies die Zeit ihrer Ausbildung. Bei fast allen Pflanzen ist es das primäre Grundgewebe, welches schon in seinem ersten Sommer, bei vielen Pflanzen schon am Anfang der ersten Vegetationsperiode, die ihm in den Einzelfällen charakteristische Struktur angenommen hat“, welche unverändert bleibt in Bezug auf Größe, Gestalt, Zahl und Anordnung der Zellen. In der Regel findet also nach Vollendung des primären Wachstums keine Veränderung des Markes mehr statt. Wo ausnahmsweise doch eine solche vorkommt, handelt es sich nur um die Ausfüllung entstandener Lücken im Markzylinder, ohne weitere Veränderungen seines Gesamtquerschnittes. Solche Ausfüllungen hat Kassner beobachtet im Marke von *Pterocarya caucasica*, *Evonymus europaea*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Lycium barbarum*, *Solanum dulcamara* und *Ribes*-Arten. Das Interessante dabei ist, daß dieselben erst am Schlusse der ersten oder im Verlaufe der zweiten Vegetationsperiode auftreten, und zwar „durch erneutes Flächenwachstum und die Entwicklung neuer Gewebelemente durch nachträgliche Teilung“, was Kassner als „ein wesentliches Merkmal“ dieser Pflanzen bezeichnet<sup>3)</sup>,

---

<sup>1)</sup> Hartig, Th., Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, Berlin 1878, pag. 71 und 182.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 27.

<sup>3)</sup> l. c. pag. 27.

In noch späterem Alter beobachtete er Teilungen im Marke der Ribes-Arten. „Es sind „Zellvermehrungen bei den Ribes-Arten selbst nach vollendeter Streckung, in einjährigen sowohl wie in vieljährigen Zweigen, eine fortdauernde und gewöhnliche Erscheinung“. Diesen Vorgang hat Kassner namentlich bei einem sechsjährigen Stamminternodium von *Ribes rubrum* wahrgenommen. Die Gründe dieser nachträglichen Veränderungen im Marke gibt er in folgender Weise an: „Wie wir sehen, bewirken also bei den Ribes-Arten sowohl der Umstand, daß das ursprüngliche Gewebe stellenweise vernichtet, und dadurch Platz geschaffen wird, sowie besondere dem Plasma und namentlich der Zellwand innenwohnende Eigenschaften eine Veränderung der Markstruktur, welche so lange andauern kann, als es überhaupt im Marke noch lebensfähige Zellen gibt“. Je nachdem die Zellwand verholzt ist oder aus Cellulose besteht, ist das Aussehen und die Größe der Markzellen und des ganzen Markquerschnittes in jungen wie in alten Sprossen konstant oder nicht. Zu den Pflanzen mit verholztem konstantem Mark gehören die meisten Holzpflanzen. Die Zellen ihres Markes „sind bei fortdauernder Lebenstätigkeit stark verdickt und in ihrer Form beständig“<sup>1)</sup>. Bei *Eonymus*, *Lycium*, *Ampelopsis*, *Solanum* und den Ribes-Arten besteht das Mark aus fast reiner Cellulose. Seine Zellen haben leicht veränderliche Form. Beim Absterben des Markes fallen sie zusammen; wenn es lebendig bleibt, zeichnet es sich durch Teilungen und Wachstum aus, wo der Raum es gestattet.

Fast regelmäßig ist die Tatsache, daß kompakte Markzylinder in geschlossenen Holzringen in älteren Sprossen weitere Durchmesser, mehr oder größere Zellen besitzen, als in jüngeren, u. a. auch bei Holzgewächsen, die zu den Pflanzen mit konstantem Mark gezählt wurden. Es entsteht nun die Frage: Wurde das Mark in den alten und jungen Sprossen verschieden weit angelegt, oder hat es sich später im ge-

---

<sup>1)</sup> I. c. pag. 35.

schlossenen Holzring mit diesem ausgedehnt? Die folgenden Abschnitte werden diese Frage zum Teile lösen.

Weitern Angaben über das Mark begegnen wir bei Hä默尔 <sup>1)</sup>. Er findet, „daß die Markzellen in den untersten Internodien am weitesten sind und nach oben hin beständig abnehmen“ <sup>2)</sup>. In Bezug auf die Länge der Zellen in verschiedener Höhe zweier Sprosse ergibt sich „eine beständige Zunahme der Markzelllänge bis zu einem Maximum, das beim ersten Exemplar im 18., beim zweiten im 12. Internodium liegt. Von dort nimmt in beiden Trieben die Zelllänge beständig bis zur Spitze ab“ <sup>3)</sup>. „Man erkennt aber, daß durch das Zusammenwirken dieser beiden Faktoren (Weite und Länge) die Gestalt der Markzellen im Stengel sich von unten nach oben wesentlich ändern muß. Sie sind in den untern Internodien kurz und weit, in der Mitte länger und schmäler, an der Spitze im Verhältnis zu ihrer Weite sehr lang. . . . . Der Hauptfaktor, der für die Unterschiede der Internodien maßgebend ist, bleibt die größere oder geringere Zahl der aufbauenden Elemente“ <sup>4)</sup>. Hä默尔 spricht damit aus, daß für Unterschiede im Markdurchmesser in verschiedener Höhe nicht nur Unterschiede in der Weite und Länge der einzelnen Zellen in Betracht kommen, sondern auch numerische Unterschiede.

Das Mark als Ganzes nimmt nach Hä默尔 von unten nach oben am meisten ab von allen Geweben, jedoch nicht regelmäßig. Wir werden auch im Folgenden sehen, daß regelmäßige Abnahme des Markdurchmessers von unten nach oben selten ist, und daß die verschiedenen Schwankungen desselben in verschiedener Höhe nicht nur von der Weite, sondern meistens von der Zahl der Markzellen abhängig sind.

Berthold <sup>5)</sup> faßt die bisherigen Angaben über das Mark

---

<sup>1)</sup> Zur physiologischen Anatomie von *Polygonum cuspidatum*, Dissertation v. Göttingen, 1898.

<sup>2)</sup> l. c. pag. 51 und 52. <sup>3)</sup> l. c. pag. 53.

<sup>4)</sup> l. c. pag. 53. <sup>5)</sup> Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, II. Teil, 1. Hälfte, II, Kap. Das Mark; Kap. IV und V.

zusammen und ergänzt dieselben durch eingehende Untersuchungen über seine Anlage, Differenzierung und Ausbildung, sowie über die Inhaltsveränderungen desselben bei verschiedenen Familien und Spezies.

Ich führe hier nur einige Sätze aus den angeführten Quellen an, die sich zunächst auf meine Beobachtungen beziehen:

1. Bei einigen Pflanzen nehmen die Markzellen nach ihrer ersten Anlage nicht an Zahl, aber an Weite zu<sup>1)</sup>.
2. Bei andern Dicotylen nimmt das Mark nach der ersten Anlage beträchtlich an Zellenzahl zu<sup>2)</sup>.
3. Die Teilungen in mehrjährigen Markzellen sind für eine Gruppe von Pflanzen typisch<sup>3)</sup>.
4. Bei den übrigen Pflanzen hört mit dem Längenwachstum auch die Teilungsfähigkeit auf<sup>4)</sup>.
5. Die Unterschiede im Markdurchmesser in verschiedener Höhe sind durch Unterschiede in Größe und Zahl der einzelnen Markzellen bedingt<sup>5)</sup>.

---

<sup>1)</sup> <sup>2)</sup> Bot. Ztg. 1863 pag. 383; <sup>3)</sup> <sup>4)</sup> Kassner, l. c. pag. 27.

<sup>5)</sup> Häammerle, l. c. pag. 53.

# I. T E I L.

## Vergleichende Messungen des Markdurchmessers einiger Bäume und Sträucher

- a) in verschiedener Höhe der Achsen,
- b) in verschiedenen ersten Internodien derselben.

Die Frage, die vorliegende Vergleichung für einige Pflanzen beantworten soll, heißt: *Wächst das Mark nach Ausbildung des geschlossenen Holzzylinders noch in die Dicke?* Das erste Ziel ist, zu erfahren, ob das Mark in späteren Vegetationsperioden sich überhaupt verändere und wie. Zu diesem Zwecke untersuchte ich die meisten vorhandenen Bäume und Sträucher, im Herbst und Winter 1904 in Freiburg (Schweiz), im Herbst 1905 und im Frühling 1906 in meiner Heimat, in Peterzell, Kt. St. Gallen. Ich wählte jüngere gutgewachsene Exemplare aus, die möglichst nahe der Erde geschnitten oder umgesägt wurden. Darauf sägte ich an der Schnittfläche und von da an bis zur Spitze, in Abständen von 100, resp. 50 cm, Scheiben von 2 bis 3 cm Dicke ab. Diese Abstände betragen 100 cm bei Bäumen und Sträuchern von 3 bis 12 m Höhe, 50 cm bei den kleineren. Die ersten sind in Tabelle I, die andern in Tabelle II zusammengestellt.

Ich bemerke zu diesen Abständen, daß die obersten Schnitte nicht immer die obersten Internodien treffen, sondern bisweilen Internodien des zweiten oder selten des dritten Jahrestriebes, wenn nämlich die obersten Jahrestriebe sehr kurz waren, so daß sie nur etwa 10 cm über dem letzten Schnitte lagen. Wie ich in verschiedenen Messungen kontrollierte, sind die Durchmesser des Markes in so geringem

Abstände kaum merklich verschieden. Ebenso führte ich wenige Schnitte, die gerade einen Knoten getroffen hätten, neben demselben aus, weil das Mark im Knoten, nahe über und unter demselben, Unregelmäßigkeiten in Form und Größe, « une modification profonde »<sup>1)</sup> aufweist.

Nachdem an den herausgeschnittenen Scheiben das Holz bis auf ein kleines Prisma, in welchem das Mark lag, entfernt war, stellte ich Querschnitte her und maß den Markdurchmesser. Die Messungen führte ich aus mit dem Mikroskop von Seibert, Ocular III, Objektiv O, und dem Ocularmikrometer, dessen Teilstrichwert =  $13,4 \mu$  beträgt und in den folgenden Angaben mit Ts bezeichnet ist.

In den Tabellen I und II sind die Vertreter der untersuchten Spezies zusammengestellt. Kolonne A, resp. a, enthält den Gesamtdurchmesser des Markes an der Basis, Kolonne M, resp. h, denjenigen an der Spitze der Achsen. Die Abstände der Schnitte betragen in Tabelle I 1 m, in Tabelle II 50 cm. Die Teilstriche werden jeweilen auf 5 oder 10 aufgerundet.

Die meisten Querschnitte waren rund. Bei ovalen Formen, z. B. *Corylus*, *Betula*, wurde die große und die kleine Diagonale gemessen; beim gleichseitig dreieckigen Marke von *Fagus* und dem fünfseitigen von *Rubus* nahm ich eine Normale einer Seite, welche diese und den gegenüberliegenden Winkel halbierte.

Wenn wir nun die Zeilen und Kolonnen der beiden Tabellen vergleichen, fallen uns einerseits die beträchtlichen Unterschiede des Markdurchmessers bei verschiedenen Pflanzen, und anderseits die Unterschiede in verschiedener Höhe der gleichen Pflanze auf.

Man vergleiche z. B. das mäßig entwickelte Mark der 3 bis 7 m hohen Nadelhölzer (bes. *Juniperus* und *Taxus*) Tab. I, 9—16, der Buche, Moorbirke, Pappel und Ulme, Tab.

---

<sup>1)</sup> Gris, l. c. pag. 54; — Berthold, l. c. II. Kap. 3. Das Mark im Knoten, pag. 57.

I, 1, 5, 6, 21 mit dem mächtigen Markzylinder des Hollunders, der Hundsrose und der Brombeere, Tab. I, 2; Tab. II, 2—5, 11, 12, 17, 18. Anderseits vergleiche man das zwei Mal zu- und abnehmende Mark der Buche, Tab. I, 1 mit dem gleichmäßig abnehmenden des Hollunders, Tab. II, 12 und mit dem zu- und abnehmenden von Robinia Pseudacacia, Tab. I, 4. Regelmäßige Abnahme des Markdurchmessers von unten nach oben, wie sie Hä默尔 an einem Triebe von *Polygonum* beobachtet, fand ich bei wenigen Pflanzen. So z. B. bei einem Exemplar von *Sambucus nigra*, Tab. II, 12, einem 3,5 m hohen, zweijährigen Trieb, der in Abständen von je 50 cm folgende Markdurchmesser in Mikrometerteilstrichen aufwies<sup>1)</sup>: 880 Ts (XVI. Internodium); 720 (XIV.); 700 (XII.); 660 (X.); 570 (VII.); 480 (V.); 350 (III.); 110 (I.). (1 Ts = 13,4  $\mu$ .)

Die meisten untersuchten Spezies weisen Unregelmäßigkeiten auf in der Abnahme der Markweite. Die Veränderungen der letzteren im Verlaufe des Sprosses lassen sich in folgende Gruppen einteilen:

*I. Das Mark nimmt von unten nach oben beständig und regelmäßig ab.* Tab. II, 12, *Sambucus*; 14, *Ribes rubrum*; 16, *Ribes Grossularia*; 19, *Syphoricarpus racemosus*.

*II. Das Mark nimmt von unten an bis zur Mitte oder bis mehr oder weniger nahe an die Spitze ab. Hier nimmt es wieder zu und bleibt entweder konstant oder nimmt ein zweites Mal ab, eventuell nochmals zu.* Tab. I, 15, *Pinus silvestris*; 17, *Corylus avellana*; 18, *Clematis vitalba*; Tab. II, 10, *Crataegus Oxyacantha*; 3—5, *Rubus fruticosus*; 8, *Acer campestre*.

Die ovale Form des Stengels und Markes von *Rubus*, Tab. II, 5 in b und c röhrt von der Belastung durch einen gefällten Stamm her, sonst ist sie fünfseitig. Die Inhaltsberechnung der Querschnitte erlaubt uns, das Mark in b und c enger als in a zu bezeichnen.

---

<sup>1)</sup> Die röm. Ziffern in Klammern geben die Internodien von unten nach oben an.

Von *Rubus* untersuchte ich nur gut entwickelte, kriechende Triebe, deren Spitzen durch Wurzelbüschel im Boden verankert waren. In diesen, Ende Januar geschnittenen, Trieben läßt sich das Anschwellen des Markes an der Spitze teleologisch so erklären, daß für die Bildung der Ausläufer im Frühling hier am meisten Baustoffe nötig sind. In ähnlichem Sinne läßt sich auch bei andern Pflanzen die Zunahme des Markdurchmessers an der Spitze deuten.

*III. Das Mark nimmt von unten an zu, unter oder über der Mitte wieder ab.* Tab. I, 2, *Sambucus*; 4, *Robinia Pseudacacia*; 13 und 14, *Abies alba*; Tab. II, 9, *Crataegus oxyacantha*; 11, *Sambucus nigra*; 15, *Ribes nigrum*; 17, 18, *Rosa canina*.

Ein Vergleich der Kolonnen zeigt, daß das Mark in den mittleren Partieen der Achsen am weitesten ist. Wir finden oft auch in den mittleren Internodien der Jahrestriebe weiteres Mark als in den obern und untern. Jedoch läßt sich für keine einzige Spezies eine einheitliche, regelmäßige Veränderungskurve im Markdurchmesser herstellen. Man vergleiche z. B. nur die zwei Exemplare von *Acer campestre*, Tab. II, 7 und 8, und von *Sambucus nigra*, 11 und 12.

*IV. Das Mark nimmt von unten an zu, dann ab. Es erreicht ein zweites Maximum, bei dem es stehen bleibt, oder nach dem es nochmals abnimmt.* Dieses zweite Maximum ist gewöhnlich grösser als das erste und kann in, über oder unter der Mitte vorkommen. Tab. I, 1, *Fagus silvatica*; 3, *Acer campestre*; 5, *Betula pubescens*; 6, *Populus tremula*; 7, *Salix fragilis*; 9, *Juniperus communis*; 10, *Taxus baccata*; 11 und 12, *Picea excelsa*; 16, *Pinus silvestris*; 19, *Prunus Cerasus*; Tab. II, 1, *Cornus sanguinea*; 7, *Acer campestre*.

Zu dieser Gruppe gehören die meisten Laub- und Nadelhölzer. Ihr Mark darf nur dann „konstant“ genannt werden (Kassner), wenn man den verholzten Zustand seiner Zellen berücksichtigt, der Wachstum und Teilungen ausschließt. Ob, wie und wie lange im unverholzten Marke Veränderungen stattfinden, wird im zweiten Teile dieser Arbeit festgestellt.

Wenn wir in den Tabellen die obersten Markdurchmesser der verschiedenen Spezies vergleichen, nehmen wir bei denselben meistens geringe Werte wahr. Ausnahmsweise ist das Mark oben weiter als in der Mitte bei *Populus tremula*, Tab. I, 6; bei einem Drittel der untersuchten Exemplare ist es oben — bis fünf Mal — weiter als an der Basis der Achse, so bei allen untersuchten Nadelhölzern, Tab. I, 9—16. In Tab. II sind die Markdurchmesser oben bedeutend kleiner oder nahezu gleich groß wie unten.

Wenn das Mark unten weiter ist, so kann es früher weiter angelegt worden sein oder es hat sich nachträglich erweitert. Wenn es unten enger ist, wie bei *Picea* und *Quercus*, Tab. I, 11, 12 und 22, läßt sich das auf dreifache Weise erklären: Das Mark kann

1. früher enger angelegt worden sein, oder
2. es ist im Dickenwachstum zurückgeblieben, oder
3. es ist von außen, d. h. durch den Druck des wachsenden Holzzylinders zum Teil zusammengedrückt worden.

Ad 1. Die angeführten Messungen und besonders die Vergleiche der Markweite an Basis und Spitze bei den meisten Coniferen, bei *Quercus*, *Prunus*, *Ulmus*, etc. sprechen für die erste Möglichkeit. Ebenso die Markmessungen in c. 35 Gipfelsprossen von *Picea* von 30—400 cm Höhe, wobei ich in den ersten Internodien derselben, ca. 1 cm unter dem Vegetationspunkt, folgende Werte fand: 60, 65, 70, 80, 85, 90, 105, 115, 130, 140, 145 Ts. Daraus folgt, daß das Mark tatsächlich verschieden weit angelegt wird. Weitere Beobachtungen bestätigen diese Möglichkeit auch für verschiedene Jahrgänge.

Ad 2. In den zur Untersuchung verwendeten, normal gewachsenen Exemplaren kommt dieser Fall nicht in Betracht.

Ad 3. Der geschlossene Holzring kann nur so nach innen wachsen, daß die innersten Holzzellen durch zentripetale Streckungen sich in die Markzellen einschieben. Wenn das der Fall ist, werden nach den bisherigen Beobachtungen höchstens Markzellen von bedeutender Größe und luftführende

Zellen zusammengedrückt<sup>1)</sup>. Von einer weitergehenden Abnahme des Markdurchmessers ist jedoch nirgends die Rede.

Wir wenden uns zur Besprechung der Markweite in den ersten Internodien verschiedener Sprosse. Je nachdem nämlich in den jüngsten Anlagen verschiedener Exemplare einer Art das Mark gleich oder verschieden weit ist, können wir daraus den Schluß ziehen, daß auch in älteren Internodien die Verschiedenheiten auf *ursprünglich verschiedener Anlage* oder auf *nachträglichen Veränderungen gleicher Anlagen* beruhen.

Da sich das Mark während der Vegetationszeit verändert, untersuchte ich es erst am Ende derselben, im Oktober. Zuerst maß ich an 22 Sprossen von *Fraxinus excelsior*, die aus diesjährigen Keimlingen hervorgegangen waren, Sproßlänge und Markdurchmesser im ersten Internodium. Es stimmten gewöhnlich 2—3 Sprosse in diesen zwei Faktoren überein, weshalb ich sie in folgender Uebersicht ebenfalls zusammengefaßt habe.

### 1. *Fraxinus excelsior*.

Sproßlänge	Markweite	
	im obersten	im untersten Internodium
9,5 cm	30 Ts.	20 Ts.
11,5 "	40 "	40 "
12 "	40 "	(Mark zerstört)
14 "	50 : 40 "	" "
15 "	60 : 40 "	25 Ts.
18 "	80 : 60 "	50 : 30 "
23 "	80 : 50 "	35 "
24 "	90 : 70 "	20 "
25 "	80 : 60 "	25 "
26 "	70 : 50 "	35 "
26 "	80 : 70 "	35 "
39 "	90 : 55 "	20 "

<sup>1)</sup> Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen, pag. 257. „Das großzellige Mark wird mit fortschreitendem

Die Querschnittsform des Markes ist unten meistens rund. Nach oben wird sie, wie die des Stengels, elliptisch. Unten ist das Mark 2—3 Mal enger als oben, mit Ausnahme der zweiten Gruppe. Auffallend ist die mit der Sproßlänge zunehmende Markweite im obersten Internodium, die bei einem älteren Stämme von 8 m Länge (Tab. I, 23) 150 : 90 Ts. erreicht. Die erste Markanlage ist also

1. im gleichen Trieb zu verschiedenen Zeiten und
2. bei verschiedenen Trieben in ihren ersten Internodien und bei gleichen äußern Bedingungen verschieden. Der Grund dieser Differenzen liegt in der größeren oder geringeren Anzahl der an Größe konstanten Markzellen.

## 2. *Acer pseudoplatanus*.

Es wurden sieben Sprosse an Basis, Mitte und Spitze gemessen. Das Mark war unten meistens weiter als oben, in der Mitte am weitesten oder gleich wie unten:

	Länge des Sprosses	Spitze	Mitte	Basis
1.	7 cm	90 Ts.	100 Ts.	—
2.	15 "	70 "	100 "	100 Ts.
3.	25 "	100 "	70 "	90 "
4.	50 "	130 "	170 "	140 "
5.	70 "	100 "	150 "	140 "
6.	83 "(zweij.)	170 "	170 "	170 "
7.	190 "	100 "	270 "	240 "

Während bei *Fraxinus* der Markdurchmesser an der Spitze mit der Sproßlänge zunahm, ist es bei *Acer* derjenige an der Basis. Im gleichen Sproß ist die Markweite konstant im 6. Exemplar, während sie im 3., 5. und 7. Exemplar, bei gleichem Durchmesser von 100 Ts. an der Spitze, an der Basis bei entsprechend zunehmender Sproßlänge 90, 140 und 240 Ts. beträgt.

---

Dickenwachstum des Holzkörpers durch diesen flachgedrückt". Sanio, Bot. Ztg. 1864 pag. 61. „Bei *Tecoma radicans* treten auf der Innenseite des Holzes Cambiumzellgruppen auf, welche Holzkeile in's Mark senden. Durch diese werden die lufthaltigen Zellen zusammengedrückt“.

Wie bei *Fraxinus* ist auch bei *Acer* das Mark in verschiedenen Sproßspitzen verschieden weit angelegt, aber nicht mit der Sproßlänge zunehmend wie dort. So hat z. B. ein 7 cm langer *Acer*sproß 90 Ts. Markdurchmesser, drei andere, 25, 70 und 190 cm lang, haben 100 Ts. Im engeren Marke sind die Zellen klein und rundlich, im weiteren zahlreicher, größer und unregelmäßig gestaltet, besonders an der Peripherie stark radial gestreckt.

### 3. *Rubus fruticosus*.

Sproßlänge	Spitze	Basis
60 cm	50 Ts.	160 Ts.
115 "	80 "	200 "
170 "	60 "	—
190 "	50 "	—
200 "	100 "	—
350 "	180 "	270 "

### 4. *Sambucus nigra*.

Sproßlänge	Spitze	Basis
40 cm	100 : 70 Ts.	—
50 "	100 "	200 Ts.
80 "	110 "	—
100 "	220 : 180 "	—
100 "	170 "	100 "
260 "	120 "	480 "

Diese einjährigen Triebe von *Rubus* und *Sambucus* wurden zum Teil nur an der Spitze untersucht. Ihres voluminösen Markes wegen lässt sich die verschiedene Anlage desselben in verschiedenen, gleich alten, Sprossen deutlich vergleichen. Sie hängt im Allgemeinen, wie bei *Acer* und *Fraxinus*, nicht mit der Sproßlänge zusammen.

5. *Quercus robur.*

Sproßlänge	Markweite im obersten Internodium
5 cm	70 Ts.
10 "	70 "
10 "	60 "
20 "	60 "
40 "	60 : 40 "
90 "	25 "
90 "	40 "
90 "	40 : 25 "
950 "	50 : 30 "
950 "	60 "
Aeltere Sprosse	

Das Mark wird in den stärkeren, gleich alten Sprossen kleiner; es misst z. B. bei den 5,10 und 20 cm langen Sprossen 60 und 70 Ts., bei drei 90 cm langen schwankt es zwischen 25 und 40 Ts., in den älteren, längsten, misst es 60 und 50:30 Ts.

6. *Corylus Avellana.*

1,5 cm	40 : 25 Ts.
4 "	45 : 35 "
5 "	50 : 35 "
8 "	45 : 35 "
16 "	50 : 30 "
40 "	50 : 30 "
50 "	50 : 40 "
75 "	30 : 20 "
90 "	70 : 50 "

*Acer*, *Rubus*, *Sambucus* und *Corylus* haben in den obersten Internodien verschieden langer, gleich alter Sprosse verschieden weites Mark. Die Uebereinstimmung der Zunahme der Sproßlänge und Markweite ist jedoch nicht Regel. So nimmt die Markweite mit der Sproßlänge z. B. bei *Fraxinus* regelmäßig zu, bei *Quercus* dagegen ab. In jedem der angeführten Fällen läßt sich aber annehmen, daß das Mark in den ersten Internodien verschiedener Sprosse einer Spezies verschieden weit

angelegt ist. Ob die in älteren Achsenorganen beobachteten Differenzen ebenfalls auf verschiedener Anlage oder auf nachträglichen Veränderungen beruhen, wird im zweiten Teile für einige Spezies untersucht.

Die Vergleiche der Differenzen, die in den Tabellen und in den Messungen der genannten sechs Spezies angegeben sind, zeigen zur Genüge, daß 1. das Mark in verschiedenen ersten Internodien verschieden weit angelegt wird, und 2. daß es oben und unten im gleichen Sproß verschieden ist und zwar unten gewöhnlich weiter als oben.

Die Differenzen in alten und jungen Partieen des gleichen Sprosses sind aber größer als jene in verschiedenen ersten Internodien, so daß dieselben nicht *a priori* durch verschiedene Anlage, sondern durch nachträgliche Vergrößerung des Markzylinders zu erklären sind. Für die Seite 14, bei Papulus und den Nadelhölzern, und Seite 16, bei Fraxinus, angeführten Fälle, wo das Mark unten enger ist als oben, gibt es keine andere Möglichkeit als verschiedene Anlage. In der Regel ist es unten — oft bedeutend — weiter als der maximale Durchmesser, der überhaupt im obersten Internodium beobachtet wurde. Deshalb kann hier nicht verschiedene Anlage, sondern es muß nachträgliches Wachstum des Markzylinders in Betracht kommen. Wenn die vorläufigen orientierenden Messungen nur auf die ersten Internodien beschränkt blieben, werden sie im Folgenden auf die ganzen Jahrestriebe ausgedehnt, um die Veränderungen während einer Vegetationsperiode festzustellen.

---

## II. T E I L.

### **Untersuchungen über die Art und Dauer der Veränderungen der Markweite durch Zahl- und Größenveränderungen der einzelnen Markzellen.**

Das Mark ist kein isolierter, sich frei entwickelnder Zylinder, sondern vom Holzkörper eingeschlossen und auf den Raum beschränkt, der innerhalb desselben frei bleibt. Und da in den ersten Internodien die definitiven Durchmesser nicht erreicht werden, muß das Mark die umgebenden Elemente nach außen schieben, was mit entsprechenden Größenveränderungen verbunden sein muß. Das Mark kann sich in zweifacher Weise erweitern, durch alleiniges Wachstum der vorhandenen Zellen und durch damit verbundene Teilungen. Um die Verschiedenheit des Markdurchmessers zu erklären, lassen sich folgende Möglichkeiten zu Grunde legen:

I. *Das Mark ist im ganzen Sproß gleich*, d. h. Durchmesser, Zahl und Größe seiner Zellen sind überall gleich.

II. *Das Mark ist in verschiedenen Teilen des Sprosses verschieden*:

1. Es wird verschieden weit angelegt. Nachträgliche Erweiterung findet nicht statt.
2. Es wird ursprünglich gleich weit angelegt im ganzen Sproß, verändert sich aber nachträglich. Das kann auf folgende Weise geschehen:
  - a) Alle Zellen nehmen gleichmäßig an Größe zu;
  - b) Sie nehmen nicht gleichmäßig zu:
    - α) Nur die zentrale Partie nimmt zu;
    - β) Nur die periphere Partie nimmt zu;
    - γ) Eine andere Markpartie verändert sich;

δ) Alle Markzellen nehmen zu, aber in verschiedener Weise (durch Wachstum oder Teilungen) oder in verschiedenem Grade.

Für konstante Größe des Markes im Verlauf eines Sprosses haben wir kein Beispiel, ebensowenig für den Fall α, daß nur die zentrale Partie des Markes zunimmt.

Ad a. Der einfachste Fall der Veränderung besteht in gleichmäßiger Größenzunahme aller Zellen, wobei nicht jede einzelne Zelle gemeint ist, sondern gleiches Verhalten der inneren und äußeren Zellen. Das läßt sich durch folgende einfache Konstruktion veranschaulichen:

In einen beliebig großen Kreis läßt sich eine Anzahl kleiner Kreise einzeichnen. Vergrößert man nun die Radien des großen und der kleinen Kreise im gleichen Verhältnis, so erhält man zwei einander geometrisch ähnliche Figuren mit gleicher Kreisanzahl, von denen die zweite nur eine Vergrößerung der ersten darstellt.

Die Vergrößerung der an Zahl konstanten Zellen wird von Sanio<sup>1)</sup> als Unterscheidungsmerkmal der Monocotylen von den Dicotylen aufgestellt, bei denen Teilungen im Mark auftreten. Da sich meine Untersuchungen auf Dicotylen beschränken, ist Fall a) dahin zu modifizieren, daß die meisten Markzellen sich entweder gleichmäßig vergrößern oder teilen<sup>2)</sup>.

Ad b. Ungleichmäßig verhalten sich die Zellen beim heterogenen Mark, in welchem sie nach Form und Inhalt verschieden sind.

Ad α. Dieser Fall ist ausgeschlossen. Hingegen kann das zentrale Mark verschwinden und einer Markhöhle Platz machen, wie es z. B. bei *Syringa* beobachtet wird.

Ad β. Die peripheren Markzellen können sich teilen oder radial strecken, wobei durch tangentiale Streckungen auf der Holzseite der Zusammenhang erhalten bleibt. Von *Hedera* und

---

<sup>1)</sup> pag. 7, 1.

<sup>2)</sup> pag. 7, 2; pag. 1, *Evonymus*.

*Acer pseudoplatanus* erwähnt Berthold<sup>1)</sup>), daß ihr peripheres Mark oft lange Zeit zart und teilungsfähig ist.

Ad  $\gamma$ . Im netzförmigen Mark von *Rubus* bedingen die in der „leeren“ Partie (Gris) zerstreuten Reihen und Gruppen von inhaltführenden Zellen die Vergrößerung des Markes durch Teilungen, indem sie die leeren Zellen teils verdrängen, teils in ihren Formen verändern. Immerhin sind auch beschränkte Teilungen leerer Zellen zu konstatieren.

Ad  $\delta$ . Bei *Acer campestre* und *pseudoplatanus* werden in den untern Internodien radiale Streckungen der Randzellen beobachtet, während in den obern Teilungen und Wachstum derselben, verbunden mit bedeutendem Wachstum einiger zentraler Zellen, vorkommen. Bei andern Spezies mit heterogenem Mark bemerkt man ähnliche Veränderungen.

---

Im Folgenden werden nun einige Dicotylenspezies in verschiedenen Internodien untersucht. Außer den Markdurchmessern wird für ein- und mehrjährige Sprosse auch die Art der Markveränderung nach den erwähnten Möglichkeiten besprochen. Es handelt sich dabei hauptsächlich um die Beantwortung der Frage, wie die Verschiedenheiten des Markdurchmessers in verschiedener Höhe zustande kommen, ob sie auf verschiedener Anlage beruhen oder erst später sich ausbildeten.

Die Internodien der Jahrestriebe werden von der Spitze aus mit römischen Ziffern bezeichnet. Die dahinter stehende Zahl gibt den Markdurchmesser in der Mitte der Internodien an, wenn nichts anderes bemerkt ist. 1 Ts. = 13,4  $\mu$ . Die Längsschnitte stammen aus der Mediane. Einzelne Zellen werden mit dem Objektiv V gemessen, wobei ein Teilstrich = 1,46  $\mu$  beträgt und mit ts. bezeichnet wird.

---

<sup>1)</sup> I. c. II. Teil, pag. 44.

### *Ulmus campestris.*

Ein 12 cm langer Jahrestrieb mit sieben Internodien wurde Ende September untersucht. Zuerst stellte ich in den einzelnen Internodien Markweite und Aussehen der Markzellen fest, verglich dann in verschiedenen ersten Internodien und zuletzt in älteren die Markdurchmesser, um zu erfahren, ob verschiedene Anlage oder späteres Wachstum die verschiedene Weite verursache. Es wurden auch die zunächst liegenden Holzelemente, der Inhalt der Markzellen und die chemische Beschaffenheit ihrer Wände berücksichtigt.

Das Mark von *Ulmus* gehört zum heterogenen Mark, welches nach Gris « présente un étui extérieur de cellules actives et une région centrale inerte »<sup>1)</sup>.

*I. Internodium 55 Ts.* (1 Ts. = 13,4  $\mu$ ). (Ca. 150 inhaltführende und 300 inhaltsleere Zellen)<sup>2)</sup>. Die größten der inhaltsleeren runden Zellen der « région centrale inerte » haben 30—50 ts. Durchmesser (1 ts. = 1,46  $\mu$ ). Sie besitzen dünne Wände mit zahlreichen Tüpfeln, die auf den sichtbaren Querwänden klein und rund, auf den Längswänden (in Längsschnitten) dagegen stark radial oder tangential gestreckt sind.

Auf Längsschnitten sind diese Zellen meistens etwas breiter als hoch, gegen die Peripherie hin mehr quadratisch oder 2—3 Mal so hoch als breit.

Die Zellen der Markscheide — so nenne ich die zwischen Holz und zentralem Mark verlaufende Schicht von inhaltführenden Zellen — sind bedeutend kleiner als die zentralen, inhaltsleeren und meistens tangential gestreckt, 15 : 10 bis 20 : 12 ts. Sie führen grobkörnigen Inhalt und haben dickere Wände und größere Tüpfel als die inhaltsleeren Zellen. Die Markscheide ist nur 1—2 Zellen stark.

<sup>1)</sup> I. e. pag. 50. <sup>2)</sup> Zum Zwecke einer einheitlichen Benennung unterscheide ich inhaltführende und inhaltsleere Zellen („cellules actives et inertes“ v. Gris); letztere sind nicht tote Zellen, sie sind nur frei von auffälligem Inhalt, von Drusen, Stärkekörnern, etc.

*II. 65 Ts.* (Ca. 250 inhaltführende und 350 inhaltsleere Zellen). Die letzteren sind um 50 zahlreicher als oben, einzelne zugleich ein wenig größer. Inhaltführende Zellen sind 100 mehr. Sie sind, besonders in den Keilen der Markkrone, dichter gruppiert.

*III. 70 Ts.* (Ca. 300 inhaltführende und 400 inhaltsleere Zellen). Die letzteren haben hier vielseitige Formen infolge des allseitigen Druckes. Dieser erklärt sich dadurch, daß die Zellenzahl um 100, der Markdurchmesser aber nur um 5 Ts. zunimmt. Die inhaltführenden Zellen sind nur wenig größer, in radialer Richtung 10—20, in tangentialer 15—25 ts. weit. Auf dem Längsschnitte sind sie meistens 2—3 Mal so hoch als breit, ihre Querwände stehen oft schief. Auf dem Querschnitte beobachtete ich stellenweise Teilungswände, auf Längsschnitten Doppelreihen von inhaltführenden Zellen.

*IV. 70 Ts.* (Zellenzahl wie in III). In III und IV erreichen Durchmesser und Zellenzahl des Markes — bei konstanter Größe der Zellen — das Maximum, das auch bei andern Spezies gewöhnlich in den mittleren Internodien liegt.

*V. 65 Ts.* (Ca. 250 inhaltführende und 350 inhaltsleere Zellen). Die inhaltführenden Zellen bilden eine periphere Lage von 4—6 Zellen Mächtigkeit. Die innern derselben sind größer und teilweise gestreckt, die äußern kleiner und rund.

*VI. 60 Ts.* (Ca. 250 inhaltführende und 200 inhaltsleere Zellen). Die letzteren nehmen um 150 Zellen ab, sind aber dementsprechend größer, so daß der Markdurchmesser nur 5 Ts. kleiner ist als in V und I. Diese Dehnung in die Breite ist auch auf Längsschnitten auffällig.

*VII. 55 Ts.* (Ca. 250 inhaltführende und 200 inhaltsleere Zellen). Die inhaltsleeren Zellen, um 100 weniger zahlreich als in I, sind größer als dort, die inhaltführenden sind um 100 zahlreicher und ebenfalls größer. Der Markdurchmesser hat oben 55 Ts., wächst auf 70 an und nimmt wieder ab bis 55 Ts. Im 8 m hohen Baume, Tab. I, 21, schwanken die Werte zwischen 70 und 110 Ts.

Es frägt sich nun: Ist in diesem Baume das Mark in Größen zwischen 70 und 110 Ts. angelegt worden oder ist es durch Wachstum oder durch Teilungen aus 70 Ts. weitem oder noch engerem Mark hervorgegangen?

Zuerst ist zu untersuchen, wie weit es überhaupt angelegt wird. Zu diesem Zwecke maß ich das Mark in den ersten Internodien verschieden alter und starker Ulmensprosse und nahm Rücksicht auf ihre Länge und Internodienzahl. Ich kam zum Schluß, daß mit diesen zwei Faktoren auch die Markweite zunimmt. Bei einem Vergleiche mit *Fraxinus*, *Acer*, etc. (pag. 15 ss.) ist aber zu beachten, daß dort das Untersuchungsmaterial zumeist aus einjährigen Trieben, hier aus Aesten und Zweigen verschiedenen Alters besteht. Die Resultate der Messungen sind folgende:

Sproßlänge	Internodienzahl	Markweite im 1. Intn.
3,5 cm	4	55 Ts.
4 "	4	45 "
5 "	5	60 "
5 "	5	50 "
5,5 "	5	55 "
6 "	5	55 "
6,5 "	6	60:50 "
7 "	6	60 "
10 "	6	60 "
10 "	5	70 "
11 "	6	70 "
11,5 "	6	70 "
12,5 "	7	80 "
14 "	7	80:60 "
15 "	7	90:75 "
18 "	7	75 "

Die Differenzen der Markdurchmesser liegen zwischen 45 und 90:75 Ts. Wenn das in 3,5—18 cm langen Trieben vorkommt, und die maximale Weite im 8 m hohen Baume nur 110 Ts. beträgt, nimmt das Mark später kaum durch Größenveränderungen zu, jedenfalls nicht nach der ersten

Vegetationsperiode. Es wird vielmehr zu verschiedenen Zeiten in Weiten angelegt, welche zwischen den genannten liegen. Das ersieht man auch aus der folgenden Zusammenstellung, welche die Markdurchmesser enthält, die ich in einem 4,25 m langen Sprosse einer mehr als 12 m hohen Ulme in verschiedenen Jahrgängen antraf:

		Markdurch- messer.	Entfernung von der Spitze.
1. Jahrgang		80 Ts. (oberstes Intn.)	1 cm
		115 „ (mittleres „ )	15 „
		130:100 „ (unterstes „ )	35 „
2. „		90 „ (oberstes „ )	50 „
		95 „ (mittleres „ )	70 „
		120 „ (unterstes „ )	90 „
3. „		95 „	150 „
4. „	130:110	„	180 „
5. „		80 „	200 „
6. „		85 „	225 „
7. „	85:65	„	250 „
8. „		100 „	275 „
9. „		150 „	300 „
10. „		120 „	350 „
11. „		130 „	375 „
12. „		90 „	400 „
13. „		50 „	425 „

Die Markdurchmesser schwanken in dreizehn Jahrgängen zwischen 50 und 150 Ts., in vier Jahrgängen eines Seiten-sprosses zwischen 80 und 125 Ts. Im obersten Internodium beträgt der Markdurchmesser gewöhnlich 80 Ts., selten mehr oder weniger. In den untern ist er meistens weiter und kann schon im ersten Jahre 130:100 Ts. weit sein.

Soweit also meine Messungen gehen, sind die verschieden weiten Markdurchmesser in verschiedener Höhe einer Achse auf verschiedene Anlage in der ersten Vegetationsperiode zurückzuführen.

Welches ist die *Beteiligung der einzelnen Markzellen* an den Verschiedenheiten der Gesamtdurchmesser?

In den sieben besprochenen Internodien verhalten sich die inhaltführenden und die inhaltsleeren Zellen verschieden in Zahl und Größe. Im ersten Internodium sind 150, im siebenten, untersten, 250 Zellen mit Inhalt vorhanden bei gleichem Durchmesser von 55 Ts. Inhaltsleere Zellen finden sich oben 300, unten 200. Diese sind oben — stellenweise um die Hälfte — kleiner als unten, und um 100 zahlreicher; letzteres ist bei den inhaltführenden Zellen unten der Fall.

Wenn wir nun eines der mittleren Internodien, z. B. das III. oder IV., mit dem Durchmessermaximum von 70 Ts. zum Vergleiche herbeiziehen, so finden wir, daß mehr die Zahl (300 inhaltführende und 400 inhaltsleere) als die Größe der Markzellen zunimmt.

Wie verhält sich der Holzzylinder zu den Veränderungen des Markes? Schon im obersten Internodium des Ende September geschnittenen Sprosses beträgt seine Dicke 40 ts. (1 ts. = 1,46 Mikron). Die kleinen dickwandigen Holzzellen bilden wenige Lagen und sind außen etwas weiter. Im untersten Internodium ist der Holzring schon 200 ts. stark, = dem Radius des Markes; in den mittleren Internodien beträgt er 80 ts. In den dreizehn Jahrgängen misst der erste Jahrring von oben nach unten 30, 30, 50, 25, 40, 35, 40, 60, 40, 50, 110, 60, 50 Ts. (1 Ts. = 13,4  $\mu$ ). Der *ganze* Holzmantel wächst von 30 auf 1220 Ts. an. Die Holzzellen schließen überall eng aneinander und scheinen nirgends einen Druck vom Marke aus zu erfahren. Es ist also auch von dieser Seite ausgeschlossen, daß das Mark — mit Ausnahme des 1. Jahres — nach seiner Anlage in seiner Gesamtheit sich vergrößert. Im 1. Jahre ist diese Vergrößerung so lange möglich, bis der Holzring geschlossen ist<sup>1)</sup>. In den folgenden Jahren findet eine Erweiterung des starren Holzmantels nicht statt, wenn auch das Mark weiter ist als oben in den einjährigen Internodien.

Nach allen Beobachtungen erreicht die Markweite von

---

<sup>1)</sup> Cf. Frank, Lehrb. d. Botanik, pag. 376.

Ulmus bescheidene Werte; das Maximum beträgt ca. 150 Ts.  
= 2,01 mm.

Die inhaltsleeren Zellen des heterogenen Markes von Ulmus enthalten nach Gris<sup>1)</sup> außer Luft hie und da krystallähnliche Gebilde, nach Solereder<sup>2)</sup> Krystalle und Drusen von  $\text{CaCO}_3$ , die bei meinen im August, September und Dezember 1904 und 1906 angestellten Untersuchungen nicht beobachtet wurden. Als Inhalt der lebenden Zellen (der Markscheide) fand ich Stärke und Gerbstoffe, letztere aber nur bei gelegentlichen Reaktionen im Verlaufe des Sommers; sie fehlten gänzlich in den zu obiger Zeit gemachten Untersuchungen. Dagegen färbte sich der körnige Inhalt der meisten peripheren Zellen mit Chlorzinkjod und Jodjodkali violettblau.

In der Beschaffenheit der Wände unterscheiden sich die Markzellen nicht. Die Wände der inhaltsleeren und die Mittellamellen der dickwandigen inhaltführenden Zellen färben sich mit Chlorzinkjod, ebenso mit verdünnter  $\text{H}_2\text{SO}_4$  und Jodjodkali, schwachgelb; die Verdickungen der Wände verschwinden in conc.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  rasch, sonst zeigten sie weder Holz- noch Cellulosereaktion.

### *Fagus silvatica.*

Im Gegensatze zum heterogenen Mark von Ulmus ist dasjenige von *Fagus* nach Gris « homogène proprement dite », « il s'ajoute à ce tissu fondamental (= des cellules actives) un nombre relativement restreint de cellules cristalligènes »<sup>3)</sup>. Das Querschnittsbild des Markes ist ein gleichartiges Gewebe runder, dickwandiger Zellen, die nach dem Rande hin kleiner werden<sup>4)</sup>.

Die einzelnen Zellen in gleichen Querschnitten großer und kleiner Sprosse sind nur nach Inhalt und Größe ver-

<sup>1)</sup> l. c. pag. 70.

<sup>2)</sup> Systematische Anatomie der Dicotylen, pag. 864.

<sup>3)</sup> Gris, l. c. pag. 48; <sup>4)</sup> cf. Berthold, l. c. II, 1, pag. 49.

schieden, sonst ist ihr Aussehen so gleichartig, daß Gris mit Recht „die Homogenität des Markes als Charakter der Quercineen“ bezeichnet<sup>1)</sup>.

Ich untersuchte zwei junge Sprosse und einige Internodien eines ganzen Stammes. Der erste Sproß war 20 cm lang und hatte acht Internodien. Auch das oberste Internodium des zweiten Jahrestriebes wurde gemessen. Die Untersuchung fand Ende Juni statt und erstreckte sich bei diesem Sproß nur auf Längsschnitte.

*I. 50 Ts.* Alle Zellen liegen in Längsreihen. Ihre Formen sind quadratisch oder 2—3 Mal so breit als hoch. Im Gegensatz zum Querschnitt treffen wir hier zweierlei Wände an: Stark verdickte mit Tüpfeln und dünne, tüpfellose, die oft wellig gebogen sind und deshalb auf Querschnitten so dick wie die andern erscheinen.

*II. 60 Ts.* Die quadratischen Zellen sind größer als in I, die andern, die oben 2—3 Mal breiter als hoch waren, haben hier quadratische Form. Die Zellen, die quergestreckt bleiben, haben sich allseitig vergrößert. Die dünnwandigen Zellen sind höher als breit und bilden enge Schläuche.

*III. 55 Ts.* Die dickwandigen Zellen sind kaum merklich weiter, die andern dagegen noch mehr zusammengedrückt.

*IV. 80 Ts.* Die meisten dickwandigen Zellen sind gegenüber II und III quergestreckt bei konstanter Anzahl. So ist die Zunahme des Markdurchmessers um 25 Ts. erklärt. Der Markzylinder wird von mehreren Reihen von Zellen durchzogen, die Gerbstoff führen. Oben waren es nur einzelne Zellen. Ferner finden sich in einigen dickwandigen Zellen große lichtbrechende Körper, die bald kugelig amorph, bald Drusen, bald Krystalle mit scharfen Ecken und Kanten und glänzenden Flächen sind.

*V. 100 Ts.* Deutliche Drusen und Krystalle treten massenhaft auf. Der Durchmesser erreicht das Maximum infolge von

---

<sup>1)</sup> l. c. pag. 68.

Teilungen, verbunden mit geringem Wachstum der Tochterzellen.

*VI. 80 Ts.* Die dünnwandigen Zellen, die schon in IV und V kleiner wurden, bilden hier enge Gänge. Wo ihre Querwände noch sichtbar sind, haben einzelne dieser Zellen die Länge von 3—5 der dickwandigen zusammen.

*VII. 100 Ts.* Die dickwandigen Zellen enthalten nur noch Krystalle und außerdem homogenen, hellgelben Inhalt.

*VIII. 90 Ts.* Zahl und Größe der Krystalle in zusammenhängenden Zellreihen erreicht das Maximum.

*IX. 70 Ts.* (Oberstes Internodium des zweijährigen Sprosses). Das Mark ist weiter und die Dimensionen seiner Zellen sind doppelt so groß als im ersten Internodium des einjährigen Sprosses. Die Formen und Reihen derselben sind im Vergleich zum ersten Jahrestrieb auffallend unregelmäßig. Zwischen großen, meistens quergestreckten Zellen verlaufen wenige Reihen von längsgestreckten. In einzelnen Zellen und Zellreihen tritt hier zum ersten Male Stärkereaktion auf, während sich im ersten Jahrestriebe (bis im Juni!) nur Gerbstoffe nachweisen lassen.

Vom zweiten Sprosse, der äußerlich so stark war wie der erste, untersuchte ich Mitte Juni die Querschnitte von zehn diesjährigen und den zwei obersten letztjährigen Internodien.

*I. 55 Ts.* (Ca. 350 Zellen). Die runden Zellen unterscheiden sich nur nach Größe und Inhalt. Im ersten Internodium kommen in einzelnen Zellen ohne weiteren Inhalt größere oder kleinere Krystalle vor. Die Wände haben runde Tüpfel; in einzelnen Zellen zeigen sie überdies schwache, in das Lumen vorspringende Verdickungen, die mit HCl und Phloroglucin ungefärbt bleiben, während die Mittellamellen und angrenzenden Membranschichten sich röten.

*II. 55 Ts.* (Ca. 350 Zellen). Wie bei den Querschnitten lassen sich dick- und dünnwandige Zellen unterscheiden.

*III. 70 Ts.* (Ca. 500 Zellen). Die meisten Zellen enthalten Drusen oder Krystalle, die andern zeigen Gerbstoff-

reaktion. Die Größe der Zellen ist konstant, nur ihre Zahl nimmt zu.

*IV. 85 Ts.* (Ca. 600 Zellen).

*V. 100 Ts.* (Ca. 800 Zellen).

*VI. und VII. 120 Ts.* (Ca. 1000 Zellen).

*VIII. 130 Ts.* (Ca. 1200 Zellen).

Vom fünften Internodium an werden die Krystalle seltener und kleiner, die Zellwände dünner und tüpfellos. Die engen dünnwandigen Zellen sind stellenweise ganz verschwunden, ebenso die Intercellulararen.

*IX. 160 : 100 Ts.*

*X. 160 : 100 Ts.* Die Zellenzahl von 1200 ist konstant. Im 9. und 10. Internodium ist die Querschnittsform oval. Die Markzellen selber sind oft von gleicher Form.

*XI. 80 : 50 Ts.* (1. Internodium des letztjährigen Triebes). (Ca. 400 Zellen). Zellenzahl und Durchmesser sind etwas größer als im ersten Jahrestrieb, die Zellen sind rund und dickwandig wie dort, sie haben Wände mit vielen Tüpfeln und gelbbraunen, homogenen Inhalt.

*XII. 60 Ts.* (Ca. 250 Zellen). Die Zellen sind größer als in XI, aber an Zahl geringer. Ihr Inhalt ist grobkörnig und farblos, oder gelbbraun und homogen wie in XI. Krystalle fehlen.

---

Vom dritten Sproß, Tab. I, 1 wurden einige Schnitte untersucht, deren Markdurchmesser zwischen 40 und 170:120 Ts. schwanken, um das Mark junger und alter Internodien zu vergleichen. Die Durchmesser der Markzellen auf gleichem Querschnitt betragen 15—55  $\mu$  und zeigen durch die ganze Achse nur geringe Differenzen. Das Auftreten größerer Zellen im zweiten Internodium (oben XII) ist als eine Ausnahme zu betrachten.

Da die Größe der Markzellen oben und unten im ca. 11 m hohen Stamme ± konstant ist, müssen die Veränderungen im Markdurchmesser von *Fagus* auf verschiedener Anzahl derselben, also auf mit Zellteilungen verbundenem Wachstum beruhen.

Die Markdurchmesser schwanken im 1. Sproß zwischen 50 und 100 Ts., im 2. zwischen 55 und 130 Ts., in den Schnitten des ganzen Stammes, Tab. I, 1 zwischen 40 und 170 : 120 Ts. Die Differenzen derselben sind in ein- und mehrjährigen Sprossen größer als bei *Ulmus*, aber, wie dort, hauptsächlich auf verschiedene Anzahl der Markzellen zurückzuführen.

Um die Weite der ersten Markanlage festzustellen, maß ich ca. 30 erste Internodien von alten und jungen Buchensprossen und bekam folgende drei Durchmesser: 40, 50 und 55 Ts.

Die erste Anlage ist also ziemlich gleichmäßig. Schon im ersten Jahre verändert sie sich durch Zellteilungen in den verschiedenen Internodien bis auf doppelt so große Werte, die in alten Achsen wiederholt vorkommen oder noch größer werden können.

Ich betone, daß diese Anlagen vor Beendigung des Dickenwachstums gemessen wurden, und daß ich im Herbst bei Kontrollmessungen für die ersten Internodien tatsächlich Werte zwischen 50 und 70 Ts. erhielt, wie es auch in den ersten Internodien zweijähriger Triebe der Fall ist, bei denen das Dickenwachstum des Markes abgeschlossen ist. Jedenfalls wird die maximale Weite des Markes im Laufe der ersten Vegetationsperiode erreicht.

Während bei *Ulmus* verschiedene erste Internodien in Betracht kamen, deren Differenzen in einem einzelnen Jahrestriebe sich wiederholen, haben wir bei *Fagus* ± gleiche erste Internodien, die sich erst durch verschiedenes Dickenwachstum, verbunden mit Teilungen, verändern.

Die einzelnen Zellen nehmen in den oberen Internodien des ersten Sprosses von oben nach unten an Größe zu, unregelmäßigerweise auch im zweiten Internodium des zweiten Sprosses. In allen älteren und ganz alten Achsen sind die Markzellen gleich an Größe, aber an Zahl verschieden. Wenn Zellteilungen fehlen, ist auch die Zunahme des Gesamtdurchmessers selten von Belang. Die Wachstumsvorgänge sind so weit ungleichmäßig, als die dickwandigen Zellen auf Kosten

der dünnwandigen sich vergrößern, und nicht alle zunehmen, oder ungleich stark.

Was den Holzring betrifft, so sind in den jüngeren Trieben von *Fagus* die kurzen stumpfen Holzkeile durch vielzellige Markstrahlen getrennt. Auf den Längsschnitten des ersten Sprosses liegt zu beiden Seiten des Markes eine Reihe von Gefäßen, zu oberst Schraubengefäße, im 2. und 3. und vom 5. Internodium an abwärts innen Schrauben-, außen Netz- und Tüpfelgefäße, im 4. nur Netzgefäße. Die Art der Verdickungen in den Gefäßen weist auf enge Beziehungen zum Wachstum der Markzellen hin. Solange oben die Internodien und mit ihnen die Markzellen in Längsstreckung begriffen sind, werden Schraubengefäße angelegt; nach vollendetem Längenwachstum dagegen sind weiter unten und außerhalb starrere Gefäße mit Netz- und Tüpfelverdickung zulässig.

Ueber die Breite des Holzringes geben uns die Querschnitte des zweiten Sprosses folgende Aufschlüsse:

Das Holz ist unten im Verhältnis zum Mark nur wenig weiter geworden. Das Mark nimmt an der Zusammensetzung des Jahrestriebes größeren Anteil als das Holz; der Markdurchmesser verhält sich zum Holzradius wie 4:1. Beim 11 m hohen Stamme, Tab. I, 1 mißt der Ring der Holzkeile im obersten Schnitte 15 Ts., der erste Jahresring in mittlerer Höhe ist 90 Ts. breit, zu unterst im Stamme beträgt seine Dicke 40 Ts. wie der Markdurchmesser. Von oben nach unten betragen die Holzbreiten 15, 90, 40 Ts., die Markdurchmesser 65, 130:90, 40 Ts. Holz und Mark sind in der mittleren Höhe am stärksten entwickelt; die Markzellen sind am zahlreichsten, die Markstrahlen breit, die Gefäße meistens radial gestreckt und weiter als oben und unten.

Bei *Fagus* treten an den Wänden der meisten Markzellen — mit Ausnahme der untern Internodien einjähriger Triebe — Verdickungsschichten auf, die bei starker Ausbildung oft in das Zellumen vorspringen. Mit HCl und Phloroglucin färben sich die Mittellamellen der Markzellen intensiv rot. Die Rotfärbung wird in den Verdickungsschichten nach dem Lumen hin immer blasser. Mit Chlorzinkjod färben sich die Wände

in ganzer Dicke gleich gelb, aber heller als jene der Gefäße und Libriformzellen, ebenso mit Jodjodkali und verd.  $H_2SO_4$ . In conc.  $H_2SO_4$  lösen sie sich in kurzer Zeit bis auf die Mittellamellen. Nach allen Reaktionen sind sie also schwach verholzt.

Die Markzellen der zwei im Juni untersuchten Triebe enthielten außer Drusen und Krystallen von Calciumoxalat meistens Gerbstoffe, nur in den obersten Internodien der zweijährigen Sprosse kam Stärke vor. Reaktionen an ähnlichen Sprossen ergaben von November bis Februar, daß in älteren Trieben und allgemein während der Vegetationsruhe Stärke, in wachsenden Achsenorganen dagegen Gerbstoffe auftreten<sup>1)</sup>.

### *Tilia platyphyllos.*

Ich untersuchte im September einen 7 cm langen diesjährigen Sproß mit vier Internodien. — Das Mark von *Tilia* gehört nach Gris, der dasselbe zwar nicht erwähnt, zum « moelle hétérogène mêlée réticulée », wie dasjenige der Rosaceen, wo in einem Gewebe von leeren Zellen netzartig verbundene Gruppen von Inhaltszellen liegen.

*I. 45 Ts.* (Ca. 200 inhaltführende und 100 inhaltsleere Zellen). Das zentrale Mark ist großzellig, dünnwandig. Die bald seltenen, bald zahlreichen Tüpfel sind klein und rund. Das zentrale Mark wird umgeben von der 1—3 Zellen starken Markscheide, deren Zellen kleiner und tangential gestreckt sind; sie haben dicke Wände und grobkörnigen Inhalt. Diesen ähnlichen, aber runde Zellen finden wir im zentralen Mark zerstreut, selten einzeln, gewöhnlich mehrere in Reihen und Gruppen, die ein ± zusammenhängendes Netz zwischen den inhaltsleeren Zellen bilden. An vier Stellen bilden 6—12 solcher inhaltführender Zellen einen geschlossenen Ring um einen Gang, der wohl eine der von Solereder<sup>2)</sup> erwähnten „gangartig gestreckten Schleimzellen im Mark“ darstellt.

<sup>1)</sup> Cf. Berthold, l. c. p. 52 „Das Mark der Buche enthält zur Zeit der Speicherung sehr viel Stärke“.

<sup>2)</sup> Solereder, l. c. pag. 176.

**II. 50 Ts.** (Ca. 250 inhaltführende und 100 inhaltsleere Zellen). Die letzteren haben isodiametrische und unregelmäßig vielseitige Formen. Wo sich einige rosetten- oder sternförmig um einzelne inhaltführende Zellen gruppieren, sind sie radial gestreckt. Die jungen Schleimgänge haben runde Begrenzungszellen, die ältern  $\pm$  tangential gestreckte. Ihre Wände sind ziemlich dick und tüpfellos. Die Markscheide ist hier mehrere Zellen stark. Diese sind innen elliptisch, werden nach außen rund und nehmen an Größe ab. Die größten inhaltsleeren Zellen haben ca.  $45-60 \mu$  Durchmesser, die kleinsten, äußersten  $23-30 \mu$ . Die inhaltführenden Zellen messen in tangentialer Richtung  $40-60$ , in radialer  $10-15 \mu$ .

**III. 60 : 45 Ts.** (Ca. 300 inhaltführende und 100 inhaltsleere Zellen).

**IV. 75 : 50 Ts.** (Ca. 350 inhaltführende und 100 inhaltsleere Zellen. Die letzteren sind kleiner als in I; die inhaltführenden nehmen in geringem Maße an Zahl und Größe zu.

Zweiter Sproß. Im folgenden Februar untersuchte ich die Fortsetzung des beschriebenen Sprosses, der auch 7 cm lang und gleich stark ist wie der erste. Er hat fünf Internodien.

**I. 80 Ts.** Im Vergleiche mit dem einjährigen Sprosse sind die Markzellen bedeutend zahlreicher, infolgedessen ist der Durchmesser des Markes fast zwei Mal so groß. Die inhaltführenden Randzellen, 2-5 Lagen stark, sind in tangentialer Richtung 2-4 Mal so weit als in radialer. Ihr Inhalt ist farblos, feinkörnig oder gelbbraun, homogen. Zwischen den inhaltsleeren Zellen finden sich ca. 70 zerstreute Zellen, die auf dem Längsschnitte vertikale Reihen bilden, mit großen Calciumoxalatdrusen. Die Wände aller Zellen sind sehr dünn. Auf dem Längsschnitte haben die Zellen isodiametrische Formen.

**II. 90 Ts.** Die inhaltsleeren Zellen sind zahlreicher und meistens kleiner als in I. Dazwischen kommen wieder 70 Drusenzellen vor und wenige Gruppen von 3-6 inhaltführenden Zellen. Die Schleimgänge sind weiter als im einjährigen

Trieb, die Wände ihrer Grenzzellen dünn, ihr Inhalt ist auf kleine Reste beschränkt. Außer in den genannten Zellen finden sich oft mehrere Drusen in langen Zellschlüuchen.

*III. 110 : 90 Ts.* Alle Elemente des Markes erreichen ihr Größenmaximum. Die Größe der inhaltsleeren Zellen nimmt bei Tilia von außen nach innen ab, während im heterogenen Mark anderer Pflanzen innen große, außen kleine inhaltsleere Zellen vorkommen. In der zentralen Region finden sich viele einzelne Zellen und Gruppen solcher mit Calciumoxalatdrusen oder feinkörniger Stärke. Mit der Abnahme der Stärkezellen geht Hand in Hand die Zunahme der Drusenzellen, wie in den Längsschnitten aus dem 3., 4. und 5. Internodium zu sehen ist.

*IV. 90 : 70 Ts.* Die Zahl der inhaltsleeren Zellen ist kleiner als in III. Der Längsschnitt gewährt folgendes Bild: Im Maschenwerk der dünnwandigen, inhaltsleeren Zellen liegt eine Menge großer Drusen. Dazwischen verlaufen kurze Längsreihen von Zellen mit körniger Stärke.

*V. 90 : 70 Ts.* Inhaltsleere Zellen kommen nur wenige vor. Im 4. Internodium war die Anzahl der Drusen- und Stärkezellen gleich, hier sind die letzteren in geringer Anzahl vorhanden und von Drusenzellen umgeben. Die Zellwände sind stellenweise zerrissen oder verschwunden.

*VI. 60 Ts.* (Oberstes Internodium des dreijährigen Sprosses). Es wiederholt sich die Beschreibung des ersten Internodiums des zweijährigen Sprosses. Ca. 100 Zellen enthalten Drusen, ca. 50 feinkörnigen oder homogenen Inhalt.

Die Markweiten in den ersten Internodien der drei verschiedenen Jahrgänge betragen 45, 80 und 60 Ts. Sie nehmen in den untern Internodien derselben um 20 Ts. zu. Um genauer unterrichtet zu sein über die erste Anlage des Lindenmarkes, maß ich das Mark im ersten Internodium von 25 verschiedenen alten Zweigen und Aesten, und bekam — ohne Zusammenhang mit der Länge und Stärke der Sprosse — Durchmesser von 40 – 70 Ts. In ältern (untern) Internodien kamen aber Markweiten von 100 und mehr Ts. vor.

Sind diese nun so weit angelegt worden oder sind die Differenzen durch nachträgliches Wachstum bedingt?

Ich schließe wie im vorigen Falle: Wenn die Differenzen der Markdurchmesser, die man in alten Sprossen antrifft, nicht zu weit abweichen von jenen, die in den Internodien einjähriger Triebe beobachtet werden, dürfen wir diese Differenzen durch verschiedene Anlage oder durch verschiedene Entwicklung des Markes während der ersten Vegetationsperiode erklären. Nun betragen die Markweiten in verschiedenen ersten Internodien einjähriger Triebe 40—70 Ts., in unteren Internodien derselben bis 60, resp. 100 Ts. und mehr. Die verschiedene Weite des Markes hat also ihren Grund in verschiedener Anlage, bzw. verschiedener Entwicklung im ersten Jahre, und ist durch verschiedene Zellenzahl bedingt, womit natürlich ein  $\pm$  weitgehendes Wachstum der Tochterzellen verbunden ist. Im zuerst besprochenen Sproß teilten sich fast ausschließlich die dickwandigen, inhaltführenden Zellen, im zweiten und andern Sprossen die dünnwandigen, zentralen, inhaltsleeren. Die letzteren sind im ersten Sproß in allen Internodien an Zahl konstant, werden nach oben successive größer. Im zweiten Sproß teilen sich einige Gruppen derselben. Die Tochterzellen erreichen aber nicht die Größe der Mutterzellen.

In den im Juni untersuchten Sprossen sind die Markzellen klein und dünnwandig. Alle sind mit undeutlichem,  $\pm$  homogenem Inhalt versehen und unterscheiden sich nur in den Formen, wie sie pag. 34, I beschrieben sind. Nach unten verschwindet der Inhalt in den zentralen Zellen ganz, in den peripheren wird er feinkörnig. Feste Reservestoffe fehlen während der Wachstumsperiode, treten aber im Februar und September in grobkörniger Form in Masse auf, und zwar Stärke reichlicher als Gerbstoffe, besonders oben und unten in den Trieben. In älteren Sprossen werden diese Speicherstoffe durch Calciumoxalatdrusen ersetzt, die an gleicher Stelle und in ähnlicher Anzahl vorkommen wie oben die inhaltführenden Zellen.

Die Markzellenwände junger Sprosse ergaben im Sommer

und Winter verschiedene Beschaffenheit: Die Mittellamellen der inhaltführenden Zellen der obersten Internodien färben sich im Winter mit Jodjodkalium und verd.  $H_2SO_4$  gelbbraun, die Verdickungsschichten blaßblau bis violett, im Sommer werden die Wände der genannten Zellen in ihrer ganzen Dicke ohne Unterschied dunkelblau, die der inhaltsleeren Zellen aber gelb gefärbt. Die aus Cellulose bestehenden Verdickungsschichten scheinen Reservestoffe zu sein, da sie in alten Sprossen aufgelöst werden, während sie in jungen allen Zellen gemeinsam sind. — Mit HCl und Phloroglucin tritt erst bei älteren Sprossen leichte Rotfärbung der meisten Zellwände auf.

### ***Acer campestre.***

Die Sprosse der *Acer*-Arten zeichnen sich durch starke Streckung der selten zahlreichen Internodien aus. Ich untersuchte im Mai einen diesjährigen Trieb mit vier Internodien. Das Mark hat homogene, wabige Struktur.

*I. 55 Ts.* Die Markzellen sind rund, sechs- oder vielseitig und nehmen nach außen an Größe ab. Die größten haben  $60 \mu$  Durchmesser. Ihre Wände sind in Anbetracht der relativen Weite der Zellen und im Vergleiche mit denen von *Fagus* dünn. Alle Zellen enthalten (meistens) in ihrer Mitte einen Klumpen, in dem hie und da körnige Bestandteile zu erkennen sind.

*II. 80:70 Ts.* Die Zellen sind im Allgemeinen größer als in I, am Rande 7—25, im Innern 60—75  $\mu$  weit. Der Inhalt ist in vielen verschwunden, nur am Rande nimmt er in den meisten das ganze Lumen ein. Zwischen Mark und Rinde treten die ersten Gefäße auf.

*III.* Dieses längste Internodium wurde oben und unten, ca. 1 cm vom Knoten entfernt, untersucht.

*Spitze 110:95 Ts.* Die größten zentralen Zellen sind bis  $90 \mu$  weit. Der Inhalt ist in den meisten Zellen verschwunden. Schon in der untern Hälfte des zweiten Internodiums sind die Radialwände der zweitäußersten Zellreihe

sehr dünn und S-förmig gebogen. Die oben noch rundlichen Zellen sind radial gestreckt.

*Basis 90 Ts.* Die genannten Zellen sind in radialer Richtung zwei Mal so weit als in tangentialem, ihre Wände sind hier gerade gestreckt. Die Zunahme des Markdurchmessers gegenüber II ist zum Teil den radialen Dehnungen einer peripheren Zellschicht zuzuschreiben, auch die zentralen Zellen sind hier zum Teil bedeutend größer, während ihre Anzahl etwas kleiner ist. Weiter nach unten zeigen 2 bis 3 weitere Zelllagen die Anfänge radialer Streckung.

*IV. Spitze 130 : 100 Ts.* Die Wände aller Markzellen sind straff und gleich dünn. Am Rande (außerhalb der gestreckten) liegt ein Ring kleiner Zellen mit körnigem, grünlichem Inhalt.

*Basis 90 Ts.* Die Streckung der 2 bis 3 äußersten Zellschichten ist hier am stärksten, einzelne Zellen sind vier Mal so lang als breit. Die Durchmesser der innern runden oder sechsseitigen Zellen liegen zwischen 45 und 105  $\mu$ . Der Gesamtdurchmesser des Markes ist im dritten und vierten Internodium dadurch weiter geworden, daß nicht nur ein Ring peripherer Zellen, sondern auch viele zentrale Zellen sich vergrößern. Außerdem sind in den obren Partieen der Internodien mehrere Zellen durch Teilungen und Wachstum an der Markzunahme beteiligt. Im Innern ist dieselbe mehr allseitig gleichmäßig, am Rande des Markes mehr radial gerichtet.

Von einem zweiten Sproß mit nur drei Internodien untersuchte ich die Längsschnitte.

*I. 90 Ts.* Die Zellen haben wie auf dem Querschnitte isodiametrische Form, nur die äußersten sind oft langgestreckt, bis 15  $\mu$  breit, bis 75  $\mu$  lang. Mehr nach innen sind sie quadratisch; eine Seite mißt 30—45  $\mu$ .

*II. 110 Ts.* Die zentralen Zellen nehmen an Größe zu.

*III. 150 : 120 Ts.* Die meisten Zellen sind mehr in die Breite als in die Höhe gedehnt, die kleineren peripheren allein sind gleichseitig oder vertikal gedehnt.

Bei diesen zwei Sprossen ist zu berücksichtigen, daß sie

sich mitten im Wachstum befanden, also keine ausgebildeten Formen darstellen. Die Markweiten in diesen wenigen Internodien zweier kurzer Sprosse betragen im Mai 55 bis 150:120 Ts., die an ausgewachsenen Exemplaren (Tab. I, 3; II, 7 und 8) gemessenen Differenzen liegen zwischen 60 und 140 Ts. Ferner maß ich im November noch eine Anzahl erster Internodien, fand aber, daß die Markdurchmesser im Vergleiche zu früheren Messungen keine oder nur eine unbedeutende Zunahme erfahren. Schließlich fand ich in alten Sproßstücken Markweiten von 100—160 Ts.

Diese Angaben berechtigen zum Schluß, daß das Mark von *Acer campestre* zu verschiedenen Zeiten verschieden weit angelegt wird. Zentrales und peripheres Mark verhalten sich verschieden: Proportional mit der Erstarkung der Internodien von oben nach unten vergrößern sich die zentralen Zellen allseitig, die peripheren dehnen sich in radialer Richtung. Die Anzahl der Zellen ist oben größer. Die Teilungen in denselben hören nach unten auf, dafür nimmt das Wachstum zu.

Inhalt und Wandbeschaffenheit der Markzellen werden bei *Acer pseudoplatanus* besprochen, der sich in dieser Beziehung wie *Acer campestre* verhält.

### *Acer pseudoplatanus.*

Das Mark von *Acer pseudoplatanus* darf als heterogen bezeichnet werden gegenüber dem homogenen von *Acer campestre*. Das Mark kann also innerhalb nahe verwandter Arten verschieden sein und zu einem besonderen Merkmal derselben werden<sup>1)</sup>.

Ich untersuchte Ende Mai einen Sproß mit fünf Internodien.

*I. 70 Ts.* Im ersten Internodium ist das Mark sechseitig, in den untern rund. Die Zellen sind unregelmäßig polyédrisch, im Innern bis  $60 \mu$ , an der Peripherie oft unter

---

<sup>1)</sup> Gris, l. c. pag. 76. „La moelle peut servir à caractériser des familles et des genres naturels etc.“

15  $\mu$  weit. Zwischen dünnwandigen, inhaltsleeren Zellen finden sich ca. 30 kleinere mit dickeren Wänden. Die Querwände besitzen kleine runde, die Längswände oft weite, gestreckte Tüpfel.

*II. 80 Ts.* Die Zellen sind bedeutend zahlreicher, aber kleiner als in I. Einige der (80) inhaltführenden Zellen sind entleert und lassen die Tüpfel der Querwände sehen. Die inhaltführenden Zellen stellen auf Längsschnitten lange Gänge mit hellbraunem Inhalte dar, der auf Gerbstoffe reagiert.

*III. 90 Ts.* Die inhaltsleeren Zellen sind größer als in II, die wenigen Inhaltszellen sind alle entleert.

*IV. 95 Ts.* Die inhaltsleeren Zellen sind noch größer als in III, aber an Zahl geringer. Ein großer Teil der peripheren Zellen ist deutlich radial gestreckt.

*V. 120 Ts.* Die inhaltsleeren, dünnwandigen Zellen der zentralen Partie sind nicht oder nur wenig größer als in I, 40—70  $\mu$  weit. Die 2—3 äußersten Kreise bestehen aus stark radial gestreckten Zellen, die 15—45  $\mu$  breit und 60—180  $\mu$  lang sind. 2—3 derselben treffen nach innen oft auf eine dickwandige Zelle mit Inhalt oder auf eine Gruppe von solchen. Außen grenzen sie an ähnliche, aber leere Zellen, welche einen zusammenhängenden, dem Holze anliegenden Ring bilden. Auf dem Längsschnitte erscheinen die zentralen inhaltführenden Zellen als 30—45  $\mu$  weite, 90—200  $\mu$  lange Schläuche, die sich von den dünnwandigen kurzen inhaltsleeren Zellen auch durch die dicken feingetüpfelten Wände und den braunen Inhalt unterscheiden.

Das Mark von *Acer pseudoplatanus* ist im Vergleiche zu andern Bäumen recht weit. In den ersten Internodien von sieben Sprossen fand ich 70—170 Ts. weites Mark; in der Mitte der Sprosse war es bis 270 Ts. weit. Ferner maß ich ca. ein Dutzend Ahornsprosse aus einem Stockausschlage und ebensoviele aus der Krone. Bei den erstenen betrug die Markweite im ersten Internodium ca. 140, bei den letzteren ca. 160 Ts. Dieselbe nimmt nach der Mitte der Sprosse hin zu. Die Länge der Sprosse aus der Krone betrug ca. 20 cm, jener aus dem Stockausschlag 40—60 cm. In einem  $2\frac{1}{2}$  m hohen Ahorn-

stämmchen, das unten sechs Jahrringe enthielt, maß ich folgende Markweiten:

Entfernung v. d. Spitze	Markweite	Jahrgang
50 cm	320 : 290 Ts.	2.
75 „	300 : 270 „	2.
100 „	165 „	3.
125 „	200 „	3.
150 „	200 „	3.
180 „	300 : 250 „	4.
200 „	150 „	4.
230 „	220 „	5.
260 „	220 „	6.

Auch bei *Acer pseudoplatanus* ist das Mark zweifelsohne im ersten Jahre in seiner definitiven Weite angelegt worden. Dafür spricht einmal der Umstand, daß in den gemessenen einjährigen Sprossen die Markweite bis 270 Ts. beträgt, und ferner folgt es aus der Tatsache, daß am Ende des ersten Jahres ein geschlossener Holzzylinder vorhanden ist.

Bevor ich die Beteiligung der Zellen an den Veränderungen des Gesamtdurchmessers beschreibe, ist ein Wort über die verschiedenen Zellen vorauszuschicken. Inhaltführende, dickwandige Zellen sind einzeln oder in kleinen Gruppen über den Querschnitt zerstreut. Bei den inhaltsleeren, dünnwandigen Zellen unterscheiden sich die zentralen und peripheren im Wachstum.

In der Knospe haben alle Zellen unregelmäßige Formen. Ihre Wände haben zahlreiche Tüpfel, zwischen denen starke Verdickungen ungleich weit in's Lumen vorspringen. Wände und Verdickungen bestehen aus Cellulose. Unterhalb der Knospe runden sich einzelne Zellen ab, ihr Inhalt wird dichter und körnig, ihre Wände werden gleichmäßig dick. Die andern Zellen sind größer und ihre Wände dünner; diese letzteren Zellen gruppieren sich gewöhnlich um Zellen mit dichtem Inhalt, sind von diesen aus radial gestreckt und enthalten dünne Zwischenwände. Ihr Inhalt ist feinkörnige Stärke, selten Gerbstoffe.

Die zentralen, inhaltsleeren Zellen vergrößern den Markdurchmesser in den oberen Internodien durch Teilungen, in den untern durch Wachstum der vorhandenen Zellen. Die peripheren erfahren gewöhnlich erst in den untern Internodien radiale Dehnungen und zwar in einem oder in wenigen Zellkreisen, die dem Holze nicht anliegen. In einem andern Sprosse bemerkte ich auch in den untersten Internodien noch Teilungen, dann waren aber die Radialdehnungen unbedeutend.

In chemischer Hinsicht unterscheiden sich die Zellen in folgender Weise: Mit Jodjodkali und verd.  $H_2SO_4$  färben sich einzig die dicken Wände dunkelbraun; in conc.  $H_2SO_4$  lösen sie sich langsamer als die dünnen Wände, besonders in den oberen und untern Internodien der Jahrestriebe. In älteren Sprossen werden alle Wände relativ widerstandsfähiger; die Mittellamellen bleiben gewöhnlich ungelöst. Mit HCl und Phloroglucin werden nur die verdickten Wände gleichmäßig intensiv rot gefärbt.

Zur Zeit der Vegetationsruhe ist der Inhalt der Markzellen grobkörnige Stärke, sowohl in den dickwandigen Zellen als auch in einigen dünnwandigen, die zwischen den andern liegen. Während des Wachstums treten — aber nur in den dickwandigen Zellen — neben der Stärke Gerbstoffe auf, deren homogene Masse mit  $K_2Cr_2O_7$  sich rotbraun färbt.

### **Rubus fruticosus.**

Nach Gris gehört das Mark von Rubus zum « moelle hétérogène mélée proprement dite ». Zwischen großen inhaltsleeren Zellen liegen kleinere, mit Inhalt versehene, und zwar meistens einzeln, nicht netzförmig zusammenhängend, wie bei andern Rosaceen<sup>1)</sup>. Ich untersuchte Ende Juni zwei ca. 25 cm lange Triebe, vom einen Quer- und Längsschnitte, vom zweiten nur Querschnitte.

---

<sup>1)</sup> Cf. Solereder, l. c. p. 350.

*I. 100 : 70 Ts.* Auf dem medianen Längsschnitte sind die Zellen in ca. 45 Vertikalreihen angeordnet. Wenige Zellen bilden Quadrate mit  $20-25 \mu$  Seitenlänge, die meisten sind bis  $40 \mu$  breit,  $15-30 \mu$  hoch und durch dünne Horizontalwände halbiert. Ein Teil der Zellen hat dickere Wände und dichteren Inhalt; dieselben bilden verschieden lange Reihen.

*II. 110 : 80 Ts.* Die inhaltführenden Zellen sind zahlreicher als in I und hängen oft auch in Querreihen zusammen. Die einen haben sich quer, die andern längs gestreckt; ihre Breite beträgt  $30-45 \mu$ , ihre Höhe  $15-45 \mu$ .

*III. 110 : 100 Ts.* Dem Aussehen nach lassen sich drei Arten von Zellen unterscheiden: 1. Dünnwandige, inhaltsleere,  $15-30 \mu$  hoch,  $60 \mu$  breit; 2. Enge, ± quadratische mit dicken Wänden und homogenem hellem Inhalt; 3. Solche von der ersten Form mit dicken Wänden und dunklem feinkörnigem Inhalt. Die Zellen der 1. und 2. Art bilden Längsreihen, die von solchen der 3. Art unterbrochen sind.

*IV. 160 : 130 Ts.* Der Querschnitt hat folgendes Aussehen: Zwischen großen, vielseitigen, inhaltsleeren Zellen liegen kleinere,  $15-30 \mu$  weite, rundliche mit hellem Inhalt und einer oder mehreren Krystalldrusen.

Auf dem Längsschnitte sind die inhaltsleeren Zellen meistens breiter als hoch. Die Dimensionen von Breite und Höhe verhalten sich wie  $45 : 30$ ,  $90 : 40$ , bis  $110 : 60 \mu$ . Die kleinen Drusenzellen sind durch andere breitgestreckte Zellen mit einander verbunden, die dunkeln, körnigen Inhalt und hie und da auch Drusen einschließen. Ich nenne dieselben „Verbindungszellen“. Sie verlaufen wie die andern inhaltführenden Zellen in Quer- und Längsreihen zwischen den großen inhaltsleeren Zellen.

*V. 200 : 180 Ts.* Die dünnen Wände der inhaltsleeren Zellen sind oft gebogen, zerrissen. Diese stehen (auf Querschnitten!) strahlenartig um kleine Gruppen kleiner Zellen und Verbindungszellen, welche schenkelknochenartige Formen, dickere Wände, hellen Inhalt und oft Drusen haben. Die inhaltsleeren Zellen sind größer als oben; auf Längsschnitten

stellen sie weite Kammern dar, zwischen denen als schmale Gänge die inhaltführenden Zellen verlaufen.

**VI. 260 Ts.** Die inhaltsleeren Zellen sind größer als in V und enthalten stellenweise undeutliche Inhaltsreste.

**VII. 300 ; 260 Ts.** Die inhaltführenden Zellen sind oft so schmal, daß sich ihre vertikalen Wände fast berühren; ihr Inhalt ist oft ein dichter Klumpen. Alle peripheren Zellen sind stark radial gedehnt, und die zentralen rund oder vielseitig.

**VIII. 260 : 240 Ts.** Auf Querschnitten sind die inhaltsleeren Zellen enger, auf Längsschnitten vertikal verlängert. Ihre Wände sind von VI an straff.

**IX. 240 : 200 Ts.** Die runden inhaltführenden Zellen sind so zahlreich, daß sie ein fast zusammenhängendes Netz bilden. Ihre Wände sind reich an Tüpfeln. Der Inhalt besteht aus grobkörnigen Gerbstoffen, in den obren Internodien dagegen aus Stärke. Die peripheren Zellen sind in IX ganz, die zentralen zum Teil gefüllt. Die Dicke der Wände und die Anzahl der Tüpfel nimmt nach der Peripherie hin zu. Im 8. und 9. Internodium tritt eine Markscheide auf, ein 2 bis 4 Zellen starker Ring von rundlichen oder tangential gestreckten Zellen mit dicken Wänden und Inhalt.

Vom zweiten Sproß untersuchte ich nur Querschnitte und zählte die Zellen in der Mitte seiner neun Internodien.

**I. 45 : 30 Ts.** (Ca. 120 Zellen). Einzelne im Mark zerstreute, am Rande in Gruppen vereinigte Zellen fallen auf durch runde Formen und dichten gelben Inhalt. Die andern sind vielseitig, oft radial gestreckt, besonders da, wo sie sich sternförmig um einzelne inhaltführende Zellen gruppieren. Diese vielseitigen Zellen haben keinen sichtbaren Inhalt. Ihre Weiten betragen 20—45  $\mu$ , die der inhaltführenden Zellen 30—65  $\mu$ .

**II. 65 Ts.** (Ca. 400 Zellen). Die Zellen sind viel zahlreicher, aber auch viel kleiner als oben. Ihre Wände sind dünn und tüpfellos. Nach ihrem Aussehen gibt es wieder drei

Arten: a) Inhaltsleere; b) solche mit hellem homogenem und c) solche mit dunklem, feinkörnigem Inhalt.

*III. 90 Ts.* (Ca. 500 Zellen). Zwischen vielseitigen inhaltsleeren Zellen liegen kleinere runde mit undeutlichem Inhalt.

*IV. 140 Ts.* (Ca. 200 inhaltsführende und 300 inhaltsleere Zellen). Die Zellen unterscheiden sich in der Dicke der Wände wie in V, pag. 44. Die inhaltsleeren Zellen nehmen vom 4. bis 7. Internodium an Größe, im 6. auch an Zahl zu. Die im 3. Internodium beobachteten Drusen sind hier größer und zahlreicher und kommen auch in Verbindungszellen vor.

*V. 170 : 150 Ts.* (Anzahl wie in IV). Die inhaltsleeren Zellen runden sich ab. Die andern enthalten statt der Drusen feine Körner, die nach unten größer und zahlreicher werden.

*VI. 160 Ts.* (Ca. 250 inhaltsführende und 350 inhaltsleere Zellen). Der Inhalt ist dichter. Die letzteren Zellen sind oft zusammengedrückt.

*VII. 150 Ts.* (Ca. 600 Zellen, je zur Hälfte leer oder mit grobkörnigem Inhalt versehen). Die Wände aller Zellen haben viele feine Tüpfel.

*VIII. 140:130 Ts.* (Ca. 700 Zellen). Die inhaltsführenden Zellen zählen 100 mehr als oben und stehen in Reihen und Gruppen. Die inhaltsleeren Zellen sind kleiner als oben, weshalb der Gesamtdurchmesser um 10 Ts. abgenommen hat.

*IX. 130 Ts.* Das Mark bietet einen vom vorhin beschriebenen (pag. 44, V.) verschiedenen Anblick: Alle Zellen sind unregelmäßig polyédrisch, sie haben gleichmäßig verdickte Wände mit zahlreichen Tüpfeln. Die auf einander treffenden Tüpfel auf beiden Seiten einer Zellwand sind um 90° gedreht, erscheinen also gekreuzt. Der Inhalt ist in allen Zellen grobkörnig und nimmt das ganze Lumen ein. Bei einem Sproß erhielt ich im untersten Internodium in den meisten Zellen Stärkereaktion, bei einem zweiten trat sie in einer großen Anzahl derselben auf, ein dritter dagegen reagierte nur auf Gerbstoffe, wie ich es z. B. im neunten Internodium des ersten Sprosses beobachtete.

Um zu ermitteln, wie das Mark in einem der langen

Internodien sich verändert, untersuchte ich es in Spitze, Mitte und Basis zweier Internodien.

*Drittes Internodium. Spitze 85 Ts.* Die meisten Zellen sind klein und rund, besitzen homogenen Inhalt oder Drusen. Zwischen denselben liegen größere inhaltsleere Zellen mit dünnen Wänden und unregelmäßiger Form.

*Mitte 90 Ts.* Die infaltführenden Zellen sind zahlreicher und kleiner, die inhaltsleeren größer.

*Basis 110 Ts.* Die inhaltsleeren Zellen gewinnen an Größe und runden sich ab.

Die Entwicklung dieses Internodiums erfolgt in der Mitte durch Teilungen der infaltführenden, unten vorwiegend durch Wachstum der leeren Zellen.

*Siebentes Internodium. Spitze 160 Ts.*

*Mitte 150 Ts.* (Cf. VII, 2. Sproß, pag. 46.)

*Basis 150 Ts.*

Dieses Internodium verhält sich ziemlich konstant. Die inhaltsleeren Zellen sind oben wenig größer. Ihre runden Formen werden nach unten in einander eingekleilt und zusammengepreßt. Daß das 7. Internodium weiteres und konstanteres Mark besitzt als das 3., spricht dafür, daß die Ausbildung eines Sprosses von unten nach oben vor sich geht.

Zwei gleich lange, noch im Wachstum begriffene Jahressprosse haben in den ersten Internodien die verschiedenen Markweiten 100 : 70 und 45 : 30 Ts. In andern verschiedenen langen Ausläufern nehmen dieselben mit der Länge der Sprosse von 50—180 Ts. zu (cf. pag. 47!), diejenigen an der Basis von 160—270 Ts. In einem älteren ca. 4 m hohen Sproß liegen die beobachteten Markweiten zwischen 200 und 450 Ts. Ebenso verschieden wie die erste Anlage des Markes in gleich alten Internodien ist auch die Entwicklung desselben im ganzen Jahrestriebe. Ein Vergleich der zwei erstgenannten Sprosse ergibt, daß das Mark während eines Jahres den 3- bis 4fachen Durchmesser der Anlage erreichen kann. Weil aber diese Sprosse im Juni geschnitten wurden, hätte das Mark noch höhere Werte erreichen können.

Die Veränderungen des verschieden weit angelegten Markes erfolgen auf verschiedene Weise: In den oberen Internodien finden lebhafte, meist mehrmalige Teilungen der meisten Markzellen statt. Es können auch unten noch Teilungen auftreten, und wenn dann die Tochterzellen der Größe der Mutterzellen  $\pm$  nahekommen, so läßt sich die Markweite von 350—450 Ts. erklären. In meinem Untersuchungsmaterial war nämlich das Wachstum der Tochterzellen noch zu gering, um den Gesamtdurchmesser des Markes zu verändern. In den untern Internodien nehmen die inhaltsleeren Zellen, selten die inhaltsführenden, an Größe zu. Das Mark in ältern Sproßstücken unterscheidet sich dadurch von demjenigen in jungen, daß Zahl und Größe der Zellen im Allgemeinen zugenommen hat.

Die inhaltsführenden Zellen sind gewöhnlich an Größe konstant und ihre Teilungen bedingen keine große Erweiterung des Markes, weil die Tochterzellen kaum mehr Raum einnehmen, als die Mutterzelle besaß, und wenn nötig denselben auf Kosten der inhaltsleeren Zellen finden. Diese letzteren vergrößern sich im zentralen Mark allseitig, an der Peripherie gewöhnlich in radialer Richtung. Die verschiedenen Markpartieen beteiligen sich ungleichmäßig an den Veränderungen des Markzylinders, die wir stets als Resultate des erstjährigen Längen- und Dickenwachstums betrachten müssen.

Das Mark von *Rubus* nimmt in jungen und alten Sproßteilen das größte Volumen der Querschnitte ein. Es ist nach meinen Beobachtungen nicht nur stärker, sondern auch früher entwickelt als das Holz. In einigen Sprossen fand ich oben zwischen Rinde und Mark nur zarte kleine Zellen ohne Gefäße, in einigen andern wenige enge Schraubengefäße. Nach der Mitte der Sprosse hin vermehren sich die Reihen der Gefäße von innen nach außen, zur tangentialen Berührung derselben kommt es aber erst in einem der untersten Internodien. Später schließt sich der Gefäßbündelring auch nach oben und von da an nimmt der Holzzylinder an Zahl, Größe und Festigkeit seiner Zellen zu, wobei aber dem

Holzparenchym kein wesentlicher Anteil an der Holzbildung zukommt<sup>1)</sup>.

Der Inhalt der Markzellen kann zu gleicher Zeit in verschiedenen analogen Sproßstücken verschieden sein<sup>2)</sup>. Im Mai und Oktober fand ich in den oberen Internodien junger wachsender Sprosse übereinstimmend Gerbstoffe, in verschiedenen untern Internodien dagegen Stärke. Dick- und dünnwandige Zellen haben schwach verholzte Wände; die Holzreaktion wird erst in den untern Internodien und allgemein in mehrjährigen Trieben deutlich.

### **Sambucus nigra.**

Nach Gris<sup>3)</sup> begegnen wir bei *Sambucus* dem « cas tout à fait exceptionnel », daß das ganze Mark tot ist. Er gibt weder Zeit noch Herkunft der Präparate an, jedenfalls aber stammen sie aus älteren Trieben. — Ich fand im Oktober im obersten Internodium des unten besprochenen Sprosses in allen Zellen Inhalt, der schon im zweiten Internodium verschwindet, zuerst innen, weiter nach unten auch außen. Vom dritten Internodium an bleibt das Mark leer, nicht nur in diesem, sondern auch in allen andern im Herbst untersuchten Sproßstücken.

Der ca. 3 m hohe kräftige Jahrestrieb ist seitlich an einem alten Stocke entsprungen und zählt 16 Internodien, deren Länge und Markweite folgende Tabelle enthält. Die römischen Ziffern bezeichnen die Internodien von oben nach unten:

---

<sup>1)</sup> Solereder, l. c. pag. 342.

<sup>2)</sup> Cf. IX. pag. 46, unten;

<sup>3)</sup> Gris, l. c. pag. 48, Anmerkung.

Länge der Internodien:		Markweite		
		Spitze	Mitte	Basis
I.	2 cm	110 Ts.	—	120 Ts.
II.	8 »	230 : 180 »	280 : 190 Ts.	300 : 220 »
III.	13 »	350 »	380 »	380 »
IV.	15 »	420 »	420 »	420 »
V.	17 »	500 »	480 »	480 »
VI.	19 »	550 »	570 »	570 »
VII.	17 »	570 »	570 »	570 »
VIII.	20 »	600 »	600 »	600 »
IX.	27 »	—	600 »	—
X.	27 »	—	660 »	—
XI.	25 »	600 »	650 »	720 »
XII.	29 »	680 »	530 »	560 »
XIII.	22 »	700 »	640 »	680 »
XIV.	20 »	730 »	710 »	800 : 580 »
XV.	18 »	700 »	800 »	880 »
XVI.	16 »	—	880 »	—

Die Markdurchmesser in der Mitte der Internodien dieses Jahrestriebes nehmen nach unten im fast gleichen Verhältnis zu wie im zweijährigen Sproß, Tab. II, 12.

Erstes Internodium. Oben 110, unten 120 Ts. Markweite. Das Mark besteht aus runden, dünnwandigen Zellen mit hellem Inhalt, der das Lumen nicht ganz ausfüllt und einen dunkleren, hie und da lichtbrechenden Körper enthält. Auf Längsschnitten haben die Zellen gewöhnlich quadratische Formen und bilden regelmäßige Reihen. Die Zellen haben auf dem ganzen Querschnitte  $\pm$  konstante Weite ( $40-60 \mu$ ) und gleichmäßiges Aussehen. Nach der Peripherie hin werden einzelne kleiner, ebenso im Innern des Markes. Es kommen 12 Gefäßgruppen vor, die vom dünnen Holzring in's periphere Mark vorspringen.

An der Basis des Internodiums sind die Markzellen größer als an der Spitze, obwohl beide Schnitte im 2 cm langen Internodium kaum ca. 15 mm von einander abstehen.

II. *Spitze* 230 : 180 Ts. Der Inhalt der peripheren Zellen, die meistens kleiner sind als die innern, ist zusammengeballt. Er erscheint in den letzteren oft nur wie der Kern einer jungen Zelle.

*Mitte* 280 : 190 Ts. Die Zellen sind größer als oben, ihre Wände dünner, im Innern des Markes teilweise verschwunden.

*Basis* 300 : 220 Ts. Die zentralen Zellen führen nur noch Spuren von Inhalt, in den peripheren ist er körnig. Die Weite der Zellen beträgt 75—120  $\mu$ . Ihre dünnen Wände haben wenige Tüpfel.

III. 380 Ts. Das Mark ist 3—4 Mal weiter als in I. Die Zellen waren dort quadratisch (22—40  $\mu$ ), hier sind sie auf Längsschnitten bis 90  $\mu$  hoch, bis 150  $\mu$  breit. An der Peripherie haben sie sich allseitig vergrößert (45—75  $\mu^2$ ) oder in die Länge gestreckt (90—180  $\mu$  hoch). Die starke Volumenzunahme der Zellen nach unten ist aus den Querschnitten ebenso gut zu ersehen.

Die Wände sind hier straff und mit ziemlich weiten Tüpfeln versehen. Die Gefäße, die in's Mark vorspringende Gruppen bilden, sind zahlreicher und größer als in I. Ihnen gegenüber oder in ihrer Nähe zeichnen sich unter den peripheren Markzellen einige durch gelbbraune Wände mit starken Verdickungen aus; sie sind rund oder elliptisch, 60—90  $\mu$  weit und werden nach unten noch größer. Auf Längsschnitten sind es lange, selten von Querwänden durchsetzte Röhren, von denen oft 2—3 neben einander verlaufen, wahrscheinlich die von Solereder<sup>1)</sup> erwähnten „mit braunem, gerbstoffhaltigem Inhalte erfüllten“ Sekretschlüche in der Markperipherie.

IV. 420 Ts. Alle Zellen der zentralen Partie sind weiter als 120  $\mu$ ; die der peripheren sind ganz oder zum Teil mit braunem, feinkörnigem Inhalt versehen. Auf dem Längsschnitte sind die Zellen bis 110  $\mu$  hoch, bis 210  $\mu$  breit und bilden meistens regelmäßige Vertikalreihen. Weiter unten im Internodium nehmen sie an Höhe zu, auf dem Querschnitte werden sie außerdem etwas weiter.

---

<sup>1)</sup> I. c. pag. 496 und 500.

Im 5. und 6. Internodium lässt sich gleichfalls eine bedeutende Volumzunahme der Markzellen konstatieren. Auch die Gruppen der Tüpfel- und Schraubengefäße nehmen an Zahl und Weite ihrer Elemente zu. Weiter unten erfahren auch die Sekretschlüche eine Vergrößerung und differenzieren sich immer mehr. Im 13. Internodium z. B. haben sie folgendes Aussehen:

Im großzelligen Gewebe der Markperipherie liegen um 1 (oder 2) der erwähnten braunen Sekretzellen 10—20 (wenn 2 vorkommen, 20—30) kleinere Zellen, die meistens vierseitig, radial gestreckt und außen tangential erweitert sind, also gleichschenklige Trapeze darstellen, deren größere Grundlinie außen liegt. Die Wände derselben sind dünn und tüpfellos. Sie kommen schon im 5. Internodium vor, ihre Zahl ist dort aber klein, weil die zentrale Gerbstoffzelle selber klein ist.

Solche Gänge treten im 13. Internodium auch im zentralen Marke auf, wo sie mit bloßem Auge als braune Punkte sichtbar sind. Bei 730facher Vergrößerung sehen wir eine ca.  $230\ \mu$  weite Höhlung mit goldbraunem Inhalt, in dem sich große und kleine Kugelchen durch stärkere Lichtbrechung auszeichnen. Diese Höhlung umgeben ca. 20 kleinere (30—60  $\mu$  weite) Zellen von unregelmäßiger Form. Außerhalb dieser folgen die schon beschriebenen trapezförmigen Zellen, die vom Zentrum des ganzen Ganges aus in Reihen in's großzellige Mark ausgehen.

Im 15. Internodium hat ein Sekretschnlauch auf dem Querschnitt die Form eines ca.  $230\ \mu$  langen und  $30\ \mu$  breiten Spaltes, der von mehreren radialen Reihen gestreckter Zellen umgeben wird. Die anderen Schlüche sind in der Regel kreisförmig und hie und da inhaltsleer.

Auf dem Längsschnitte sind die Gänge oder Schlüche selten von Querwänden unterbrochen, und umgeben von ca.  $15\ \mu$  weiten und  $120—180\ \mu$  langen Zellen, die nach den oberen Internodien hin verschwinden, bis die Gänge selber enger werden und aufhören.

Die achtfache Vergrößerung des Markdurchmessers im Verlaufe der 16 Internodien erfolgt durch starkes allseitiges

Wachstum der zuerst kleinen, sich später teilenden Zellen. Man darf im Allgemeinen von *Sambucus* sagen, daß alle Zellen durch gleichmäßiges Wachstum die Volumzunahme des Markes bedingen. Ausgenommen sind die wenigen Sekretschlüche und die sie umgebenden Zellen.

Das Mark von *Sambucus* gehört zum weitesten, das man bei unsren Sträuchern findet. In alten Stöcken beträgt sein Durchmesser gewöhnlich mehr als 1 cm. In den ersten Internodien der Gipfelsprosse ist es nur ca. 150—300  $\mu$  weit, erreicht aber schon im ersten Jahre 1300 und mehr  $\mu$ . (Cf. pag. 17 und Tab. II, 11 und 12). Anderseits kann der Markdurchmesser an der Basis eines ca. 4 m hohen Bäumchens nur ca.  $1/2$  cm betragen, Tab. I, 2.

Aus Vergleichen der Markweite in ein- und mehrjährigen Sprossen sehen wir, daß die Werte, die wir im ersten Jahre antreffen, in den späteren Jahren sich wiederholen oder nur unbedeutend übertroffen werden. Das Mark wird also verschieden weit angelegt. Eine nachträgliche Veränderung ursprünglicher Weite ist auch deshalb ausgeschlossen, weil schon in den obersten Internodien geschlossene Holzringe vorhanden sind, deren Elemente oben eng sind, nach unten weiter werden und so durch  $\pm$  starke Volumzunahme mit derjenigen der Markzellen Hand in Hand gehen. Dabei findet aber wie beim Marke auch eine entsprechende Zellvermehrung statt. — Früh im Sommer macht sich der geschlossene Cambiumring in den obersten Internodien durch seine holzbildende Tätigkeit bemerkbar, die nach unten lebhafter wird. Der Holzzyylinder besteht aus dickwandigem Libriform und ziemlich weiten Schrauben- und Tüpfelgefäß. Die Verdickungen der erstgenannten sind an den Orten lebhaften Längenwachstums stark ausgezogen. Beim Dickenwachstum werden die ursprünglich quadratischen Formen der Markzellen horizontal gedehnt, so daß im nicht ganz jungen Marke die Zellen auf dem Längsschnitte immer breiter als hoch sind<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Cf. Kassner, l. c. pag. 6 und 31.

Uebereinstimmend mit Sanio<sup>1)</sup> fand ich in den Markzellen von Sambucus — die Sekretschlüche, sowie die in's Mark eingeschobenen Gefäßbündelgruppen ausgenommen — keine Gerbstoffe. Zu Beginn der Vegetationsruhe speichern die Zellen der obersten Internodien Stärke, ausnahmsweise auch die der untersten eines einjährigen und die des obersten Internodiums des angrenzenden zweijährigen Sprosses.

Die Wände der Markzellen bestehen in den oberen Internodien des ersten Jahres aus Cellulose. Von der Mitte des ersten Jahrestriebes an färben sie sich mit Phloroglucin und Salzsäure rot, jedoch nicht so stark wie die Wände der Gefäße und Libriformzellen. In conc.  $H_2SO_4$  kontrahieren sie sich und werden dünner, lösen sich aber nicht ganz. Mit Jodjodkali und verd.  $H_2SO_4$  färben sie sich gelb, die Gefäße aber dunkelbraun.

In einer vorläufigen Mitteilung war Ursprung<sup>2)</sup> zum Schluße gekommen, daß bei Sambucus der Markdurchmesser nach Ausbildung eines geschlossenen Holzzylinders noch vergrößert wird. Er folgerte dies aus der Tatsache, daß in ältern Achsen seines Untersuchungsmaterials enge Markdurchmesser fehlen, während sie in jüngern die Regel bilden. Die Angaben Schellenberg's<sup>3)</sup>, wonach in einjährigen Trieben Markweiten bis zu 12 mm vorkommen, in 2—5jährigen solche von 1,5 mm, stellen Ausnahmefälle dar und vermögen die vorhin genannte Erscheinung nicht zu erklären. Die Lösung des Rätsels liegt, wie Ursprung<sup>4)</sup> in einer zweiten Mitteilung zeigte, darin, daß die Triebe mit engerem Marke später zugrunde gehen oder zur Seite gedrängt werden, und daß nur die mit weitem Mark versehenen Sproßteile am Aufbau der Pflanze dauernd beteiligt sind.

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, 1. daß in den

---

<sup>1)</sup> Botan. Zeitung 1863, pag. 18.

<sup>2)</sup> Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1906, Band XXIV, Heft 9, 74, Ueber die Dauer des primären Dickenwachstums, pag. 489 ss.

<sup>3)</sup> Ber. d. d. bot. Ges. 1907, pag. 8.

<sup>4)</sup> » » » » 1907, pag. 297.

ersten Internodien verschieden langer einjähriger Triebe Markweiten von 1,5—3 mm (cf. pag. 17) und in den Internodien eines andern Jahrestriebes solche von 3 mm bis 1,8 cm vorkommen (pag. 50; Tab. II, 11, b); 2. daß relativ enge Markdurchmesser, wie sie in den obern Internodien sich finden, in ältern Achsen nur selten beobachtet werden. Einen solchen Ausnahmefall stellt das ca.  $1/2$  cm weite Mark an der Basis des ca. 4 m hohen Sambucusprosses (Tab. I, 2) dar; 3. daß von den obersten Internodien an geschlossene Holzzylinder auftreten, die nach unten beständig dicker werden<sup>1)</sup>.

Wenn nun die gewöhnliche Markweite in 1—4 m hohen Holundersprossen während einer Wachstumsperiode zwischen 1,5—10 mm schwankt, die maximale dagegen 18 mm beträgt; wenn Sprosse mit engem Mark gewöhnlich unterdrückt und wenn schon im ersten Sommer geschlossene Holzzylinder gebildet werden, dann können wir einerseits die seltene Stärke des Holundermarkes in jungen und alten Sprossen begreifen, und anderseits müssen wir die Annahme einer nachträglichen Markerweiterung ausschließen.

### Syringa vulgaris.

Gris zählt das Mark von Syringa, das er im Februar untersuchte, zum heterogenen Mark. Mein diesjähriger, im Mai geschnittener Sproß hat aber deutlich homogenes Mark, früh im April untersuchte letzjährige Sprosse stimmen mit Gris' Angaben überein.

Der erste Sproß mit Blättern und grüner Rinde zählte vier Internodien und wurde im Mai untersucht.

1. 65 Ts. Gris unterscheidet dick- und dünnwandige Zellen mit Tüpfeln. Die ersten sind kleiner und enthalten Krystalle (planche IV, fig. 11). Dagegen ist das Mark aus allen Präparaten dieses Sprosses dünnwandig und hat weder Tüpfel noch Krystalle. Die runden oder vielseitigen Zellen werden nach der Peripherie hin kleiner. Ihr größter Durch-

<sup>1)</sup> Cf. Ursprung, Ber. d. d. botan. Ges., 1906, pag. 494.

messer im Innern des Querschnittes beträgt 35—40  $\mu$ , am Rande 15—25  $\mu$ .

*II. 90 : 70 Ts.* Die Zellen haben mehr an Zahl als an Größe zugenommen, infolge von Teilungen. Die Teilungswände sind auf dem Längsschnitt deutlich sichtbar.

*III. 85 Ts.* Die Zellen sind größer als in II und lassen noch oft ihre Entstehung aus einer Mutterzelle erkennen.

*IV. 125 : 90 Ts.* Die Zunahme des Gesamtdurchmessers ist durch vermehrte Zahl der Zellen bedingt und außerdem sind die zentralen oft ca. 15  $\mu$  weiter als in I.

Im 2. und 4. Internodium finden lebhafte Teilungen statt, im 1. und 3. nehmen die Zellen an Größe zu.

Der zweite letztjährige Sproß, mit grauer Rinde, End- und Seitenknospen, wurde im April untersucht. Er befindet sich im ausgewachsenen Zustand und hat heterogenes Mark, wie Gris es beschrieben.

*I. 95 : 80 Ts.* Die leeren zentralen Zellen haben dünne Wände mit wenigen runden Tüpfeln. Sie sind auf dem Längsschnitte  $1\frac{1}{2}$ —4 Mal breiter als hoch (30 : 20, 40 : 10 ts., während die peripheren Zellen höher als breit oder gleichseitig sind. Sie liegen nicht in Vertikalreihen, sondern sind regellos in- und übereinander geschoben. Ihre Durchmesser differieren auf Querschnitten zwischen 30 und 75  $\mu$ .

Die peripheren Zellen sind kleiner und meistens rund. Sie haben dicke Wände mit weiten Tüpfeln. Wo sie ein wenig tangential gedehnt sind, messen sie in dieser Richtung 20 bis 45  $\mu$ , in radialer 15—30  $\mu$ . Nach außen sind sie kleiner und durchwegs rund. Die meisten peripheren Zellen enthalten neben körnigem Inhalt einen oder mehrere Calciumoxalatkristalle<sup>1)</sup>.

*II. 125 : 80 Ts.* Die inhaltsleeren Zellen sind zahlreicher und etwas enger als oben; die peripheren Zellen mit Inhalt sind größer. Die Teilungswände in den zentralen Zellen stehen meistens senkrecht auf dem größeren Markdurchmesser. Die

---

<sup>1)</sup> Solereeder, l. c. pag. 589.

meisten peripheren Zellen enthalten im 2. und 3. Internodium zugleich Stärke und Gerbstoffe. Die feineren Körner der letzteren färben sich mit  $K_2Cr_2O_7$  goldbraun. Während im ersten Internodium nur einige Zellen Gerbstoffe speichern, besteht der Inhalt der betreffenden Zellen im vierten ausschließlich aus Stärke, deren Menge von oben nach unten nach Berthold<sup>1)</sup> zunimmt. Nach Sanio<sup>2)</sup> dagegen findet sich bei Syringa — ebenfalls ohne Zeitangabe — „in den parenchymatischen Zellen der Markkrone“ Gerbstoff.

*III. 140 : 100 Ts.* Die Zellformen sind ± abgerundet und auf dem Längsschnitt allseitig vergrößert. Diese Vergrößerung war in II stärker in horizontaler, in IV mehr in vertikaler Richtung, weshalb die Zellen hier enger sind.

*IV. 110 : 100 Ts.* Die inhaltführenden Zellen schließen außer gelblich grünen Körnern, die im Präparate braun werden, kleine prismatische Krystallchen ein. Im Längsschnitte haben die Wände aller Zellen viele runde und längliche Tüpfel.

Dieser Sproß allein kann uns Aufschluß geben über die definitive Anlage des Markes im ersten Jahre, denn im anderen begann die Entwicklung erst.

Ich untersuchte ferner 10 Endtriebe aus einem Stockausschlage und 7 aus der Krone eines starken Fliederbusches und bekam in den ersten Internodien derselben folgende Markdurchmesser;

	Länge des Jahrestriebes	Markweite	Internodienzahl
Aus der Krone	16 cm	100 Ts.	4
	23 »	80 »	6
	25 »	75 »	6
	33 »	85 »	8
	35 »	100 »	7
	48 »	110 »	8
	76 »	100 »	13

<sup>1)</sup> I. c. II, 1. pag. 47. „Fraxinus und Syringa enthalten viel Stärke im peripheren Mark“.

<sup>2)</sup> Bot. Ztg. 1863, pag. 23.

Aus dem Stockausschlag	Länge des Jahrestriebes	Markweite	Internodienzahl
	50 cm	90 Ts.	6
	50 »	60 »	8
	50 »	75 »	9
	64 »	75 »	9
	76 »	90 »	10
	87 »	110 : 90 »	10
	95 »	100 »	10
	96 »	100 »	10
	100 »	110 : 90 »	12
	123 »	115 »	12

Diese im Oktober gemessenen Markweiten erster Internodien liegen zwischen 60 und ca. 100 Ts. Die Zunahme derselben in den untern Internodien ist nach den zwei besprochenen Exemplaren nicht so stark wie bei *Sambucus*, was neben individuellen Verschiedenheiten auch darauf beruht, daß beide Sprosse nur vier Internodien haben und nur 18, resp. 27 cm lang sind. Denn je zahlreicher und länger die Internodien eines Triebes sind, umso stärker ist nach meinen beiläufigen Beobachtungen an bisher behandelten Spezies auch ihre Entwicklung. In vier andern einjährigen Sprossen fand ich folgende Werte:

Sproßlänge	Markweite		
	Basis	Mitte	Spitze
16 cm	110 : 80 Ts.	115 : 90 Ts.	70 Ts.
50 »	170 : 140 »	130 »	110 »
60 »	140 »	120 »	110 »
80 »	240 »	170 »	180 : 150 »

Diese vier Sprosse haben Markweiten von 110—240 Ts. Wenn wir diese 12 Werte mit denen in Tab. II, 20/21 vergleichen, die zwischen 85 und 230 Ts. sich bewegen und mehrjährigen Fliederstämmchen entnommen sind, dürfen wir daraus folgern, daß das Mark im ersten Jahre verschieden stark angelegt und später nicht mehr verändert wird.

Auf weiten, alten Markquerschnitten sind die inhaltsleeren Zellen zahlreicher und größer als auf engen einjährigen.

Die peripheren, inhaltführenden Zellen folgen der Volumzunahme der zentralen Partie durch tangentiale Streckungen und stellenweise durch allseitiges Wachstum. Da ihr Ring aber nur 1—3 Zellen mächtig ist, kommen sie für die Gesamtveränderung des Markdurchmessers wenig in Betracht.

Die zwei Sprosse vom Mai 1905 und April 1906 unterscheiden sich auch in der Holzbildung. Im ersten Sproß tritt in allen vier Internodien zwischen Mark und Rinde eine dünne Schicht zartwandiger Zellen auf. Innerhalb dieser Schicht liegen enge, relativ dickwandige Schraubengefäße, zu oberst ca. 25, einzeln oder 2—3 beisammenstehend, zu unterst im Sproß ca. 100 Gruppen, in denen die Gefäße nach innen kleiner werden und radiale Reihen bilden. Die Weite der Gefäße nimmt nach unten um 5—15  $\mu$  zu, zugleich treten nach unten in den innersten Gefäßen Ring- und Schraubenverdickungen zusammen auf, in den äußern nur die letzteren. Im zweiten Sproß ist das Mark von einem ca. 180  $\mu$  starken Holzring umschlossen, in welchem „hofgetüpfeltes, zuweilen mit einem dünnen Spiralband versehenes“<sup>1)</sup> Libri-form sichtbar ist, das im ersten Sproß fehlt. Außerdem kommen auch Schrauben- und Tüpfelgefäße vor.

Die Inhaltsangaben der Markzellen von *Syringa* finden sich zum Teil pag. 57 oben. Die Hälfte der inhaltführenden Zellen enthält im Oktober in den obersten Internodien Stärke und Gerbstoffe. Stärke herrscht in den mittleren Internodien vor; in den untern, sowie in den Markstrahlen ist sie einziger Inhalt. In älteren Trieben werden die Stärkekörner dichter und größer. Die Wände der inhaltführenden und der inhaltsleeren Zellen sind verschieden beschaffen:

- a) Mit Chlorzinkjod färben sich die dicken Wände der peripheren inhaltführenden Zellen in allen Internodien gelb, nach unten immer dunkler, bis gelbbraun. Die Wände der andern Zellen bleiben ungefärbt.
- b) Mit HCl und Phloroglucin färben sich die dicken

---

<sup>1)</sup> Solereder, l. c. pag. 593.

Wände im 1. und 2. Internodium des zweiten Sprosses (der mit andern gleich alten Sprossen untersucht wurde) gleichmäßig rot, im 3. und 4. sind die Mittellamellen dunkler, die Verdickungsschichten blasser rot als oben. Die dünnen Wände der leeren Zellen nehmen erst in den untersten Internodien und in älteren Sprossen blaßrote Färbung an.

c) In conc.  $H_2SO_4$  lösen sich die dünnen Wände schnell auf, die dicken langsamer, wobei nach unten immer mehr unlöste Wandreste zurückbleiben.

### **Buxus sempervirens.**

Ich untersuchte Ende April einen Endtrieb mit 7 Internodien. Davon sind nur das 1., 3., 5. und 7. zu besprechen, weil die andern keine deutlichen Verschiedenheiten mit einem benachbarten Internodium aufweisen.

*I. 50 : 25 Ts.* Die Querschnittsform des homogenen Markes ist in allen obren Internodien elliptisch, mit einer kreisrunden Erweiterung in der Mitte. Die Durchmesserangabe enthält die lange Achse (50 Ts.) und ihre Normale, welche durch die erweiterte Mitte geht (25 Ts.). Die runden Zellen sind in der Mitte bis  $40 \mu$  weit, an der Peripherie nur noch  $15 \mu$  und darunter.

Die Hälfte der Zellen enthält feinkörnige Stärke. Wo keine Körner sichtbar sind, färbt sich das Lumen mit Chlorzinkjod und Jodjodkali doch blauviolett. Cellulosereaktion ist ausgeschlossen, denn alle sichtbaren Zellwände färben sich deutlich gelb. Die Stärke füllt nach unten mehr Zellen und ihre Körner werden größer. Oben sind die Wände aller Zellen mittelmäßig dick und im ganzen Sproß mit vielen kleinen Tüpfeln besetzt, mit Ausnahme der obren Hälfte des ersten Internodiums und einiger unten zu besprechender Zellen. Auf dem Längsschnitt sind die Zellen  $20-30 \mu$  breit,  $60-100 \mu$  hoch und meistens durch eine dünnere Querwand halbiert. Es finden hier mit Längenwachstum verbundene Teilungen statt.

*III. 100 : 45 Ts.* Die Zellen sind zahlreicher und ein wenig größer als in I. In der Mitte des Markquerschnittes zeichnet sich ein Kreis von 45 Ts. Weite durch folgende Differenzen aus: Seine Zellen haben dicke Wände mit vielen Tüpfeln und enthalten grobe Körner. Von diesem zentralen Kreise gehen zwei je 25 Ts. lange Flügel aus, welche die elliptische Form des Markes bedingen. Die Zellen dieser Flügel haben dünne, tüpfellose Wände und enthalten homogenen oder feinkörnigen Inhalt. Die dicken Wände des Kreises zeichnen sich durch intensive Holzreaktion aus, die dünnen der Flügelzellen bleiben farblos. Nach unten tritt die Holzreaktion in allen Zellen auf.

In den untern Internodien besteht das ganze Mark aus dickwandigen Zellen. Diese bilden also im Raume des Sprosses einen hohen Kegel auf elliptischer Basis, dessen Spitze im 3. Internodium liegt. Die meisten Zellen der Flügel sind in der Richtung der langen Achse (des Markquerschnittes) gestreckt. In einigen derselben beobachtete ich tangentiale, selten radiale Teilungswände, desgleichen an der Basis des Sprosses in einigen dickwandigen Zellen.

*V. 120 : 55 Ts.* Die zentrale Markpartie erweitert sich, die Flügel sind kürzer und breiter im Verhältnis zu ihr, so daß der Querschnitt der rhombischen Form nahe kommt. Alle Wände sind gleich dick, aber etwas dünner als in den zentralen Zellen von III.

*VII. 95 : 75 Ts.* Die Flügel verschwinden fast gänzlich, das Mark bildet eine rhombische Figur mit den gegebenen Diagonalen. Die Weite der meisten Zellen beträgt 30—40  $\mu$ , im Maximum 55  $\mu$ .

In den obern Internodien sind die Markzellen durch Teilungen, in den mittleren und unteren durch Volumzunahme an der Zunahme des Gesamtmarkes beteiligt.

Ich hatte im April und September in den ersten Internodien von ca. 20 Endtrieben folgende Markweiten gemessen: 40 : 20, 45 : 25, 50 : 25, 55 : 25 und 55 : 30 Ts. Die maximalen Durchmesser in vier einjährigen Sprossen

mit 5—7 Internodien, die ich im folgenden Oktober untersuchte, lagen zwischen 70:25 bis 130:100 Ts. Endlich fand ich in ca. einem Dutzend ein- und mehrjähriger Achsenstücke folgende Werte: 90:35 bis 150:95 Ts. in den oberen Internodien, 60 bis 110 Ts. bei nahezu runden Querschnittsformen an der Basis.

Die größte Markweite alter Sprosse (150:95 Ts.) ist nicht weit von derjenigen einjähriger Sprosse entfernt (130:100 Ts.). Wir dürfen die verschieden starke Entwicklung des Markes auf verschiedene Anlage desselben im ersten Jahre zurückführen.

Alle Markzellen verhalten sich dabei gleichmäßig, insofern sie — wenn auch nicht numerisch alle — oben durch Teilungen, unten mehr durch Wachstum das Mark vergrößern. Die maximale Größe erreicht es in den mittleren Internodien durch horizontale, in den oberen, besonders während des Längenwachstums, durch vertikale Teilungen. Die definitive Dehnung der Zellen erfolgt von unten her und nimmt nach oben ab.

Die Holzbildung äußert sich zu oberst im Sproß durch Anlage eines ca.  $60 \mu$  weiten Ringes von engen radial zusammenhängenden Schraubengefäßen, welche nach unten an Zahl und Größe zunehmen. Die Lücken zwischen denselben füllt dickwandiges Libriform aus.

Im Frühling und Herbst enthalten die Markzellen von *Buxus* fast ausschließlich Stärke. Gerbstoffe fand ich im Herbst in wenigen peripheren Zellen an der Basis einiger Sprosse, während des Sommers hie und da mit Stärke zusammen.

Die Zellwände sind mit Ausnahme der obersten Internodien verholzt. In älteren Sproßteilen löst sich die Mittellamelle in conc.  $H_2SO_4$  nicht mehr auf.

### *Symporicarpus racemosus.*

In der Einleitung zur «Anatomie comparée de la moelle» bemerkt Gris<sup>1)</sup>: «La moelle est hétérogène continue dans le

---

<sup>1)</sup> Gris, l. c. pag. 58.

*Syphoricarpos vulgaris*, où la région extérieure active est fortement épaisse ».

Ich untersuchte im September einen 17 cm langen blütenlosen Sproß mit 7 Internodien.

**I. 25 Ts.** Die Mitte des Markes nimmt die Markhöhle ein, die  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{2}{3}$  des Markdurchmessers weit ist und durch die ganze Achse sich hinzieht. Sie ist in älteren Trieben schon mit bloßem Auge sichtbar. An die Markhöhle grenzen 1—4 Ringe inhaltsleerer Zellen, die nach außen kleiner werden (40—10  $\mu$  weit). Anderseits nimmt die Dicke ihrer Wände zu. Die nach Gris „äußerste, stark verdickte Region“ besteht aus kleinsten Zellen mit körnigem Inhalt. Ihre Wände haben im ganzen Sproß weite Tüpfel. In der Markhöhle bemerkte ich Reste zerstörter Wände, zwischen denen Drusen hängen.

**II. und III. 35 Ts.** Gesamtmark, Markzellen, Markhöhle und Drusen sind größer als oben. Die Markhöhle ist ca. 25 Ts. weit, oben 10 Ts. Die Zahl der Zellen ist konstant.

**IV. 40 Ts.** Die innersten Zellen sind 45—60  $\mu$  weit. Zwischen den weiten Gefäßen und engen Markstrahlzellen liegen zahlreiche mechanische Zellen.

**V. 40 Ts.** Die Wände der innersten Markzellen sind auf der Innenseite (gegen die Markhöhle hin) dünner als außen und in's Zelllumen eingefallen.

**VI. 45 : 35 Ts.** Die Markhöhle ist nur 15—20  $\mu$  weit, die größten Zellen 45—70  $\mu$ . Einige derselben führen Inhalt, der oben auf die äußersten Zellen beschränkt war.

**VII. 30 : 25 Ts.** Die Markhöhle fehlt. Das Mark ist zusammengesetzt aus runden, dickwandigen Zellen ohne Inhalt.

Die Uebergänge vom massiven zum hohlen Mark liegen oben unter der Knospe und an der Basis nahe beim Knoten. Ueber die Entstehung der Markhöhle an der Spitze einiger mit *Syphoricarpus* verwandter Caprifoliaceen bemerkt Gris<sup>1)</sup>: « Nous avons pu constater sa présence (d. h. der zentralen, nachher verschwindenden Markregion) au sommet du mérithalle

<sup>1)</sup> Gris, l. c. pag. 58.

supérieur des pousses annuelles. Il constitue, au centre de la moelle, une colonne de cellules très petites, polyédriques, à parois d'une grande ténuité, non ponctuées, contenant chacune un agrégat cristallin complexe, hérissé de pointes. Rien de plus élégant, de plus éphémère, que ce tissu de résorption des Chèvrefeuilles, dont on ne trouve plus tard que quelques débris adhérant ça et là à la région extérieure persistante du cylindre médullaire ».

Der zweite Sproß war 21 cm lang und trug Blätter und Blüten.

*I. 35:20 Ts.* Die Markhöhle tritt erst unter der Mitte des Internodiums auf, da wo die Blüten aufhören. Sie beginnt als ein länglicher Riß und scheint durch Auflösung von etwa fünf Zellen entstanden zu sein. Im übrigen ist das Aussehen wie beim ersten Sproß, pag. 63.

*II. 30:15 Ts.*

*III. 35:30 Ts.* Das Mark hat einen rundlichen Querschnitt. Die innersten Zellen verdoppeln ihre Weite von 30 auf 50—60  $\mu$ .

*IV. 50:45 Ts.* Gesamtdurchmesser, Zahl und Größe der Zellen (bis 75  $\mu$  weit) besitzen hier das Maximum. Die kleinen Zellen an der Peripherie bilden 2—4 Kreise und füllen die keilförmigen Lücken zwischen den Holzelementen aus (Markkrone) oder gehen in die Markstrahlen über. Die meisten inneren Zellen sind im Begriffe zu kollabieren.

*V. und VI. 45 Ts.* Im 6. Internodium ist die Markhöhle oben und in der Mitte nur wenige Zellen groß. Die Wände der meisten Zellen sind  $\pm$  verdickt.

*VII. 35:30 Ts.* Die Markhöhle fehlt. Das Mark erscheint mit seinen runden dickwandigen, 20—60  $\mu$  weiten Zellen homogen wie das von *Fagus*. Die Wände haben runde und spaltenförmige Tüpfel. Der Inhalt der äußern, oft auch einzelner innerer Zellen ist Stärke, die im ganzen Sproß von oben nach unten und von innen nach außen an Menge und Dichtigkeit zunimmt.

Bei *Symporicarpus* fällt zuerst die Markhöhle auf, die

in der Mitte der Sprosse am weitesten ist, oben und unten in der Regel fehlt; dann die geringe Weite des Markes in einjährigen Sprossen und die unbedeutende Zunahme in den Internodien derselben. Ich hatte vermutet, bei blütenlosen, äußerlich stärkeren Sprossen weiteres Mark zu finden als bei blütentragenden, die nach dem Verblühen gewöhnlich absterben, fand aber bei je ca. 15 Sprossen beider Arten gleich geringe Werte: 20, 25, 30, 40, 20 : 15, 30 : 20, 35 : 25, 40 : 25, 40 : 30 Ts.

Beim Vergleiche dieser Zahlen mit denen vom ca. 3 m hohen Exemplare, Tab. II, 19, wo der Durchmesser an der Basis 280 Ts. beträgt, gewinnt die frühere Frage neue Bedeutung: Ist das Mark einmal so weit angelegt worden oder hat es sich später so stark entwickelt? Da ich nirgends in einjährigen Trieben so weite Anlagen finden konnte, scheint die Antwort dahin zu lauten, daß erst durch nachträgliches Wachstum ein Durchmesser von 280 Ts. gebildet wurde.

Ich wiederholte im Spätherbst die Messungen in verschiedenen Sprossen, deren oberste Internodien schon abgestorben waren. In einem Dutzend diesjähriger Triebe fand ich in den mittleren und unteren Internodien 90—130 Ts. weites Mark, dagegen in einem mehrjährigen, ca. 1,5 m hohen Sproß in Abständen von 25 cm von unten nach oben folgende Durchmesser: 190, 270, 240, 215, 140, 75 : 65 Ts.

Auch die oben genannten Werte (90—130 Ts.) genügen nicht, das vorhandene Maximum von 280 Ts. durch verschiedene — es wäre denn eine ganz ausnahmsweise! — Anlage zu erklären.

Nachträgliches Wachstum kann nur dann zur Erklärung herbeigezogen werden, wenn entweder der Holzring nicht geschlossen ist, oder wenn die Markstrahlen demselben die nötige Beweglichkeit verschaffen, dadurch, daß sie selber nicht verholzt sind.

Nun wird aber im allgemeinen schon im ersten Jahre ein geschlossener Holzring gebildet. Derselbe ist bei *Syphocarpus* im obersten Internodium 90—120  $\mu$  stark, und seine Zellen sind verholzt. Die zwischen den Holzkeilen verlaufenden

Markstrahlen sind, nachträglichen Untersuchungen zufolge, erst in mehrjährigen Sprossen verholzt, gestatten also in der ersten oder zweiten Vegetationsperiode eine Erweiterung des Markzylinders durch Auseinanderrücken der Holzelemente. So lange der unverholzte Zustand der Markstrahlenzellen andauert, so lange ist der Holzzylinder nicht geschlossen und die Volumzunahme des Markes nicht ausgeschlossen.

Einzelheiten über das Wachstum im Mark entnahm ich Längsschnitten aus der Spitze, Mitte und Basis eines dritten Sprosses:

An der Spitze sind die äußersten Markzellen horizontal gestreckt, bis  $30 \mu$  hoch, bis  $60 \mu$  breit. Die zentralen Zellen sind mehr vertikal gedehnt,  $15-25 \mu$  breit,  $25-90 \mu$  hoch. Innen herrscht Längen-, außen Dickenwachstum vor.

In der Mitte sind die meisten Zellen vertikal gestreckt, die peripheren sind auch breiter als oben.

An der Basis sind die peripheren Zellen je länger umso schmäler,  $7-25 \mu$  weit,  $45-120 \mu$  lang, nach innen in der Regel quadratisch, mit  $30-60 \mu$  Seitenlänge. Die innersten inhaltslosen Zellen sind  $25-45 \mu$  weit,  $75-200 \mu$  lang. —

Das zentrale Mark wird zuerst ausgebildet und verschwindet bald (Markhöhle). Wo sich größere Markdurchmesser finden, beruhen sie auf zahlreicheren und weiteren Markzellen.

Wo in Markzellen, Markstrahlen und Holzparenchym Inhalt vorkam, reagierte er auf Stärke.

Die Wände der Markzellen, des Libriforms und der Gefäße sind verholzt, jedoch ist die Reaktion bei den Markzellen nie so intensiv wie bei den Holzelementen.

---

## Zusammenfassung.

I. Die Markdurchmesser differieren mehr oder weniger stark in verschiedener Höhe der ganzen Achse, der Jahrestriebe und der Internodien. Die Zu- und Abnahme der Markweite geht regellos vor sich, doch läßt sich in den meisten beobachteten Fällen eine Zunahme derselben in der Mitte oder Basis der Achsen, Jahrestriebe und Internodien feststellen.

II. Diese verschiedene Markweite in verschiedener Höhe ist das Resultat verschiedener Entwicklung des Markes während des ersten Jahres. Wie das Mark am Ende desselben gebildet ist, so bleibt es in seiner Gesamtheit, vorausgesetzt, daß es von einem geschlossenen, verholzten Holzring umgeben ist, und die Zellen der Markstrahlen ebenfalls verholzt sind, was bei meinem Untersuchungsmaterial mit Ausnahme von *Symporicarpus* der Fall ist.

Form-, Inhalts- und Wandveränderungen einzelner Zellen sind dabei nicht ausgeschlossen.

III. Ausnahmsweise werden in mehrjährigen Sprossen von *Symporicarpus* Markdurchmesser beobachtet, welche die maximalen Werte einjähriger Triebe mehr als zwei Mal übertreffen. Sonst stellen die größten Werte beliebig alter Triebe nur Wiederholungen der Markweiten dar, die wir in einjährigen Exemplaren in verschiedener Höhe angetroffen, oder sie sind nur unwesentlich größer als diese.

IV. Die Verschiedenheiten der Markdurchmesser kommen dadurch zustande, daß die Zahl, gewöhnlich auch die Größe der Markzellen im Vergleiche zum jüngsten, obersten Internodium zunimmt. Heterogenes Mark verhält sich dabei verschieden, indem die inhaltslosen Zellen in der Regel allein genügen, die Größendifferenzen des Markes herbeizuführen.

V. Der Inhalt der inhaltsführenden Markzellen ist zur Zeit der Vegetationsruhe Stärke bei *Ulmus*, *Fagus*, *Tilia*, *Acer* und *Rubus*, Gerbstoffe zur Zeit des Wachstums. *Sambucus*, *Buxus*,

*Symporicarpus* speichern ausschließlich oder vorwiegend Stärke. Bei *Syringa* können Stärke und Gerbstoffe zugleich, sogar in den gleichen Zellen, anderseits auch zeitlich und räumlich getrennt auftreten.

VI. Bei den genannten Spezies sind die Markzellenwände im ausgebildeten Zustande, in mehrjährigen Achsenstücken immer nur verholzt, jedoch weder so stark noch so deutlich wie die Wände der Holzelemente. Die chemische Beschaffenheit der Mittellamellen und Verdickungsschichten ist oft unbestimmt.

---

### Berichtigungen.

Seite 10 Zeile 5 lies: verändert.

- » 12 » 1 u. 5 lies: Holunders.
  - » 14 » 18 v. o. » : zusammengedrückt.
  - » 19 » 13 v. u. » : Populus.
  - » 21 Anmerkung <sup>1)</sup> = Sanio, Bot. Ztg. 1863, pag. 383.
  - » » Zeile 10 v. u. ist <sup>2)</sup> zu streichen.
-

Tabelle I.

Die Kolonnen enthalten die Markdurchmesser in Mikrometerteilstichen in Abständen von 1 m. Die Schnittpunkte sind von unten nach oben mit A, B, C etc. bezeichnet. Die letzte Kolumne enthält in der Regel den Durchmesser an der Spitze, in einigen Fällen den (wenig differierenden) Durchmesser aus einem Internodium, das ca. 90 oder 110 cm über dem zweitletzten Schnitte lag. Wo die Angaben fehlen, war das Mark zerstört oder der Holzwürfel beim Präparieren gesprungen. 1 Mikrometerteilstrich =  $13,4 \mu$ ; Obj. O; Oc. III.

Tabelle II.

Die Kolonnen enthalten die Markdurchmesser in Mikrometerteilstichen in Abständen von 50 cm. Die Schnittpunkte sind von unten nach oben mit a, b, c etc. bezeichnet. Im übrigen vergl. Tab. I und Seite 11.

Basis Spitze  
Abstände von je 50 cm

Name des Baumes oder Strauches	a	b	c	d	e	f	g	h
1. <i>Cornus sanguinea</i> . . . .	90 : 50	110	80	45	80			
2. <i>Rubus fruticosus</i> . . . .	160	80	80	—				
3. " " . . . .	280	280	180	160	110	150		
4. " " . . . .	350	270	220	160	180	130		
5. " " . . . .	450	480 : 400	480 : 400	320	300 : 250	200	250	
6. <i>Ligustrum vulgare</i> . . . .	90	70 : 50	120	90				
7. <i>Acer campestre</i> . . . .	80	100	100	90	75	90		
8. " " . . . .	140	120 : 110	140 : 110	80	60	90		
9. <i>Crataegus Oxyacantha</i> . . . .	60	70	60	50	30			
10. " " . . . .	60	60	35	45				
11. <i>Sambucus nigra</i> . . . .	—	1200	1350	880	720	600	350	110
12. " " . . . .	880	720	700	660	570	480		
13. <i>Ribes rubrum</i> . . . .	260	180	210	160				
14. " " . . . .	260	220	190	130				
15. " <i>nigrum</i> . . . .	120	180	120	90				
16. " <i>Grossularia</i> . . . .	120	110	100	80				
17. <i>Rosa canina</i> . . . .	400	530	550	480	400	240	140	
18. " " . . . .	480	620	580	500	430	350	160	
19. <i>Symporicarpus racemosus</i> . . . .	280	280	240	160	60			
20. <i>Syringa vulgaris</i> . . . .	210	175	200 : 175	220	230 : 200	165 : 130	130	
21. " " . . . .	135	200 : 180	80	220	150	150	115	
22. <i>Populus tremula</i> . . . .	160	110 : 80	150 : 70	150 : 80	60 : 35	150 : 70	100 : 70	85





