

Beihefte zum Geologischen Jahrbuch

Heft 45

---

Neue Untersuchungen  
über Bau und Leben der Bernsteinkiefern  
[*Pinus succinifera* (CONW.) emend.]

Ein Beitrag zur Paläohistologie der Pflanzen

Von

**KURT SCHUBERT**

Mit 21 Tafeln und 1 Tabelle

Herausgegeben  
von der  
Bundesanstalt für Bodenforschung  
und den  
Geologischen Landesämtern .  
der  
Bundesrepublik Deutschland

Redaktion: Harras Schneider

**Hannover**

Vertrieb durch das Niedersächsische Landesamt für Bodenforschung  
1961

Beih. Geol. Jb.

45

149 S.

21 Taf.

1 Tab.

Hannover / Juni 1961

- Beiheft 1: JELETZKY, JURIJ A.: Die Stratigraphie und Belemnitenfauna des Obercampan und Maastricht Westfalens, Nordwestdeutschlands und Dänemarks sowie einige allgemeine Gliederungs-Probleme der jüngeren borealen Oberkreide Eurasiens. 142 S., 7 Taf., 3 Tab., 1951 . . . . . 8,50 DM
- Beiheft 2: STILLE, HANS: Das mitteleuropäische variszische Grundgebirge im Bilde des gesamteuropäischen. 138 S., 2 Taf., 15 Abb., 1951 . . . . . 8,50 DM
- Beiheft 3: HESEMANN, JULIUS & PILGER, ANDREAS: Die Blei-Zink-Erzvorkommen des Ruhrgebietes und seiner Umrandung. Lieferung 1: A. Übersicht über die Blei-Zink-Erzvorkommen des Ruhrgebietes und seiner Umrandung. B. Der Blei-Zink-Erzgang der Zeche Auguste Victoria in Marl-Hüls (Westfalen). 184 S., 18 Taf., 96 Abb., 7 Tab., 1951 . . . . . 25,— DM
- Beiheft 4: RÜHL, WALTER: Entölung von Erdöllagerstätten durch Sekundärverfahren. 286 S., 137 Abb., 1952 . . . . . 23,50 DM
- Beiheft 5: POTONIÉ, ROBERT: Gesichtspunkte zu einer paläobotanischen Gesellschaftsgeschichte (Soziogenese). 116 S., 8 Abb., 1952 . . . . . 7,50 DM
- Beiheft 6: JÄGER, WOLFGANG: Der geologische Werdegang des Salzstockes Wietze-Hambühren. 104 S., 41 Abb., 5 Tab., 1952 . . . . . 9,— DM
- Beiheft 7: WILKE, ALBRECHT: Die Erzgänge von St. Andreasberg im Rahmen des Mittelharz-Ganggebietes. 228 S., 25 Taf., 56 Abb., 16 Tab., 1952 . . . . . 25,— DM
- Beiheft 8: STILLE, HANS: Der geotektonische Werdegang der Karpaten. 239 S., 1 Taf., 33 Abb., 1953 . . . . . 23,50 DM
- Beiheft 9: ERBEN, HEINRICH K.: Stratigraphie, Tektonik und Faziesverhältnisse des böhmisch entwickelten Unterdevons im Harz. VII + 98 S., 22 Abb., 1953 . . . . . 7,— DM
- Beiheft 10: GOTHAN, WALTHER: Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands. Lieferung 5. 83 S., 44 Taf., 8 Abb., 1 Tab., 1953 . . . . . 14,50 DM
- Beiheft 11: LEMCKE, KURT und von ENGELHARDT, WOLF & FÜCHTBAUER, HANS (unter paläontologischer Mitarbeit von FAHRION, HELMUT & STRAUB, ERNST WILHELM): Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen im Westteil der ungefalteten Molasse des süddeutschen Alpenvorlandes. VIII + 110 + A 64 S., 9 Taf., 31 Abb., 72 Tab., 1953 . . . . . 19,— DM
- Beiheft 12: EHRENBERG, HANS; PILGER, ANDREAS & SCHRÖDER, FRITZ (mit Beiträgen von GOEBEL, EBERHARD & WILD, KURT): Das Schwefelkies-Zinkblende-Schwerspatlager von Meggen (Westfalen). 325 S., 29 Taf., 147 Abb., 27 Tab., 1954 . . . . . 35,— DM
- Beiheft 13: WOLBURG, JOHANNES: Schwellen und Becken im Emsland-Tektogen mit einem paläogeographischen Abriß von Wealden und Unterkreide. 115 S., 36 Abb., 1954 . . . . . 11,50 DM
- Beiheft 14: EBERT, ARTUR: Geologie der Ibbenbürener Karbonscholle. Mit einem kohlenpetrographischen Beitrag von JOSEF LEISSER. 113 S., 6 Taf., 23 Abb., 2 Tab., 1954 . . . . . 10,— DM
- Beiheft 15: WESTERMANN, GERD: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). *Otoides*, *Trilobiticeras*, *Itinsaites*, *Epalxites*, *Germanites*, *Maskeites*, (*Pseudotoites*, *Polyplectites*), *Normannites*. 364 S., 33 Taf., 149 Abb., 5 Tab., 1954 . . . . . 40,— DM
- Beiheft 16: CARLÉ, WALTER: Bau und Entwicklung der Südwestdeutschen Großscholle. 272 S., 4 Taf., 45 Abb., 1955 . . . . . 15,— DM
- Beiheft 17: KRÖMMELBEIN, KARL; HOTZ, ERNST-EBERHARD; KRÄUSEL, WOLFGANG & STRUVE, WOLFGANG: Zur Geologie der Eifelkalkmulden. 204 S., 5 Taf., 34 Abb., 3 Tab., 1955 . . . . . 15,— DM
- Beiheft 18: KRAUME, EMIL (mit Beiträgen von FRITZ DAHLGRÜN †, PAUL RAMDOHR und ALBRECHT WILKE): Die Erzlager des Rammelsberges bei Goslar. 394 S., 47 Taf., 117 Abb., 21 Tab., 1955 . . . . . 40,— DM
- Beiheft 19: REICH, HERMANN & HORRIX, WILHELM: Geophysikalische Untersuchungen im Ries und Vorries und deren geologische Deutung. 119 S., 1 Taf., 41 Abb., 1955 . . . . . 9,— DM

Fortsetzung siehe 3. Umschlagseite

**Beihefte zum Geologischen Jahrbuch**

**Heft 45**

---

**Neue Untersuchungen  
über Bau und Leben der Bernsteinkiefern  
[*Pinus succinifera* (CONW.) emend.]**

**Ein Beitrag zur Paläohistologie der Pflanzen**

Von

**KURT SCHUBERT**

Mit 21 Tafeln und 1 Tabelle

Herausgegeben  
von der  
Bundesanstalt für Bodenforschung  
und den  
Geologischen Landesämtern  
der  
Bundesrepublik Deutschland

Redaktion: Harras-Schneider

---

**Hannover**

Vertrieb durch das Niedersächsische Landesamt für Bodenforschung  
1961

Redaktion: Dr. HARRAS SCHNEIDER, Oberregierungsgeologe, unter technischer Mitarbeit von F. BAUTZ, Regierungsoberinspektor, und Frau M. FANGERAU, technische Angestellte, Hannover, Wiesenstraße 1, Telefon: 8 46 91.

Gedruckt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft



Gesamtherstellung: Dieterichsche Universitäts-Buchdruckerei W. Fr. Kaestner, Göttingen

Z 461.2377-

## Druckfehler und Berichtigungen

S. 10, 4. Abs., Z. 2:	von der Markkrone	ist zu streichen
S. 25, Z. 1 von unten:	Caedax	statt Caedlax
S. 36, Z. 13 von oben:	Harzgänge	statt Harzvorgänge
S. 52, Z. 6 von oben:	Differenzierung	statt Differentierung
S. 64, 1. Abs., Z. 12:	ausdifferenzierter	statt ausdifferentierter
S. 108, Z. 9 von unten:	Konklamellen	statt Korklamelle
S. 110, Z. 2 von unten:	Eigenschaften nicht	statt Eigenschaften und nicht
S. 148, Spalte 2:	Vorverlegung	statt Vorlegung
Erl. Taf. 20, Fig. 2, Z. 3:	Linke obere Bildecke	statt Rechte obere Bildecke



# Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern [*Pinus succinifera* (CONW.) emend.]

Ein Beitrag zur Paläohistologie der Pflanzen<sup>1)</sup>

Von KURT SCHUBERT\*)

Mit 21 Tafeln und 1 Tabelle

**Kurzfassung:** Der Gewebeaufbau der Zweige der tertiären Bernsteinbäume wurde mit Hilfe der Lackfilmmethode (E. VOIGT) untersucht. Verschiedene hundert Holz-, Rinden- und Borkeneinschlüsse des baltischen Bernsteins wurden in drei Richtungen (quer, radial, tangential) geschnitten und mikroskopisch untersucht. Es ergab sich bis in unerwartete Feinheiten hinein ein lückenloses Bild vom Gewebeaufbau der Zweige des Harzspenders. Die Bernsteinbäume sind demnach als echte Kiefern (*Pinus*) anzusehen.

Auf Grund seiner holz anatomischen Beobachtungen mußte H. CONWENTZ (1890) bei der Definition seiner *Pinus succinifera* CONW. noch die Möglichkeit offenlassen, daß auch *Picea*-Arten einbegriffen sein könnten. Mit Hilfe der rinden anatomischen Untersuchungen gelingt der Nachweis, daß der Gattungsname der Bernsteinkiefern nomenklaturgerecht auf die Gattung der Föhren eingeengt und nunmehr mit *Pinus succinifera* (CONW.) emend. SCHUBERT bezeichnet werden muß. Aber noch immer handelt es sich um eine Sammelart, für die xylotomisch gesehen folgende Merkmale gelten: Das Wachstum der Jahresringe ist schwach. Die Produktion des Spätholzes beträgt oft nur eine Zellen-Lage. Die Membrandicke aller Tracheiden ist auffällig gering. Der Durchmesser der normalen Harzkanäle ist absolut wie relativ zur Jahresringweite sehr groß. In Hölzern mit weiteren Jahresringen bleibt das Stärkeverhältnis von Frühholz zu Spätholz erhalten (Standortsmodifikation).

Die Untersuchung der lebenden Rinde und der toten Borke der Bernsteinbäume zeigte die typischen und wohl erhaltenen Calciumoxalat-Kristalle in ganz bestimmten Zellschichten, den Kettenparenchymzellen. Der gesamte Gewebeaufbau der Rinde und der Borke stimmt mit dem jetztzeitlicher Föhren mit besonders starker Peridermbildung überein. *Pinus succinifera* zeichnet sich demnach durch sehr schwache Holz-, aber sehr starke Korkproduktion aus.

Die Bernsteinwälder waren ihrem Typus nach Föhrenwälder, die unter Berücksichtigung der Begleitflora und in Parallele zu den heutigen Waldformationen als Kiefern-Palmwälder, Kiefern-Hartlaubwälder und Kiefern-Eichenwälder anzusprechen sind (Höhenzonierung je nach Abstand vom Meeresspiegel). Diese pflanzengeographisch wohl begründete Vorstellung wird durch die Trichopteren-Untersuchung G. ULMER'S an mehreren Tausenden von Ein-

---

1) Im Privatbesitz des Verfassers befinden sich Inkluden und ihre Präparate. Sie stehen Interessenten zur Einsichtnahme zur Verfügung.

\*) Anschrift des Verfassers: Dr. KURT SCHUBERT, Oberstudienrat i. R., Hannover, Meterstraße 19/20.

schließen in jeder Weise gestützt. Da die Larven dieser Insekten zum Teil gattungs-, zum Teil sogar artspezifisch an die verschiedensten Typen stehender und fließender, warmer und kalter Gewässer gebunden sind, folgerte bereits ULMER, daß die Standorte der Bernsteinwälder vom subtropischen Flachland bis in die kalgemäßigten Bergeshöhen gereicht haben müssen.

Zum Problem der extrem gesteigerten Harzbildung lieferten die Gewebebilder des der vorliegenden Untersuchung zugrunde liegenden Materials, besonders der „Zwiebäcke“, wertvolle Beiträge. Zahlreiche Beobachtungen an den fossilen Objekten, an Harzungsversuchen bei 7 rezenten *Pinus*-Arten und an Experimenten in Aufzuchtversuchen auch von Wärmeformen unter verschiedenen Bodenbedingungen weisen auf Störungen des ernährungsphysiologischen Gleichgewichts als Ursache krankhaft erhöhter Harzproduktion hin. Über diese ausgedehnten Experimente wird gesondert in der botanischen Literatur berichtet werden.

Für Standort und Lebensgeschichte der Bernsteinwälder ergibt sich danach folgendes Bild: Sie stockten gegen Ausgang der Kreidezeit auf dem hochragenden, nach W und S weit ausgedehnten Urgestein Fennoskandiens. In den niederen, warmen Lagen waren es  $\pm$  lichte Kiefern-Palmen-Savannenwälder, an den Wasserläufen dichtere Kiefern-Hartlaubwälder, bis in höhere Lagen Kiefern-Eichenwälder. Der von NW aus Richtung des heutigen Grönlands erfolgende Einbruch des Tertiär-Meeres bewirkte eine grundlegende Klimaänderung und stellte die Xeromorphen (soweit sie nicht ganz unmittelbar betroffen wurden) vor die Aufgabe einer ernährungsphysiologischen Umstellung. Sie fiel den Kiefern als hohen Spezialisten sicherlich sehr schwer, und die Reaktion war die überaus starke Harzproduktion, an der sie schließlich durch Substanzverlust in Verbindung mit Schädlingsbefall zugrunde gingen. —

Die vorliegende Arbeit bringt zahlreiche verschiedenartige Beobachtungen, aus denen sich diese Vorstellung lückenlos und zwangsfrei ableiten ließ.

**Abstract:** The tissue of the branches of the Tertiary ambertrees has been recognized with the „Lackfilm“- (lacquerfilm) method of E. VOIGT. Several hundreds of wood- and bark-pieces, included in baltic amber, were cut in the three dimensions and gave a complete figure with unexpected details. Consequently the amber-trees belong to the genus *Pinus*.

On the basis of his wood-anatomical researches, H. CONWENTZ in his diagnose of species could not come to a clear decision for a pure *Pinus*-species (as may be easily understood). So, H. CONWENTZ had to include the possibility of his *Pinus succinifera* CONW. being a collective definition of *Pinus*- and *Picea*-species. But to-day, after the bark-anatomical investigations of this paper, the term of amber-trees must be limited to the genus of *Pinus* and has to be given as *Pinus succinifera* (CONW.) emend. SCHUB. Nevertheless, it is still comprising a collective species. In xylotomical view the following features are typical: the development of annual rings is small; the production of summer-wood is often reduced to only one cell-layer; the membrane thickness of the tracheids is remarkably small; the diameter of normal resin ducts is very large — both absolutely and relatively to the width of annual rings —; also in timbers with more extended rings the proportion of the size of spring-wood to that of summer-wood remains the same (modification of the same species).

The research of living rind and dead bark of amber-trees showed firstly the occurrence of typical and well preserved crystals of Calcium-oxalat in well defined cell-layers, the chain-cells of the parenchym; secondly the characteristic structure of tissue of rind and bark is identical with that of now living *Pinus*-species with very numerous cork-layers, forming a mighty periderm. The amber-trees were *Pinus* with a characteristically low production of wood and a very strong production of cork.

Considering the whole amber-flora and in a parallel to the pine-wood-formations of to-day, we are entitled to assume, that there were pine-palm-woods, pine-hardleaf-woods and pine-oak-woods correlating with the difference to the sea-level. This concept, well founded on plantgeography has become evident by G. ULMER's *Trichoptera*-researches of several thousands of inclusions of these insects. From the *Trichoptera* of to-day the larvae of many genera (even also of some species) are only adapted for living in specific types of stagnant or



running, warm or cold waters. As G. ULMER found these species also included in amber, there can be diverted, that in the amber-woods also the different types of these waters were existing. That is: The amber-woods extended from warm subtropical lowlands to the cold-temperated zones of higher mountains. —

The figures of the tissue in the studied material are also correlated to the intensity of production of resin. Especially the so-called biscuits („Zwiebäcke“), a special kind of large pieces cleavable in two plates, have yielded these convincing observations. The abnormally intensified production of resin is considered to be caused by a strong disturbance of the physiological balance.

For the final period of life of the amber-woods the following concept could be found: At the end of the Cretaceous period the woods grew on the highly uprising Fennoscandian crystalline rock extending far towards the west and the south. Then the transgression of the Tertiary sea took place from the NW to the S- and SE-direction. This geological event caused a principal change of climate for the rest of the northern region of the continent. As far as the woods were not directly concerned, the amber-trees had to adapt to the new damper climate. As great specialists the *Pinus succinifera* reacted with a very strong production of resin. By the constant heavy loss of substantial matter the trees were weakened and so susceptible to the attacks of parasites of all kinds.

This paper cites a great number of various observations, which led to this clear concept about amber woods.

Résumé: Pour étudier la structure du tissu des branches des arbres d'ambre jaune tertiaires on faisait usage de la méthode de E. VOIGT. Ceci se passe par le moyen du «Lack-film» (pellicule vernie). Centaines de morceaux de bois, d'écorce vivante et morte enfermés dans l'ambre jaune baltique furent coupés en trois dimensions (transversalement, radialement, tangentiellement) et ensuite examinés. Tous les détails de la structure du tissu des branches du producteur de résine sont finement et parfaitement révélés. Les arbres d'ambre jaune sont donc à ranger parmi les vrais pins (*Pinus*).

A cause des résultats de ses observations de l'anatomie du bois H. CONWENTZ (1890) — en définissant *Pinus succinifera* CONW. — était encore forcé d'admettre la possibilité même de l'existence des espèces de *Picea*. Au moyen de recherches de l'anatomie de l'écorce, par contre, il est parvenu à prouver que le nom commun de pins d'ambre jaune doit être restreint — conforme à la nomenclature — au genre de pins (*Pinus*) et que les arbres doivent être désignés comme *Pinus succinifera* (CONW.) emend. SCHUBERT. Mais malgré cela il s'agit toujours d'une espèce collective avec — en vue xylotomique — des signes caractéristiques suivants: L'accroissement des cernes est faible. La production de bois d'été ne se monte souvent qu'à une couche cellulaire. L'infériorité de l'épaisseur membraneuse de toutes les tracheïdes est frappante. Le diamètre des canaux normaux de résine, en comparaison avec celui des cernes, est absolument comme relativement très large. Dans les bois qui ont des cernes plus larges, la proportion d'épaisseur entre le bois de printemps et le bois d'été reste équivalente (modification d'habitat).

L'examen de l'écorce vivante et morte des arbres d'ambre jaune élucidait l'existence de cristaux typiques de calcium-oxalate bien conservés, qui se trouvent dans certaines couches cellulaires, dans les cellules du parenchyme en forme de chaînes („Kettenparenchymzellen“). La structure du tissu de l'écorce s'accorde avec celle des pins récents, qui montrent une production de périderme particulièrement forte. D'après cela *Pinus succinifera* se distingue par une production très faible de bois mais une production très forte de l'écorce morte.

Selon leur type les forêts d'ambre jaune étaient des forêts de pins qui — en considération de la flore accompagnante et en parallèle aux formations de forêts actuelles — sont à désigner comme des forêts de pins et palmiers, des forêts de pins entremêlées par des arbres à feuillage dur, et des forêts de pins et de chênes (en corrélation à l'altitude). Cette conception bien fondée à l'égard de la géographie botanique, est pareillement confirmée par les expériences de G. ULMER qui a examiné quelques milles d'exemplaires de *Trichoptera* en-

fermés dans l'ambre. Les larves de ces insectes sont adjointes — partiellement conforme à leur genre, partiellement conforme même à leur espèce — aux différents types d'eau stagnant ou coulant, d'eau chaud ou froid. Fondé sur ce fait, il est à supposer que les forêts d'ambre jaune s'étendaient des plaines subtropicales jusqu'aux régions montagneuses à températures froides-modérées.

Les figures de tissu des objets examinés, en particulier des biscuits („Zwiebäcke“), ont contribué à la solution du problème de la production de résine extrêmement élevée. L'observation d'un grand nombre d'objets fossiles, des études faites sur 7 espèces de pins récents à l'égard de leur résine, des expériences à cultiver aussi des formes subtropicales, sous des conditions différentes du sol indiquent que des dérangements de l'équilibre physiologique causent une production de résine maladivement élevée. Ces expériences multiples seront discutées plus tard en détail dans la littérature botanique.

Quant à l'habitat et l'histoire naturelle des forêts d'ambre jaune, on est venu à la conclusion suivante: Vers la fin de la formation crétacique les forêts, d'ambre se trouvaient sur le haut terrain primitif de Fennoscandia qui s'étendait vers l'ouest et le sud. Dans les terrains plus bas et chauds il y avait des forêts ± claires de savane parsemées de pins et de palmiers. Le long des courants d'eau c'étaient des forêts plus épaisses, se composant de pins et d'arbres au feuillage dur. L'ingression de la mer tertiaire du nord-ouest effectuait un changement fondamental du climat et par conséquent forçait les Xéromorphes (en tant qu'ils n'étaient pas concernés directement) à s'adapter physiologiquement à ces nouvelles conditions. Certainement c'était très difficile aux pins comme des spécialistes prononcés. La réaction se démontrait par une production excessive de résine. Le développement annuel du bois fut diminué, les arbres furent affaiblis et, par la perte de substance, exposés aux parasites (fungus et insectes).

L'élaboration présente contient un grand nombre d'observations qui sans peine ont menées à cette conception claire au sujet des arbres d'ambre jaune.

**R e s u m e n :** Se utilizó el método de la película barnizada (Lackfilm) de E. VOIGT, por reconocer en varios cién inclusiones de madera y corteza del ámbar (amarillo) báltico la estructura de los ramos de los árboles terciarios productores de resina. Se cortó así el material en tres direcciones (a través, radiamente y tangente) por efectuar el estudio microscópico. Resultó hasta una fineza no esparada un imagen de la estructura de los ramos, de modo, que puede deducirse: estos arboles son pinos (*Pinus*). — A base de observaciones anatómicas de la m a d e r a H. CONWENTZ (1890) no pudo decidir definitivamente, si el árbol del ambár pertenecía a la especie de *Pinus* o de *Picea*. Ahora, según de investigaciones anatómicas de la c o r t e z a el género de los pinos de ambár (segun las reglas de nomenclatura) queda limitada a la especie de pino silvestre y debe de designificarse con *P. succinifera* (CONW.) emend. SCHUBERT. Pero aún comprende diferentes especies. Xylotomicamente visto valen los característicos siguientes: Formación de cercos anuales débil, muchas veces madera tardía está reducida a un estrato de células, grosor de membrana de todos tracheïdes es visiblemente muy reducido. Absolutamente y relativamente al ancho de los cercos anuales el diámetro de los canales normales de resina es muy extendido. En maderas con cercos anuales mas extensos queda mantenida la proporción de grosor de madera primaria por madera tardía (modificación del lugar). — La investigación de la corteza y del corcho de los árboles de ambár amarillo permitió de reconocer los cristales típicos y bien conservados del oxalato de calcio dentro de seguras capas de células, llamadas células del parenchimo en forma de cadena („Kettenparenchymzellen“). La estructura del tejido de la corteza y del corcho corresponde completamente a seguros tipos de pinos actuales, mostrandose una producción extremadamente forte de la peridermis. — *Pinus succinifera* esta distinguida por eso por una producción débil de madera, pero forte de corcho. — Según su tipo los bosques del pino succinifero fueron selvas de pino mezcladas y considerando la flora acompañante y tomando en cuenta las formaciones de bosques actuales deben ser clasificadas como selvas de pinos-palmas, de pinos mezclados con bosques de follaje duro y de pinos-encinas en relación al nivel del mar. Tal imagen bien definida por la geografía vegetal se confirmó a base

de las investigaciones de „trichopteres“ realizadas por G. ULMER en miles de inclusiones. Por parte las larvas de estos insectos (vistos de su genero especifico) están ligados a los diferentes tipos de aguas estancadas y corrientes, calorosos y fríos. Así queda comprobado, qué las selvas de ambár báltico se extendieron desde las planicies bajas subtropicales hasta alturas frías templadas. — Las imagines de la estructura del material investigado, especialmente de los bizcochos („Zwiebäcke“), suministraron detalles muy valiosos al problema de la producción de resina extremadamente elevada. Numerosas observaciones en el material fósil, en ensayos de resinificación con siete especies de pinos y en experimentos emprendidos por ensayos de producción de formas de calor con varias condiciones del suelo indican interrupcion del equilibrio fisiológico de la alimentación, que tienen que considerarse como causa de la producción de resina morbosamente elevada. En la literatura botánica van a ser referidos estos experimentos. — Para las selvas de pino-ambár resulta la siguiente imagen: Se crecieron sobre la roca primitiva empinada de „Fennoskandia“, que se extendió mas lejos hacia el oeste y el sur al fin de la época cretácica. En los calientes sitios bajos se trataron de selvas esteparias mezcladas con pinos y palmas, en los rios se trataron de bosques densos de pinos y de árboles de fronda. Para las xeromorphas la transgresión del mar terciario significó (si no fueron atacados inmediatamente) una adaptación fisiológica de alimentación por el cambio climatérico fundamental. Como especialistas grandes los pinos (Xeromorphas) reaccionaron con una producción de resina extremadamente fuerte. Esto causó una reducción de sustancia enorme, que debilitó a los árboles. Fueron destruidos por parásitos (hongos e insectos). — La presente relación contiene varias y numerosas observaciones, que comprueban completamente esta idea.

# Inhalt

Kurzfassung . . . . .	3
Abstract . . . . .	4
Résumé . . . . .	5
Resumen . . . . .	6
Verzeichnis der Tafeln . . . . .	10
Vorwort . . . . .	12
I. Einführung . . . . .	13
A. Aufgabe und Stand der Forschung . . . . .	13
B. <i>Pinus</i> -Arten als Charakterbäume der Bernsteinwälder und jetztzeitliche Föhrenwälder als Vorbilder . . . . .	15
C. Untersuchtes Material und Arbeitsweise . . . . .	18
II. Das Holz der Bernsteinkiefern . . . . .	21
A. Der Querschnitt . . . . .	21
1. Zweighölzer aus Trockenklima . . . . .	21
2. Wurzelholz? . . . . .	24
3. Zweig- oder Astholz als Spiegel schwankenden Klimas oder differierender Standorte . . . . .	27
4. Relative Feinheit der Tracheiden-Membranen, besonders des Spätholzes, ein Charakteristikum der Bernsteinkiefern .	29
5. Normale und anomale Harzkanäle . . . . .	33
6. Die Tüpfelung der Quertracheiden . . . . .	38
7. Die Markkrone . . . . .	39
8. Die primäre Rinde von Zweigen . . . . .	40
9. Zusammenfassung (Kap. II, A) . . . . .	41
B. Der Radialschnitt . . . . .	43
1. Wechsellagerung von Früh- und Spätholz . . . . .	43
2. Die Markstrahlen . . . . .	45
3. Die Harzkanäle . . . . .	49
4. Zusammenfassung (Kap. II, B) . . . . .	50
C. Der Tangentialschnitt . . . . .	50
1. Längstracheiden und Markstrahlen im Succinose-Prozeß . . . . .	51
2. Der fortgeschrittene Succinose-Prozeß im Holz . . . . .	54
3. Der Succinose-Prozeß der Harzkanäle . . . . .	56
4. Die Bindung des Succinose-Prozesses an parenchymatische Gewebeelemente . . . . .	57
5. Gewebebilder von Fraßsplittern . . . . .	58
6. Zusammenfassung (Kap. II, C) . . . . .	60
III. Die lebende Rinde . . . . .	63
A. Die Zwiebäcke des Bernsteins . . . . .	63
B. Der Querschnitt durch die lebende Rinde . . . . .	64
1. Der Querschnitt durch die lebende Rinde von <i>Pinus silvestris</i> L. als Modell . . . . .	64
2. Der Querschnitt durch die lebende Rinde von <i>Pinus succinifera</i> (CONW.) emend. . . . .	66
3. Zusammenfassung (Kap. III, B) . . . . .	69

C.	Der Radialschnitt durch die lebende Rinde . . . . .	70
1.	Der Radialschnitt durch die lebende Rinde von <i>Pinus palustris</i> MILL. als Modell . . . . .	71
2.	Der Radialschnitt durch die lebende Rinde von <i>Pinus succinifera</i> (CONW.) emend. . . . .	71
a)	Siebzellen, Kettenparenchym und Rindenstrahlen . . . . .	71
b)	Die Kristallbehälter . . . . .	74
c)	Plasma-Degeneration in den Kettenparenchymzellen . . . . .	76
d)	Das histologische Bild anomalen Rindenparenchyms . . . . .	76
e)	Zusammenfassung (Kap. III, C) . . . . .	78
D.	Der Tangentialschnitt durch die lebende Rinde, vornehmlich die Zwiebäcke . . . . .	79
1.	Rindenstrahlen des normalen Gewebes im Vergleich zu denen in Succinose . . . . .	79
2.	Kettenparenchym, Siebzellen und Kristallzellen . . . . .	82
3.	Die Succinose in der Safthaut . . . . .	83
4.	Das großzellige Parenchym vom Typ des Sekretionsgewebes aus Kambiumnähe . . . . .	85
5.	Verkiente Rinde . . . . .	87
6.	Die lebende Rinde einer zweiten, gutwüchsigen Kiefernart? . . . . .	88
7.	Zusammenfassung (Kap. III, D) . . . . .	88
IV.	Die tote Borke . . . . .	91
A.	Borkenfunde im Brack . . . . .	91
B.	Quer- und Radialschnitte durch Borke . . . . .	94
1.	Die Borke von <i>Pinus palustris</i> MILL. als Modell . . . . .	95
2.	Der Querschnitt von <i>Pinus succinifera</i> (CONW.) emend. . . . .	97
3.	Der Radialschnitt von <i>Pinus succinifera</i> (CONW.) emend. . . . .	99
C.	Der Tangentialschnitt durch Borke . . . . .	101
1.	Die parenchymatischen Elemente des Korks . . . . .	101
2.	Der Buchtenkork . . . . .	102
3.	Der Reihenbuchenkork, ein Charakteristikum der Wurzel . . . . .	106
D.	Zusammenfassung (Kap. IV) . . . . .	106
V.	Untersuchung besonderer Bernsteinvarietäten . . . . .	109
A.	Der Beckerit . . . . .	109
B.	Der marmorierte Bernstein . . . . .	110
C.	Der Gedanit . . . . .	110
VI.	Zusammenschau . . . . .	113
A.	Die Anatomie des Achsenorgans von <i>Pinus succinifera</i> (CONW.) emend. . . . .	113
B.	Der Harzungsprozeß . . . . .	115
C.	Vom Leben und Sterben der Bernsteinwälder . . . . .	119
1.	Betrachtung der Bernstein-Inklusen unter pflanzengeographischen Gesichtspunkten . . . . .	119
2.	Einbeziehung geologisch-klimatologischer Faktoren in die Aufgabe der Rekonstruktion von Bildern der Bernsteinwälder . . . . .	133
Schrifttum	. . . . .	141
Autorenregister	. . . . .	144
Orts- und Sachregister	. . . . .	145
Tafeln 1—21		

## Verzeichnis der Tafeln

- Tafel 1. *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Querschnitt durch zum Teil zersetztes Holz — Brackstück, zersägt — Auflichtaufnahme des Saumes eines Korkhäutchens — Teil des Querschnitts durch einen mehr als 30jährigen Ast — Schmale Jahresringe desselben Präparates. 100×.
- Tafel 2. *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Harzgang 200× — Holzquerschnitt mit sehr scharfer Jahresringgrenze — Querschnitt eines Jahresringes aus dem Holz einer anscheinend zweiten *Pinus*-Art (Standortvariante) — *Pinus elliottii* ENGLM.: Stammholzquerschnitt aus sehr stark harzender Wundnähe.
- Tafel 3: Fraßgang eines Insektes im Querschnittsbild — Kennzeichnender Querschnitt durch Holz mit Quertracheiden dreier Markstrahlen.
- Tafel 4. *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Holz-Querschnitt — *Pinus montana* MILLER: Teil eines Querschnitts durch die Mitte eines Zweiges von der Markkrone — *Pinus strobus* L.: Querschnitt durch die mittleren Jahresringe einer fingerdicken Wurzel — *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Querschnitt durch die primäre Rinde eines 17jährigen Zweiges — Einzelner primärer Harzkanal desselben Präparates. 80×.
- Tafel 5. *Pinus resinosa* AIT.: Segment eines Querschnitts durch einen 7jährigen Zweig — *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Radialschnitt durch gesundes, z. Z. der Harzkonservierung aber nicht mehr lebensfrisches Holz — Radialschnitt desselben Objektes. 100×.
- Tafel 6. Radialschnitte durch Holz — Nagesplitter aus dem Fraßgang eines Insektes — Harzkanäle im Frühholz.
- Tafel 7. Zwei Nagesplitter aus Holz — Radial/Tangentialschnitt durch Holz — Tangentialschnitt durch relativ gesundes Holz mit sehr zahlreichen Markstrahlen.
- Tafel 8. *Pinus strobus* L.: Harzkanal erfüllt mit großen unregelmäßigen dünnwandigen Sekretzellen; Radialschnitt — *Pinus silvestris* L.: Harzkanal im Frühholz; Radialschnitt.
- Tafel 9. Tangentialschnitt durch sekundär verkientes Holz mit zahlreichen hohen, einschichtigen Markstrahlen — stark harzender, mehrschichtiger Markstrahl desselben Präparates — Teil eines cm-langen, senkrechten Harzkanals in Kambiumnähe — Nagesplitter aus „marmoriertem“ Bernstein.
- Tafel 10. *Pinus elliottii* ENGLM.; Tangentialschnitt durch jüngsten Splint aus Kambiumnähe — *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Querschnitt durch Rindenzone II — Lebende Rinde quer; Sprengwirkung des eingeflossenen Harzes — Querschnitt durch Rindenzone II aus Wundnähe mit vorverlegter 1. Korklamelle.
- Tafel 11. *Pinus silvestris* L.: Querschnitt durch jüngsten Splint bis Rindenzone II — Querschnitt durch Rindenzonen I—III aus Wundnähe — *Pinus palustris* MILLER: Querschnitt durch Rindenzone III mit vorverlegter 1. Korklamelle — Radialschnitt durch Rindenzone II.

- Tafel 12. Radialschnitte durch Rindenzone II u. I: Siebzellenpakete — Regelmäßige Wechsellagerung — Rindenstrahl überquert zwischen Kettenparenchymzellen-Lagen mehrere Siebzellenpakete — In Succinose befindliche Rindenzone II — Wechsellagerung von Siebzellenpaketen mit Kettenparenchymzellen-Reihen, größtenteils in Kristallzellen umgewandelt.
- Tafel 13: *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Radialschnitte durch Rindenzonen I und II — *Pinus palustris* MILLER: Tangentialschnitt durch Rindenzone II — *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Radial-tangentialer Schnitt durch Rindenzone II — Kettenparenchymzellen-Reihe aus in Succinose begriffener Rindenzone I eines „Zwiebacks“.
- Tafel 14. Tangentialschnitte: Kettenparenchymzellen-Lage — Rindenzone I eines „Zwiebacks“ — Siebzellenfeld.
- Tafel 15. Tangentialschnitte durch: lebende Rindenzone II — Kettenparenchymzellen-Lage der Rindenzone I — Siebzellenfeld der Rindenzone II — Rindenzone I von der Spaltfuge eines „Zwiebacks“.
- Tafel 16. Tangentialfilm der Schichtfuge eines „Zwiebacks“ — Querschnitt durch Korklamelle aus Buchtenkork — Radialschnitt durch junge Borkenschicht — Tangentialschnitte durch Rindenzonen I—III.
- Tafel 17. *Pinus succinifera* (CONW.) emend.: Radialschnitt durch junge Borkenschicht — *Pinus palustris* MILLER: Querschnitt durch intakte Borkenschuppe mit periodischem Aufbau aus Borkenschichten und Resten der ehemaligen Rindenzone III.
- Tafel 18. Tangentialschnitte: Basisnähe der Grenzlage von Korkparenchym zum Buchtenkork — Phellogennahes Gewebe mit alterndem Plasma („Fensterbildung“ balsamig-ölgiger Tropfenzerfall) — Jugendlicher Buchtenkork aus phellogennaher Zone: Plasma im Zustand der Plasmolyse — Phellogennahe Zone: Plasma noch nicht in Alterung — Phellogennahe Zellen,  $525\times$  — Jugendlicher Buchtenkork mit dunklerem Plasma.
- Tafel 19: Tangentialschnitte durch: Buchtenkork — Radialwände des alten, typischen Buchtenkorkes — Alter, reihenförmig angeordneter Buchtenkork (Kork eines Wurzelholzes) — Reihenbuchenkork — Fraßsplitter aus „marmoriertem“ Stein.  $100\times$  und  $200\times$ .
- Tafel 20. Holz, quer, mit 3 riesigen Harzkanälen — Querschnitte durch weitringiges Holz — Splint im Zustand echter Verkienung — Rindenzone I, quer und tangential.
- Tafel 21. Rindenzonen II und III, tangential — Borkenschuppen in  $\frac{1}{2}$  und  $\frac{1}{3}$  natürl. Größe.

## Vorwort

Die Anregung zu der sich über zwei Jahrzehnte erstreckenden Arbeit und zugleich auch den Hinweis auf die Lackfilmmethode E. VOIGT's danke ich dem damaligen Leiter der Staatlichen Bernsteinwerke in Königsberg i. Pr., Herrn Bergrat a. D. HANS LOEBNER. — Die Wiederherstellung der Verbindungen mit amerikanischen Forstwissenschaftlern und damit die Möglichkeit der Beschaffung rezenten Vergleichsmaterials danke ich im besonderen Maße unserm Altmeister der Deutschen Dendrologie, Herrn Oberlandforstmeister Dr. C. A. SCHENCK †, Lindenfels.

In gleicher Weise bin ich Herrn Professor Dr. E. WIEDEMANN †, seinerzeit Leiter des gesamtdeutschen forstlichen Versuchswesens in Eberswalde, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Für materielle und finanzielle Hilfe bei der Durchführung der Untersuchungen und zur Drucklegung der Arbeit ist der Verfasser der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu verbindlichem Dank verpflichtet.



## I. Einführung

### A. Aufgabe und Stand der Forschung

Seit der Zeit der ersten intensiven Studien über die pflanzlichen Einschlüsse des baltischen Bernsteins in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts [H. R. GOEPERT & A. MENGE (1883) und besonders H. CONWENTZ (1886; 1890) sowie anschließend R. KLEBS (1906) am Material der CASPARYSCHEN Sammlung] ist eine gründliche Durcharbeitung des pflanzlichen Inklusenmaterials dieses zur Fossilierung so außerordentlich gut geeigneten Harzes nicht mehr erfolgt. Das ist um so erstaunlicher, als seit der Einführung der bergmännischen Gewinnung des Bernsteins im Tagebau zu Palmnicken an der samländischen Küste etwa um 1920 die Staatliche Bernsteinsammlung der Universität Königsberg i. Pr. unter Leitung von Prof. K. ANDRÉE durch das verständnisvolle Entgegenkommen der Bernsteinwerke immer reichhaltiger wurde. Die Ursache für diese Stagnation der Forschung liegt zum Teil in der Verlagerung des allgemeinen botanischen Interesses zunächst unter anderem auf das Gebiet der Physiologie und dann auf das der Vererbungslehre. Immer mehr schwand die Anteilnahme der Biologen an paläontologischen Fragen. Gerade im Falle der pflanzlichen Bernsteininklusen ist dies außerordentlich bedauerlich. Denn das Gesamtproblem der Bernsteinbildung und damit wenigstens teilweise auch dasjenige der Harzung rezenter Koniferen erscheint durch eine gründliche Erforschung des geborgenen Inklusenmaterials ansprechbar. Diese Lücke in unserer Erkenntnis konnte aber auch aus einem anderen, methodischen Grunde bis heute nicht geschlossen werden: Die mikroskopische Untersuchung der Einschlüsse war bislang in erster Linie, fast ganz ausschließlich, an Dünnschliffe gebunden, deren Herstellung sehr mühevoll und zeitraubend ist und deren Beobachtung und Auswertung immer nur auf wenige, glücklich gelagerte Fälle beschränkt bleiben wird. So ist es durchaus nicht verwunderlich, daß die paläobotanischen Schätze der Königsberger Bernsteinsammlung (und nicht nur dieser!) wissenschaftlich nicht in wünschenswertem Maße ausgewertet werden konnten. Alle Bemühungen ANDRÉE's, hier Abhilfe zu schaffen und die Bernsteinforschung im Kardinalproblem vorwärts zu bringen, mußten bei dieser Sachlage leider erfolglos bleiben.

Diese Situation änderte sich, als bei den bekannten Geiseltalforschungen die Lackfilmmethode VOIGT's in großem Umfang und mit bestem Erfolg in die Paläontologie eingeführt und später auch auf manchen anderen Forschungszweig ausgedehnt wurde. Auf Anregung von Herrn H. LOEBNER, dem damaligen Leiter der Bernsteinwerke, wandte E. VOIGT im Jahre 1937 diese Präparationsmethode erstmalig auf tierische Einschlüsse des Bernsteins an. Er fand auf den abgezogenen Filmen vorsichtig aufgesägter Insekten-Inklusen einwandfrei erkennbare Gewebereste, unter anderem gut erhaltene Muskulatur. Damit wurde die bisherige Ansicht, Insekteneinschlüsse seien nur noch Hohlkörper, widerlegt. —

Im Jahre 1939 erfolgte im Heft 4 der „Bernsteinforschungen“, Berlin, die Veröffentlichung der „Mikroskopischen Untersuchungen pflanzlicher Einschlüsse des Bernsteins; Teil I“ von KURT SCHUBERT. Auch dieser Studie lag die Anwendung der Lackfilmmethode zugrunde. Die Arbeit beschäftigte sich fast ausschließlich mit der

Untersuchung des Holzkörpers der Sammelart *Pinus succinifera* CONW.<sup>2)</sup>, erbrachte aber darüber hinaus den Nachweis der praktisch unbegrenzten Brauchbarkeit der neuen Arbeitsweise bei der Erforschung der Bernsteininkluden. Das Material dieser Arbeit war noch bewußt auf schon makroskopisch als Holz erkennbare Volleinschlüsse und auf wenigstens noch teilweise von Harz umschlossene Zweigfragmente beschränkt. Dadurch sollte eine sonst mögliche Verwechslung mit in die Lagerstätte der „Blauen Erde“ eingeschleppten Fremdhölzern vermieden werden.

In der „Paläontographica“ (SCHUBERT 1953) erschien dann — durch die Zeitumstände bedingt, sehr verspätet — der zweite Teil der Arbeit. Er ist der Untersuchung der Rinden- und Borkeneinschlüsse gewidmet. Diese konnten im Handstück selbst nach Anschleifen und Polieren zum größten Teil nicht unmittelbar makroskopisch ihrer Natur nach erkannt werden. Erst die Lackfilmmethode wies ihr eigentliches Wesen aus. Da seitdem die weitere Erforschung des über die Wirren des staatlichen Zusammenbruchs mir noch erhalten gebliebenen Einschlußmaterials intensiv vorwärts getragen, zudem vor allem durch Paralleluntersuchungen an rezenten *Pinaceae* erweitert und damit in den Ergebnissen gefestigt wurde, erscheint eine zusammenfassende Darstellung der Anatomie von Holz, Rinde und Borke der Bernsteinkiefern und der Frage der Bernsteinbildung berechtigt. Dabei wird sich zeigen, daß dieses sehr komplexe Problem nicht nur die verschiedensten Teilgebiete der Botanik umfaßt, sondern daß es ohne gleichzeitige Berücksichtigung chemischer und geologischer Gesichtspunkte nicht erfolgreich bearbeitet werden kann. —

Einen kleinen Teil der Untersuchungsergebnisse hat Verfasser bereits auf der Tagung der Dt. Bot. Ges. 1956 in Hann.-Münden vorgetragen.

Mehrere eigene Aufnahmen der beifolgenden Tafeln sind aus vorangegangenen Bernsteinarbeiten des Verfassers entnommen. Auch die Herstellung aller anderen Photos verdanke ich zunächst Herrn Gartenmeister ERNST BARTENS vom Berggarten Herrenhausen (Hannover). Herrn BARTENS' stete Hilfsbereitschaft ermöglichte es, ein beachtliches Bildarchiv über den Gewebenaufbau der Bernsteinkiefern zusammenzustellen, welches die Beweiskraft der Untersuchungen sichert. — Um die Abbildungen, die ursprünglich zu sehr verschiedenen Zeiten und mit sehr unterschiedlichen optischen Geräten aufgenommen wurden, auf möglichst vergleichbare Vergrößerungen zu bringen, wurden die Schwarz-weiß-Aufnahmen noch einmal in der Bundesanstalt für Bodenforschung in Hannover hergestellt. Für das große Entgegenkommen sage ich Herrn Direktor Prof. VON GAERTNER und Herrn K. MÄDLER meinen verbindlichsten Dank. —

Das grundlegende Werk über die pflanzlichen Einschlüsse des Bernsteins, soweit es die eigentlichen Harzspender betrifft, auf dem jede spätere Arbeit aufzubauen hat, ist die „Monographie der baltischen Bernsteinbäume“ von H. CONWENTZ, Danzig 1890, mit ihren prächtigen, farbigen Abbildungen. Der Verfasser hat zur Zeit des Höhepunktes holzanatomischen Interesses die ihm zugänglichen D ü n n s c h l i f f - P r ä p a r a t e von Bernsteinhölzern (Quer-, Radial- und Tangentialschliffe) der verschiedensten Sammlungen untersucht und sie im Literaturstudium mit entsprechenden Befunden an jetzzeitlichen Arten verglichen. Die Anzahl der zur Untersuchung gut geeigneten Objekte war allerdings s e h r klein, nur ein einziges Stück enthielt Rinde und Borke!

Hatte H. R. GOEPPERT (1853) die Bernsteinhölzer acht verschiedenen Abietineen zugerechnet, so faßte H. CONWENTZ (1886) zunächst alle diese zu einer einzigen *Picea*-Art zusammen und bildete 1890, vornehmlich auf Grund der holzanatomischen Befunde, eine einzige Sammelart *Pinus succinifera* CONW. Im Hinblick auch auf die Nadelbefunde kann man zunächst Zweifel hegen, ob die vollkommene Ausscheidung von *Picea*-

<sup>2)</sup> Bisherige Namengebung.

Arten aus dem Kreis der Harzspender der Bernsteinwälder berechtigt ist. Am begründetsten aber ist eine Kritik an dieser Schlußfolgerung, betrachtet man die zahlenmäßig so schmale Basis, auf der sie erwachsen ist. Berücksichtigt man die mutmaßlichen pflanzengeographischen Bedingungen der Bernsteinwälder sowie die anschließenden geologischen Vorgänge, auf beides wird noch näher einzugehen sein, so spricht — aufbauend auf die im folgenden vorzulegenden Befunde — alles dafür, die Bernsteinwälder als Kiefernwälder anzusehen. — Zudem hatten die Bernsteinwälder aller Wahrscheinlichkeit nach sehr lange Zeiten bestanden und sich währenddessen in ihrer Zusammensetzung bis zu ihrem Sterben auch verändert. Diese Wälder als Ganzes sind wie ihre Komponenten gewiß keine Konstanten gewesen. Wer vermochte, aus diesem Prozeß auf Grund der seinerzeit zugänglichen Objekte und der geringen, sicher fundierten, Erkenntnisse mehr als ein Momentbild zu rekonstruieren! Unter diesem Gesichtspunkte und unter Hinweis auf das jetzt vorliegende, ausgedehnte Untersuchungsmaterial erscheint es geboten, die Bernsteinforschung wieder aufzunehmen.

### B. *Pinus*-Arten als Charakterbäume der Bernsteinwälder und jetztzeitliche Föhrenwälder als Vorbilder

Die Lackfilmmethode hat es erlaubt, das Untersuchungsmaterial auf viele Hunderte von Objekten auszudehnen. Vor allem die „lebende Rinde“, die „Safthaut“ im Sprachgebrauch des Forstmannes, und die wegen ihrer Sprödigkeit sonst so unzugängliche Borke ergaben in den „Zwiebäcken“ bzw. im Brack des Bernsteins das bisher der Untersuchung verschlossene aber sehr ergiebige Material. Jedoch auch diese zahlreichen, durchforschten Objekte mögen im Hinblick auf die räumliche Verbreitung und die zeitliche Dauer der Bernsteinwälder noch immer nicht als genügend erscheinen, um ein abschließendes Bild zu gewinnen.

Ein überraschendes Ergebnis der neuen Arbeiten mit der Lackfilmmethode ist eine Bestätigung aber gleichzeitige Einengung der Namengebung der Bernsteinkiefern als *Pinus succinifera* (CONW.) emend. und eine Modifizierung der Ansicht von H. CONWENTZ über die Bernsteinwälder.

Das regelmäßige Auftreten langgestreckter, säulenförmiger, monokliner Kristalle von Calciumoxalat-Monohydrat in bestimmten Gewebe-Elementen der sekundären Rinde und gleichzeitig das Fehlen von gegeneinander versetzten, senkrechten Platten sklerenchymatischer Zellen in tangentialer Anordnung innerhalb dieser sekundären Rinde sprechen in gleichem Sinne für das ausschließliche Auftreten von *Pinus*-Arten wie für das Fehlen jeder *Picea*-Art.

Nunmehr schließt die Namengebung „*Pinus succinifera* (CONW.) emend.“ die ursprünglich noch einbegriffene Möglichkeit einer *Picea* aus. Sie beschränkt sich jetzt ganz auf Angehörige der Gattung *Pinus*, wie es den Nomenklaturregeln entspricht. Es bleibt nur noch eine einzige scheinbare Unstimmigkeit zu klären: Die alten Bernsteinforscher haben Funde von Einzelnadeln beschrieben, die sie veranlaßten, diese zu *Picea*-Arten zu rechnen. Daraus wäre zu folgern, daß Mischwälder aus Angehörigen der beiden Abietineen-Gattungen *Pinus* und *Picea* wenigstens stellenweise bestanden hätten. In vom Menschen angelegten Forsten ist das sehr wohl möglich. In

Naturwäldern ist dieses Nebeneinander aber eine Ausnahme, denn die Lebensansprüche von Kiefern und Fichten sind vor allem in wärmeren Zonen zu verschieden. Aber es gibt noch ein weiteres Indizium, das gegen das Vorkommen von *Picea*-Arten in den Bernsteinwäldern spricht: Bei den Aufzuchtversuchen der verschiedensten *Pinus*-Arten hat sich ergeben, daß vornehmlich Wärmeformen in den ersten Jugendjahren in der basalen Hälfte jedes Jahrestriebes Einzelnadeln entwickeln. Erst in der oberen Triebhälfte kommen die normalen Nadelbündel zur Ausbildung. Dies gilt zum Beispiel für *Pinus pinea* L., *P. elliottii* ENGLM. und *P. insignis*. Damit können sehr wohl die als *Picea*-Nadeln bestimmten Objekte *Pinus*-Nadeln von Jugendformen sein. Eine genaue vergleichende Untersuchung der rezenten und fossilen Nadeln wäre sehr erwünscht.

So ist es nach dem heutigen Stande der Forschung durchaus berechtigt, von einer Sammelart *Pinus succinifera* (CONW.) emend. als dem Hauptproduzenten des baltischen Bernsteins zu sprechen. Damit ist aber nicht gesagt, daß „der Bernsteinwald“ in bezug auf die Kiefern annähernd eine „Monokultur“ gewesen sein mag. Man muß sich denselben vielmehr als einen auch im Hinblick auf die Koniferen zum Teil höhengegliederten Mischwald vorstellen, wie er ähnlich auch heute noch — allerdings kaum irgendwo so stark harzend — auf der nördlichen Hemisphäre der alten und besonders der neuen Welt an den verschiedensten Stellen zu finden ist.

Ein Beispiel für die Vorstellung eines sich durch verschiedene Höhen ziehenden Mischareals liefern unsere Alpen mit den Arten:

*Pinus silvestris* L. zum Beispiel an sandig-kiesigen Flußufern und Gründen  
(oberes Gschnitztal),

*Pinus nigra* ARNOLD in den mittleren Lagen der Ostalpen,  
besonders auch auf Kalkböden,

*Pinus cembra* L. besonders in den oberen Zonen der Zentralalpen,

*Pinus montana* L. in der Knieh Holzregion, vornehmlich auf sauren Böden.

Auch die verschiedenen Höhenlagen Mittelamerikas tragen in ausgeprägter Weise noch heute ein reichliches Sortiment zum Teil vikariierender Kiefern-Arten. Besonders gut wurde dies neuerdings für Mexico durch E. E. M. LOOCK (1950) und für Guatemala durch FR. SCHWERDTFEGER (1953) dargetan. Am Aufbau dieses gesetzmäßigen Mosaiks beteiligen sich hauptsächlich folgende Arten:

*Pinus oocarpa* SCHIED. (800 m)

*Pinus tenuifolia* BENTH. (1300—1400 m)

*Pinus strobus* var. *chiapensis* MARTINEZ (1500 m)

*Pinus pseudostrobus* LINDLEY (bis 2400 m)

*Pinus rudis* ENDL. (bis 2400 m)

(ungefähre Höhenlage des hauptsächlichsten Verbreitungsgebietes).

Es bedarf keiner weiteren Erörterung, daß die Reihenfolge der mit steigender Höhe angeführten Arten örtlichen, durch Bodenverhältnisse und Klima bedingten Abweichungen unterliegt. Zwischen den Arealen der verschiedenen Arten sind Verzahnungen und Auflösung der Grenzen die Regel. Zudem sind in der Gattung *Pinus* als Windblütler Bastardierungen nicht selten. Oft machen diese eine scharfe Artunterscheidung unmöglich.

Es ist grundsätzlich sehr wohl möglich, daß auch die Bernsteinwälder in ähnlicher Weise sich aus Arten zusammensetzten, die verschiedenen Höhenlagen angepaßt waren.

Die Untersuchungsbefunde sprechen nicht für Wälder, welche unbedingt auf gleicher Unterlage und unter gleichen Klimabedingungen gewachsen sind, wie es für die Sumpfwälder der späteren Braunkohlenperioden charakteristisch ist. Daß der Standort der ehemaligen Bernsteinwälder zum Teil wenigstens ein aus Kristallin aufgebautes Gebirge im fennoskandischen Raum gewesen sein wird, ist zu vermuten. Die neuere geologische Untersuchung der südschwedischen Halbinsel Schonen hat durch die Arbeit von A. CLEVE-EULER & E. HESSLAND (1948) bei Åhus Fröhertär mit Bernsteingehalt über oberer Kreide nachgewiesen. Dieser Befund fügt sich zwanglos in das bisherige Bild über die Bernsteinvorkommen ein. Aber auch er trägt nicht zur Klärung der Frage bei, ob die Bernsteinwälder auf Kristallin, Sand oder Kalkstein gestockt haben. Nach wie vor sind alle drei Möglichkeiten gegeben, denn unter den rezenten Kiefern überwiegen zwar die Bewohner saurer Böden, aber es gibt auch Arten (z. B. *Pinus nigra* ARN.), die kalkhaltige Böden durchaus nicht verschmähen, sogar „kalkhold“ zu sein scheinen. Um dieser Frage der Wuchsfreudigkeit der Kiefern in Abhängigkeit von der Chemie des Bodens näherzukommen, wurden Aussaat- und Aufzuchtversuche an zehn — verschiedenen Sektionen angehörenden — *Pinus*-Species auf 4 verschieden zusammengesetzten Böden in großen Reihen durchgeführt. Aus ihnen ergibt sich, daß — zum Beispiel von der Schwarzkiefer abgesehen — die untersuchten Arten auf kalkreichen Böden am schlechtesten gedeihen. Damit erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß auch die Bernsteinkiefern saure Böden bevorzugt haben werden, fast bis zur Gewißheit. (Ein genauer Bericht über diese Aussaat- und Aufzuchtversuche wird an anderem Orte gegeben werden.)

Andererseits hat aber auch die früher auf Grund der zum Teil subtropischen Begleitflora und -fauna der Bernsteinbäume ausgesprochene Vermutung, daß die Landschaft der Bernsteinwälder Ähnlichkeit mit derjenigen des flachen, diluvialen Schwemmlandes Floridas gehabt haben könnte, pflanzen- und tiergeographisch gesehen, auch heute noch ihre Berechtigung. Hier finden sich unter nur wenig unterschiedlichen Lebensbedingungen — aber nicht in Abhängigkeit von erheblichen Höhendifferenzen — in relativ weiten Räumen verschiedene Kiefernarten. In Florida wachsen zum Beispiel in der Klimasektion 83 in Mischbeständen bzw. vikariierend:

- Pinus elliotii* ENGLM.
- Pinus palustris* MILLER
- Pinus taeda* L.
- Pinus rigida* MILLER
- Pinus clausa* SARG.
- Pinus glabra* WALT.
- Pinus echinata* MILLER.

Es wäre also auch für die Eozänzeit durchaus nicht ausgeschlossen, daß auf boden- und klimamäßig relativ einheitlichen, großen Arealen Bernsteinwälder verschiedener Kiefernarten stockten. Nimmt man den fennoskandischen Raum als den Standort der Bernsteinwälder an, so ist es durchaus möglich, daß beide Arten von Wäldern während der subtropisch-tropischen Tertiärzeit bestanden haben: der nur durch geringe Höhenunterschiede gekennzeichnete Mischwald des Flachlandes am südlichen Rand des Schildes und anschließend der höhengegliederte Berg- und Gebirgswald im zentralen Bereich. — Auf der Suche nach verwandtschaftlichen Zusammenhängen zwischen den Bernsteinkiefern und rezenten Arten der Gattung konnte man vermuten, daß sich im südeuropäischen Raum noch eine *Pinus*-Art als Tertiär-Relikt findet, die als Nachkomme

der Bernsteinkiefern anzusehen wäre. Die bisherigen Untersuchungen haben jedoch für eine Berechtigung dieser Ansicht keine stichhaltigen Anhaltspunkte ergeben. Alle, besonders von älteren Autoren ausgesprochenen Vermutungen über verwandtschaftliche Beziehungen der Bernsteinkiefern mit rezenten Formen und entsprechende Namengebungen sind nicht hinreichend fundiert.

### C. Untersuchtes Material und Arbeitsweise

Der Brack, das hauptsächlichste Objekt der vorliegenden Studie, ist wirtschaftlich minderwertiges Material der im großen betriebenen Bernsteingewinnung. Das gesamte Fördergut gelangt nach der Wäsche zum Verlesen auf ein endloses Band, wo es nach Größe, Beschaffenheit, Reinheit, Farbe, Musterung usw. in sehr zahlreiche Sorten aufgeteilt wird. Einen recht großen Anteil des Materials macht der sogenannte „Brack“ aus. Dies sind zum Teil große, meist aus verschiedenen Harzflüssen zusammengesetzte Bernsteinstücke mit zunächst undefinierbaren, dunklen Einschlüssen und nicht selten starker Verwitterungskruste. Aus ihnen werden durch Bearbeitung mit Spaltnessern die für die Schmuckindustrie noch verwertbaren Teile abgetrennt („geklövt“). Der vom Bernsteinharz  $\pm$  intensiv durchsetzte Rest gelangt in einem rohen Schmelzprozeß zur Aufarbeitung in Bernsteinöl, Kolophonium und Bernsteinsäure.

Die den Brack charakterisierenden dunkelbraunen bis fast schwarzen Einschlüsse waren aus den verschiedensten Gründen bislang der Untersuchung schwer oder gar nicht zugänglich; erst jetzt ist es möglich, die ersten begründeten Aussagen über die den Brack kennzeichnenden Inklusen zu machen. Ein Großteil der nicht in einer bestimmten Gestalt umrissenen Einschlüsse, die sich beim Anschleifen und Polieren des Stückes als aus zahlreichen kleinen oder größeren einzelnen Teilchen zusammengesetzt zu erkennen geben, ist aus fossilisiertem Waldboden entstanden. Die kleinen Partikelchen sind zum Teil anorganischer, zum größten Teil aber braune Zersetzungsprodukte organischer Natur. Sie sind seinerzeit vom frischen, tropfenden Harz eingeschlossen worden, und das Ganze ist zu einem Konglomerat erstarrt. Die Untersuchung dieser Art von Einschlüssen war auch mit Hilfe der Lackfilmmethode bislang wenig ergiebig. Dem Botaniker zeigten sich fast nur Detritus-Bestandteile sehr unterschiedlichen Zersetzungsgrades, die keine weiterreichenden Folgerungen gestatteten. Das schließt aber nicht aus, daß der Zoologe in diesem Material noch interessante Vertreter der Bodenfauna wird nachweisen können.

Eine zweite, allerdings seltene Art von Brackeinschlüssen fand sich zwischen zwei Lagen tropfig übereinander geflossenen Harzes, in den sogenannten „Schrauben“, auf ihrer Schichtfläche. Es sind meist hauchdünne Zonen feinkörnigen anorganischen Materials, dessen auf dem Lackfilm haftende Partikelchen unter gekreuzten Nicols Dichroismus zeigen. Organische Reste sind kaum je zu beobachten. Die geringe, nicht sehr unterschiedliche Korngröße dieses Materials und ihre fast ausschließlich anorganische Natur machen es sehr wahrscheinlich, daß es sich um Staub handelt, der auf frisches, fängiges Harz aufgeweht und vom nächsten Harzfluß zugedeckt wurde. Bereits diese Funde sprechen für die weiter unten genau zu entwickelnde und zu belegende Vorstellung, daß die Bernsteinwälder wenigstens zum Teil nicht dichte Baumbestände, sondern schütterere (Steppen-) Wälder waren, durch die der Wind Staubwolken fegte.

Ein weiterer, sehr großer Anteil des Bracks kann aussortiert und untersucht werden, wenn man die rohen Bernsteinstücke anschleift und poliert und die zum Teil sehr

großen, flächigen, oft blattdünnen, nicht selten aber auch cm-dicken, braunschwarzen Einschlüsse wechselnder Gestalt findet, von denen man sogleich vermutet, daß es sich um Korkhäute bzw. Borke handelt. Über die Untersuchung dieser Stücke wird ausführlich ab Seite 91 berichtet.

In dieser Übersicht über die verschiedenen Arten der Brackeinschlüsse darf aber nicht übersehen werden, daß es eine sehr große Zahl von Inkluden gibt, die der Untersuchung und sicheren Deutung ganz außerordentliche Schwierigkeiten bereiten. Es sind jene, die ganz oder teilweise gelbrot bis rot statt braunschwarz gefärbt sind, die beim Schneiden an der Säge Funken reißen und deren Filme charakteristische Kristalle von Schwefelkies in zum Teil großer Menge zeigen. Da sich nicht gar zu selten auch noch Reste der gegen Zersetzung sehr widerstandsfähigen Korklamellen der Borke finden, lagen ursprünglich Korkhäute bzw. Borkenschuppen zwischen zwei Harzlagen vor, die meist schon primär einen freien Anbruch hatten. Durch ihn drangen die Bodenwässer und das Transportwasser der Flüsse und des Meeres ein. Dadurch erfolgte die  $\pm$  weitgehende Zersetzung des pflanzlichen Gewebes und dann die der umgebenden Harzschicht. Bei der Einbettung in den Faulschlamm des Wattenmeeres mit seinem hohen Gehalt an Schwefelwasserstoff kam es durch Umsetzung mit den eisenhaltigen Wässern zur Auskristallisierung von Schwefelkies. So liefern die Lackfilme selbst von diesen stark zersetzten Einschlüssen wertvolle Beiträge zum Gesamtbild des Bernsteins.

Zur Handhabung und Auswertung der Lackfilmmethode beim Bernstein ist folgendes zu sagen: Der Lack stellt einen Zellulose-Ester in leicht verdampfendem Lösungsmittel dar und wird in nicht zu dicker Schicht über den frischen, von Sägekrümeln sorgfältig gereinigten Sägeschnitt oder den frischen, oft tangentialen Anbruch der Inkluse ausgestrichen. Er zieht zum Teil in das poröse Pflanzengewebe ein. Auf dem dichten, glatten Bernstein aber bildet er eine feine, ebene, nur oberflächlich aufliegende Haut. Bei der sofort beginnenden Verdunstung des Lösungsmittels werden leider in nicht zu kontrollierendem Maße kleinere und größere Gasblasen eingeschlossen. Nachdem der Film abgeschieden und getrocknet ist, wird er von der Unterlage vorsichtig gelöst. Das gelingt von der glatten Sägefläche des Bernsteins mühelos, aber ohne daß Teile der Unterlage auf dem Film verbleiben. Die Trennung des Films von der Inkluse jedoch erfolgt sehr unterschiedlich. Je nach der Porosität des Gewebes, der Menge des angewandten Lackes und der eventuellen Feuchtigkeit (bei grubenfrisch gewonnenen Objekten) haften dann auf der Filmfläche kleinere oder größere Gewebepartien. Immer aber — und das ist ein erheblicher Mangel der Methode — sind es an Größe und Dicke wechselnde Fetzen. Ihre Gestaltung hat der Untersuchende nicht in der Hand. Man kann zwar zu dick ausgefallene Gewebestücke vorsichtig mit der Rasierklinge von der freien Gegenseite her abtragen. Doch ergeben diese Präparate nur in den seltensten Fällen brauchbare Bilder. Eine weitere Schwierigkeit der Arbeitsweise liegt darin, daß man eine Vollinkluse selbst im allseitig geschliffenen und polierten Handstück kaum je in der gewünschten Orientierung schneiden kann. Man muß also sozusagen „blind“ sägen. Daher sind die meisten dieser Schnitte von Anfang an windschief und die gewonnenen Lackfilmpräparate zur exakten Auswertung, besonders zur photographischen Wiedergabe, nur bedingt geeignet. So ist die Methode mit einem hohen Prozentsatz von Fehlpräparaten belastet. Nicht selten wird das Gewebebild durch ganze Systeme von Brüchen und Rissen gestört, die beim Trennen des Films von der Unterlage entstanden sind. Aus diesen Gründen hat auch die im Hinblick auf die abschließenden Befunde und die sie belegenden Photos so einfach und ergiebig erscheinende Arbeitsweise ihre Grenzen.

Um die Deutung der Beobachtungen dem Niveau der Vermutungen zu entheben und um sie auf möglichst sichere Basis zu stellen, konnte sich der Verfasser nicht mit einem Literaturstudium der Anatomie der rezenten Kiefernarten begnügen. Es wurde vielmehr angestrebt, Holz—Rinden—Borken-Proben möglichst vieler, auch außerhalb Europas lebender *Pinus*-Arten durch eigene mikroskopische Untersuchungen in den Bereich der Arbeit einzubeziehen. Die erste reichhaltige Sammlung frischer Proben und ihre Untersuchungsprotokolle sind in Berlin durch Kriegseinwirkungen zerstört worden. Die Wiederaufnahme der Forschung geschah dann nicht mehr unter systematischen, sondern unter physiologischen Gesichtspunkten, um dem Wesen des Harzungsprozesses im eigentlichen Sinne näherzukommen. Gerade diese Experimente haben zu Gewebebildern geführt, die denjenigen der Bernsteinkiefern sehr ähneln, ja sogar entsprechen. Damit ist der Prozeß der Succinose dem Felde der Vermutungen weitgehend entzogen und das Bild vom Leben und Kampf „des“ Bernsteinwaldes etwas klarer geworden. —

In vorliegender Veröffentlichung wird auf diese physiologischen Untersuchungen nur soweit Bezug genommen, wie sie in unmittelbarer Beziehung zum Bernsteinproblem stehen. Die genaue Mitteilung der physiologischen Experimente zum Harzungsprozeß erfolgt in einer gesonderten Abhandlung an anderem Orte. —

In welchen Punkten unterscheidet sich nun diese Arbeit, die sich mit einer kriegsbedingten Unterbrechung über einen Zeitraum von über 20 Jahren erstreckte, von der Monographie von H. CONWENTZ? (Vgl. S. 14.)

1. Die Untersuchungsobjekte wurden vornehmlich, aber nicht ausschließlich dem Brack entnommen. Es waren mehrere Hunderte von Rinden- und Borkeneinschlüssen, die für die Dünnschliffmethode ungeeignet gewesen wären. Von diesen Inkluden wurden mehrere tausend Filmpräparate hergestellt und auf das genaueste mikroskopiert. Damit umfaßt das Untersuchungsmaterial eine ganz beachtliche Breite. Da die Sammlung der besten Inkluden mit ihrer Auswertung durch den Krieg zerstört wurde, stellen die hier vorgelegten Befunde im wesentlichen das Ergebnis der Untersuchung von Einschlüssen zweiter Wahl dar, die allein noch gerettet werden konnten. Welche Möglichkeiten erwarten den Bernsteinforscher, wenn er mit der Erkenntnis von heute an die neuerliche Bearbeitung systematisch ausgewählter Objekte gehen kann!
2. Die Auswertung der Beobachtungen geschah in gründlichem Vergleich mit Experimenten an lebenden Kiefernarten nicht nur Europas.
3. Die dokumentarische Wiedergabe der Befunde erfolgt durch Mikrophotos, um jede unbeabsichtigte subjektive Beeinflussung (durch Vergleich mit den Verhältnissen rezenter Objekte) auszuschließen. —

Damit erscheinen die Beobachtungen wie ihre Deutungen weitgehend gesichert. Das ist um so wichtiger, als das Material für eine Überprüfung und Fortführung der Untersuchungen zurzeit nur in sehr begrenztem Umfange zur Verfügung steht. Es liegt in der Natur der Sache, daß die in dieser Arbeit besprochenen Objekte und die wiedergegebenen Mikrophotos nur einen ganz verschwindenden Teil des Untersuchungsmaterials berücksichtigen. Die Auswahl ist selbstverständlich ohne Voreingenommenheit nur unter dem Gesichtspunkt erfolgt, das durch Häufigkeit und Gesetzmäßigkeit gekennzeichnete Typische gebührend herauszustellen, das Nachgeordnete aber in die Diskussion auch einzubeziehen.



## II. Das Holz der Bernsteinkiefern

Unserer Kenntnis des Bernsteinholzes liegen zunächst die Beobachtungen von R. GOEPPERT & A. MENGE (1883) an 7—800 Hölzern und die späteren von H. CONWENTZ (1890) als mikroskopische Untersuchungen von Dünnschliffen einiger gut erhaltener und schon mit bloßem Auge deutlich als Holz erkennbarer Objekte zugrunde. Dazu kommen nunmehr die Befunde des Verfassers an sehr zahlreichen Stücken des Bracks und nicht zuletzt die an Fraßsplittern aus Bohrgängen von Insektenlarven. Gerade diese zweite Gruppe von Inkluden hat sich für das Studium des zellulären Aufbaues vielfach als besonders geeignet erwiesen. Die Mundwerkzeuge der Insekten und ihrer Larven haben in Verbindung mit der sofortigen und unübertrefflichen Konservierung — von der „Schnitt“orientierung abgesehen — noch feiner gearbeitet, als es das Mikrotom an rezenten Objekten vermag.

### A. Der Querschnitt

Es werden zunächst 11 Querschnittsbilder, darunter 3 Farbaufnahmen von 8 verschiedenen Objekten, vorgelegt. Sie geben über den Aufbau der Jahresringe, über die Harzkanäle, über anomales Holzparenchym und über die Tüpfelung der Längs- und Quertracheiden Auskunft. Die Figuren 4 und 5 auf Tafel 1, und Figur 1 auf Tafel 2, bei schwacher und stärkerer Vergrößerung deuten unter anderem auch auf die Variationsbreite der Mächtigkeit der Jahresringe ein und desselben Holzes hin, ohne Anspruch darauf, ihre Grenzwerte erfaßt zu haben. Es soll hier auch nicht die Frage aufgeworfen werden, ob in den 8 Inkluden Stamm-, Ast-, Zweig- oder gar Wurzelholz vorliegt. Zudem ist die Möglichkeit, daß die untersuchten Funde mehreren *Pinus*-Arten zugehören, nicht von der Hand zu weisen. Wegen der noch viel zu geringen Zahl der untersuchten Inkluden ist das vorliegende Material für variationsstatistische Zwecke naturgemäß noch ungeeignet. Außerdem erscheint es auch sehr zweifelhaft, ob das unausbleibliche Überschneiden der Merkmalsbereiche verschiedener Species selbst ein sehr ausgedehntes statistisches Material deutbar werden läßt.

Die Besprechung der folgenden Abbildungen geschieht unter Einbau von Ergänzungen aus den Beobachtungsprotokollen, welche die Gesamtheit aller angefertigten Präparate umfassen. Die Abbildungen selbst geben naturgemäß nur kleine, aber charakteristische Ausschnitte wieder.

#### 1. Zweighölzer aus Trockenklima

Figur 1 auf Tafel 1, stellt einen Teil des Querschnittes durch einen über 30jährigen Ast (oder Zweig) dar, von dem weder Markkronen noch Rinde erhalten geblieben sind. Die zehn im Bilde erfaßten, in ihrer Breite nur wenig voneinander abweichenden Jahresringe sind auffällig schmal. Dabei ist die Zone der Spätholztracheiden stellenweise sogar bis auf eine einzige Zelllage reduziert. Will man nicht annehmen, daß ein Wurzelholz vorliegt, wozu kein triftiger Grund besteht, so scheint dieses Bild dafür zu sprechen, daß der Baum in einem jahreszeitlich wenig unter-

schiedlichen Klima und dazu mit größter Wahrscheinlichkeit unter wenig günstigen Bedingungen des Bodens und der Feuchtigkeit gelebt hat. Das wären auch Lebensverhältnisse, mit denen die Gattung *Pinus* heute noch auszukommen vermag, aber auf die sie — soweit die bisherigen xylotomischen Untersuchungen der verschiedensten rezenten *Pinus*-Arten reichen — doch nicht in dieser Form der Jahresringbildung reagiert. Bei der sehr großen Artenzahl der Gattung *Pinus* ist es jedoch nicht ausgeschlossen, doch noch eine solche Species zu finden, deren Holzaufbau dem der *Pinus succinifera* (CONW.) emend. nahekommt. Über diese systematisch-anatomische Frage wird an anderer Stelle berichtet, wenn weiteres, zur Zeit schwer zugängliches Untersuchungsmaterial gewonnen ist.

Um der Klimafrage nachzugehen, wurden zum Vergleich unter anderem Vertreter von drei verschiedenen Ökotypen rezenter Kiefernarten holzanatomisch untersucht:

1. *Pinus montana* L., die bekannte Bergföhre des nördlich-gemäßigten europäischen Klimabereichs,
2. *Pinus elliottii* ENGLM. und *Pinus palustris* MILL., beides subtropische Flachlandformen Floridas,
3. *Pinus oocarpa* SCHIED., eine Gebirgsform der Subtropen von El Salvador aus ca. 1200 m Höhe aus dem Gebiete des ehemaligen Nebelwaldes.

Bei allen vier Arten kommt es zur Ausbildung eines starken, nicht selten mächtigen Spätholzes. Die Reaktion des Kambiums auf Umwelteinflüsse, besonders auf Feuchtigkeitsschwankungen, ist wohl bekannt. Würde zur Zeit der Bernsteinkiefern ein auch nur zeitweise mäßig-humides Klima geherrscht haben, müßte mit einer erheblichen Schwankung der Jahresringbreite, vor allem aber auch mit einer ausgesprochenen Spätholzzone, gerechnet werden. So aber hat es den Anschein, als ob die Hölzer mit minimalem Spätholz und dabei mit charakteristisch schmalem Jahreszuwachs in einem gleichmäßig warm-trockenen Klima gewachsen sind. Es könnte sich demnach um eine Savanne oder eine Buschwald-ähnliche Formation auf kargem Untergrund, vielleicht auf Sandstein oder in einer sandigen Landschaft, oder auf saurem Urgesteinsboden gehandelt haben. Sie könnte auch wenigstens teilweise vergleichbar gewesen sein mit derjenigen, die jetzt in der Südafrikanischen Union durch Aufforstung mit mittelamerikanischen Kiefernarten aus der ursprünglichen Steppe geformt wird. Der xeromorphe Charakter der Gattung *Pinus* sowie die im Bernstein herrlich konservierte Begleitflora und -fauna passen gut in diese Vorstellung.

Es wäre nur noch die Frage zu erörtern, ob es berechtigt ist, schon auf Grund der immer wieder bestätigten Befunde an dieser ersten Gruppe von Schnitten so weitreichende Schlüsse zu ziehen. Aber es ist sehr auffällig, daß sich Objekte mit diesen charakteristisch engen Jahresringen im Untersuchungsmaterial relativ sehr häufig finden. Auch H. CONWENTZ (1890) sind sie nicht entgangen, und K. ANDRÉE bildet in seinem Buche (1937) gerade einen solchen Schliff als kennzeichnend ab. Es liegt also eine Gesetzmäßigkeit vor. — Leider ist es trotz aller Bemühungen nicht gelungen, aus typisch aridem Klima (z. B. Kuba, Br. Honduras) Untersuchungsmaterial zu erhalten. Es bleibt demnach die Frage offen, ob unter den rezenten Föhrenarten eine solche mit entsprechender Jahresringbildung zu finden ist. Dazu kommt noch folgende Beobachtung: Alle bislang im Harzungsexperiment vom Verfasser untersuchten *Pinus*-Arten (*P. silvestris* L., *P. strobus* L., *P. nigra* ARN., *P. palustris* MILL., *P. elliottii* ENGLM., *P. lambertiana* DOUGL. und *P. oocarpa* SCHIED.) reagieren auf Verwundung in gleicher Weise: in Wundnähe mit der Bildung ganz erheblich verschmälerter, in ihrer Breite sehr schwankender Holz-Zuwachsstreifen. Diese Gewebereaktion auf

Wundsetzung hält mehrere Jahre an, ehe sich (nicht selten erst nach 8—10 Jahren) die durchschnittlich normale Jahreszuwachsstärke wieder einstellt. Damit könnten auch in den Bernsteinhölzern die nicht selten sehr ausgedehnten Serien schwacher Jahresringe in Verbindung mit einer Verwundung stehen. Und diese ist doch im Experiment der letzte Anlaß für die anomal starke Harzung! Immer noch aber bliebe die Frage nach der Ursache für die überaus schmale Spätholzlage. In keinem der Versuchsbäume war das Spätholz der schmalen Jahresringe soweit reduziert wie bei *Pinus succinifera* (Conw.) emend. Diese Beobachtung schließt jedoch nicht aus, daß doch im Grunde genommen dieselbe Reaktion vorliegt, daß diese sich aber bei einer so wenig wuchsfreudigen Form in ganz besonders auffälliger Weise auswirkt.

In der vorliegenden Figur 4, Tafel 1, ist noch die Tatsache bezeichnend, daß die vier älteren Jahresringe frei von Harzkanälen sind, das Untersuchungsobjekt also zur Zeit ihrer Bildung wenigstens in der Nähe des Beobachtungsfeldes gesund war, im besonderen keine benachbart gelegene harzende Wunde trug. Im darauf folgenden Jahresring aber liegen in charakteristischer Weise angrenzend an das Spätholz zwei relativ zur ganzen Zuwachsbreite ungewöhnlich mächtige Harzgänge. Auch in den später gebildeten Jahresringen finden sich die Harzkanäle häufiger als sonst. — Den unteren Bildrand kennzeichnet ein großes Feld anomalen, harzdurchtränkten Holzparenchyms mit einem großen Harzgang wiederum an der Spätholzgrenze; seitlich anschließend eine durch die Präparation entstandene Gewebelücke.

Bei stärkerer Vergrößerung zeigt Figur 5, Tafel 1, die beiden mächtigen Harzkanäle, von denen der obere von erstarrten Balsamtropfen erfüllt ist, die noch die ursprüngliche Gestalt der Sekretzellen schwach erkennen lassen. Der umgebende, dunkle Ring mit der linksseitigen starken Ausdehnung ist die Gesamtheit der Geleitzellen und des anschließenden anomalen Holzparenchyms. Dieses ist in der Umgebung des unteren Harzganges auf der linken Seite bei der Präparation aufgerissen. — Die sehr zahlreichen dunklen Radialstreifen der Figur sind Markstrahlen. Besonders sie zeigen in ihrer gleichmäßigen Krümmung eine „Aufwölbung“ der Jahresringe. Sie ist die Folge eines Trocknungsprozesses. Das Holz wird demnach abgestorben oder absterbend zur Einbettung in das Bernsteinharz gelangt sein.

Figur 1, Tafel 2, gibt bei noch stärkerer Vergrößerung unterhalb des Harzkanals am rechten Bildrand ein in der radialen Struktur gestörtes Tracheidenfeld wieder. Solche Unregelmäßigkeiten sind schon im normalen Holz in der Nachbarschaft von Harzkanälen nicht selten, nehmen an Häufigkeit und Intensität der Störung aber mit der zusätzlichen Anlage von Harzkanälen auf Wundreiz manchmal sehr stark zu. Sie finden in der Ausbildung des anomalen Holzparenchyms zu tangentialen Platten ihre bezeichnendste, extreme Form. Bei relativ starker Vergrößerung treten die Zelllumina plastisch hervor und geben den Zellen ein räumliches Bild. Dies geht aber auf Kosten der Schärfe der Zellwand. Diese Erscheinung ist auch an Hölzern rezenter Objekte dann zu beobachten, wenn die Schnitte nicht dünn genug ausgefallen sind oder in Kanadabalsam zur Beobachtung gelangen.

In Figur 2, Tafel 2, wird eine Jahresringgrenze eines besonders gut gelungenen Lackfilms bei starker Vergrößerung vorgelegt. In den Radial-Membranen der klar konturierten, leeren Frühholztracheiden sind behöftete Tüpfel zu beobachten. In der gering ausgebildeten Zone der Spätholztracheiden fällt die wenig verdickte Zellmembran ganz besonders auf. Die radial verlaufenden, dunklen Zellstränge sind Markstrahlen, deren ursprünglich reicher organischer Inhalt bei der postmortalen Umsetzung die Dunklung hervorrief. Nur zum geringeren Teil wird es sich um Aufsichten auf die horizontalen Zellwände der Quertracheiden handeln.

Noch manches andere Objekt zeigte ein ähnliches Bild schmäler, nur wenig differenzierter Jahresringe eines im Grunde genommen gesunden Holzes mit nur wenigen, allerdings großen Harzkanälen. Nach Rekonstruktion des Gesamtquerschnitts aus der gleichsinnigen Krümmung der Jahresringe an allen erfaßbaren Stellen des in dieser Figur wiedergegebenen Präparates bauen die wenig-zelligen und daher so schmalen Zuwachsringe ein Achsenorgan von nur ungefähr 2 (!) cm Durchmesser auf. Das kann bei Berücksichtigung von mehr als 30 Jahreszuwachsringen nie und nimmer ein Stämmchen oder ein Ast einer subtropischen Kiefernart aus — wenn auch nur periodisch — feuchtem Klima gewesen sein. Im Vergleich dazu besitzt zum Beispiel eine normalwüchsige *Pinus silvestris* L. aus dem Hannoverschen Stadtwald<sup>3)</sup> in ungefähr 3 m Höhe einen Astdurchmesser von ca. 22 cm mit ungefähr 60 Jahresringen. So sprechen alle Beobachtungen an Querschnitten von sehr vielen Bernsteinhölzern (allen untersuchten!) im gleichen Sinne gegen eine (Sammel-) Kiefernart, die im gemäßigtfeuchten oder tropisch-subtropisch-feuchten Klima beheimatet war.

## 2. Wurzelholz?

Bedenkt man in Verbindung mit der geschilderten Ausbildung der Jahresringe noch die relativ geringe Anzahl von allerdings mächtigen Harzkanälen in den vorliegenden Bernsteinpräparaten, so erhebt sich die Notwendigkeit des Vergleichs mit einem Wurzelholz. In Figur 3, Tafel 4, liegt der Querschnitt durch eine etwa fingerdicke Wurzel von *Pinus strobus* L. in derselben Vergrößerung wie das Holz der Figur 4, Tafel 1, vor. Wenn auch die Vergleichbarkeit der Organe wegen der Artdifferenz angezweifelt werden kann, sind doch die unterscheidenden Merkmale offenkundig und schwerwiegend. Dem überraschend regelmäßigen Aufbau des Bernsteinholzes steht die in der Breite der Jahresringe wie in ihrer Zusammensetzung sehr unregelmäßige, scheinbar gesetzlose Struktur des Wurzelholzes gegenüber. Hier schwanken in weiten Grenzen die absoluten Beträge des Gesamtjahreszuwachses, der Breite eines und desselben Jahresringes an verschiedenen Stellen und der Stärke des Spätholzes. Querschnittsbilder der Wurzeln von *P. silvestris* L. und *P. montana* L. sind noch weniger vergleichbar mit den Querschnittsbildern der Bernsteinkiefern. Wurzelholz ist also wesentlich unregelmäßiger gebaut, als es die Bilder der Bernsteinkiefern i. a. zeigen. Die Ausbildung eines Zwischenjahresringes (Ringsegment) in Figur 3, Tafel 4, ist bekanntlich kein Spezifikum der Wurzel. Auf die Differenzen der anatomischen Struktur von Zweig und Wurzel näher einzugehen und die kausalen Beziehungen zu besprechen, ist hier nicht der Ort. Es muß vielmehr der Hinweis genügen, daß kein Anhaltspunkt gefunden werden konnte, der diese erste Gruppe von Bernsteinhölzern als Wurzeln zu deuten nahelegen würde. — Und trotzdem müssen reichlich Wurzelstücke im Bernsteinharz eingebettet sein, auch wenn sie als solche in der Sammlung des Verfassers zufällig nicht vorhanden waren. Denn:

1. Es muß betont werden, daß bereits H. CONWENTZ in seinem, doch eng begrenzten Material zwei von ihm als Wurzeln angesprochene Stücke fand. Diese beiden Inkluden (es handelt sich um vollkommen erhaltene Organe) besitzen 30 bzw. 35 Jahresringe, deren radiale Zellreihen im Maximum 10, im Minimum 2, im Durchschnitt 5—7 Zellen zählen. Die von CONWENTZ beigegebene Abbildung zeigt in der Tat die

<sup>3)</sup> Für die Bereitstellung von Untersuchungsmaterial der großen Versuchsreihen von *Pinus silvestris* L. und *Pinus strobus* L. danke ich verbindlichst Herrn Forstmeister i. R. H. WIENEKEN, Herrn Forstmeister H. GROTH und Herrn Revierförster RÜTER des Stadtforstamtes Hannover.

bezeichnende Abweichung des Holzaufbaus einer Wurzel von dem eines Zweiges. In so überzeugender Weise hat sich im Material der vorliegenden Untersuchung ein Wurzelholz nicht gefunden. Wollte man die Figur 4, Tafel 1, als ein solches ansprechen, würde man allein nur die geringe Ausbildung des Spätholzes berücksichtigen können. Es muß aber noch hervorgehoben werden, daß sich ein so charakteristisches Bild, wie es H. CONWENTZ von seiner Wurzel wiedergibt, selbst bei Wurzelstücken rezenter Arten (*P. silvestris*, *P. strobus*, *P. montana*) nicht ergab.

2. Wie bei der Besprechung der Brackeinschlüsse von borkiger Natur dargetan werden wird, fanden sich dort ganz überzeugend Wurzeleinschlüsse. Als solche wiesen sie sich durch den charakteristischen Reihenbuchtenkork (Reihenphelloid) aus (Fig. 3, 4; Taf. 19). Nach den bisherigen Vorstellungen über den Harzungsprozeß müßten die Möglichkeiten der Fossilierung von Wurzelholz relativ gering gewesen sein. Wenn aber CONWENTZ und der Verfasser — jeder in seinem, sicherlich doch zufällig zusammengesetzten, gemessen an der Menge der überhaupt vorhandenen Inklusen geringen und nach verschiedenen Methoden untersuchten Material — Wurzelhölzer nachweisen konnten, so erhebt sich sogleich die Frage, ob und wie diese Wurzelstücke durch eigenes oder auftropfendes, ortsfremdes Harz zur Einbettung gelangt sein können.

Hält man an der Voraussetzung fest, daß einer starken Harzung eine Verwundung vorangegangen sein muß, so verliert die Annahme, die Wurzel selbst habe in so erheblichem Maße das Harz erzeugt, zunächst an Wahrscheinlichkeit, denn Verletzungen der im Erdreich geborgenen Wurzeln erscheinen nur in Ausnahmefällen möglich. Zudem hat die Ansicht, vom Stamm oder Ast herabtropfendes Harz habe zufällig die Wurzel getroffen, noch weniger Überzeugungskraft. Immer müßte auf alle Fälle eine Freilegung der Wurzel vorangegangen sein. Bei der unverhältnismäßig großen Anzahl der Wurzelfunde aber müßte eine Bloßlegung von dickeren Wurzeln als eine Allgemeinerscheinung in den Bernsteinwäldern angenommen werden. Dieser Vorstellung — so neuartig sie auch sein mag — ist wohl nicht auszuweichen, will man den Vorgang der Wurzelfossilierung nicht ganz in den Bereich des Zufalls verweisen. Das ist wegen der Zahl der Funde nicht gut möglich. So erscheint es nicht abwegig, nach Bedingungen Ausschau zu halten, welche dazu geführt haben können, daß Wurzeln im Bernstein eingeschlossen wurden. Bei nochmaliger Durchsicht der einschlägigen Literatur findet sich bei A. BACHOFEN-ECHT (1949) in dem fast ausschließlich tierischen Einschlüssen gewidmeten Werke „Der Bernstein und seine Inklusen“ (p. 27, Abb. 20) der für die vorliegende Teilfrage außerordentlich beachtenswerte Fund einer Koniferenwurzel abgebildet, die in allem einer solchen der Gattung *Pinus* entspricht. Leider hat der Autor eine genaue Beschreibung nach dem Original und auch eine Vergrößerungsangabe nicht gegeben, so daß dies hiermit, soweit möglich und nötig, an Hand der Abbildung geschehen soll. Denn dieser Fund hat eine weit über systematische Interessen hinausgehende Bedeutung.

Es handelt sich um eine Nebenwurzel (im Vergleich zu rezenten Organen) von der Länge einiger Zentimeter, die in charakteristischer Weise die Nebenwurzeln der folgenden Ordnung in fast genau oppositioneller Stellung trägt. Von ihnen aus gehen gestauchte, kaum noch verzweigte, typische (pilzbefallene) Nebenwurzeln letzter Ordnung aus. Fadenwurzeln fehlen, wie bei lebenden *Pinus*-Arten im Regelfall. Es ist das bekannte Bild der Mykorrhiza in ganz bezeichnender Ausbildung.

Drei Umstände betonen die Wichtigkeit des Fundes:

1. Die Inkluse erscheint in unübertrefflicher Klarheit wie in einem künstlichen Dauerpräparat (Kanadabalsam, Caedlax oder einem anderen synthetischen Harz). Aber

die beim Anschleifen des Bernsteinstückes stellenweise verbliebene, gut sichtbare Rinde läßt Zweifel an der Echtheit der Inkluse nach der Abbildung nicht aufkommen.

2. Zur großen Überraschung ist die Wurzel im schierklaren Stein vollkommen frei von erdigen Beimengungen!
3. Die einzelnen Glieder des gesamten Systems sind in keiner Weise gegeneinander verdrückt. Die Einbettung ist ohne Gewaltanwendung durch dünnflüssiges, langsam bewegtes Harz erfolgt.

Diese Beobachtungen fügen sich zwanglos in folgendes Bild:

Die Wurzel muß vor der Einbettung fein säuberlich „präpariert“ worden sein. Das konnte nur durch strömendes Wasser erfolgen. Erst nach dem Freispülen und Säubern geschah der Einschluß in das frische Harz. Die Frage nach seiner Herkunft (Wurzel oder Stamm?) muß um so mehr offenbleiben, als über den Harzungsprozeß der Wurzel rezenter Kiefern überhaupt noch keine Beobachtungen vorliegen.

Der Wurzelbefund im Bernstein<sup>4)</sup> bestätigt auf das überzeugendste die Ansicht:

1. Wurzelinkluden sind gar nicht so selten, wie es zunächst den Anschein hat.
2. Im biologisch-geologischen Geschehen des Frühtertiärs hat auch das Wurzelsystem von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. seine ganz besondere Bedeutung gehabt (vgl. S. 136).

Nimmt man zunächst nicht innere, primäre Verletzungen der Wurzel, zum Beispiel Fraß durch Insektenlarven, als Ursache einer stärkeren Harzung an, sondern sucht sie in äußeren Anlässen, so gibt es einige Möglichkeiten, die auch in unseren Tagen verwirklicht werden und die mit den Befunden an den Wurzeln der Bernsteinkiefern sehr wohl in Einklang gebracht werden können. Offenbar handelt es sich in den xyotomisch untersuchten Fällen um relativ alte Wurzeln mit immer noch sehr dünner Borke, vornehmlich mit sehr leicht abblätternden Korkhäutchen aus Buchtenkork. Zur Ausbildung einer echten, dicken Borke kommt es an der Wurzel i. a. nicht, wie an rezenten Kiefern zu beobachten ist. Mit gutem Recht kann man vermuten, daß es sich bei den Bernstein-Inkluden um Stücke aus der Nähe des Übergangs zum Stamm handelt. Diese Wurzelhäuse können sowohl durch fließendes Wasser von Flüssen als auch am unmittelbaren Strande durch das transgredierende Meer freigespült worden sein. Dabei kann stürzendes oder rollendes Gestein unschwer wegen der leicht abblätternden Korkhäute Wunden geschlagen haben. Zwanglos fügt sich diese Vorstellung ein in das geologische Gesamtbild des Eozäns — vom Vordringen des Meeres aus dem NW des Gebietes der heutigen Nordsee in allgemein südöstlicher Richtung. Die sonst unverständliche, relativ große Häufigkeit der Wurzelfunde erklärt sich durch die baldige Einbettung in das Küstensediment. In diesem Falle würde der Waldboden als primäre Lagerstätte von großer Dauer fortgefallen sein. Aber es gibt noch eine andere Möglichkeit der Fossilierung von Wurzelholz: Die so intensive Harzbildung der Bernsteinkiefern hat ihre Ursache nicht in einer mechanischen Verletzung der Bäume von außen oder in einem epidemischen Befall durch tierische Schädlinge aus dem Reiche der Insekten, sondern in einer stoffwechselphysiologischen Erkrankung auf Grund tiefgreifender, lebenbedrohender Änderungen der Umweltbedingungen, wobei sich die Gewebereaktion auch auf die Wurzel erstreckte. —

<sup>4)</sup> Die Sammlung BACHOFEN-ECHT's ist in den Besitz der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie in München übergegangen; leider aber ist gerade dieses Stück verschollen.

So sind die in ihrer Art und vornehmlich nach ihrer Zahl nicht zu übersehenden Wurzel-Inklusen des Bracks ein ganz wesentliches Moment für die Rekonstruktion jener frühtertiären Wälder geworden. —

### 3. Zweig- oder Astholz als Spiegel schwankenden Klimas oder differierender Standorte

Noch komplizierter wird die Aufgabe der Jahresringdeutung unserer Bernsteinbäume, wenn Figur 3, Tafel 2, und die Figuren 1 und 2, Tafel 20, vorgelegt werden. Hier handelt es sich um stark entwickelte Jahreszuwachsstreifen in derselben 100fachen Vergrößerung wie Figur 5, Tafel 1, in drei verschiedenen Objekten. Es ist nicht verwunderlich, daß auf ein und demselben Querschnittsfilm manche Jahresringe sowohl in ihrer Breite wie auch in ihrem zellulären Aufbau nicht gleichmäßig gestaltet sind. Nicht selten ist es, daß ein und derselbe Jahreszuwachs an der einen oder anderen Stelle überhaupt kein scharf ausgebildetes Spätholz als Grenzmarke besitzt. Damit wird hier das Auszählen der Jahresringbreite ganz unmöglich, an weniger extremen Stellen recht erschwert und oft unsicher. In den Figuren fällt unter anderem besonders das relativ stark entwickelte Frühholz auf. Seine Zellenzahl erreicht 33, während die des Spätholzes gegenüber den Hölzern der ersten Gruppe absolut genommen nur unwesentlich auf ca. 5 erhöht ist. Wegen der erheblichen Größendifferenz der letzten Spätholzzellen gegenüber den ersten Frühholz-Elementen ist die Zuwachsgrenze außerordentlich scharf.

Diese drei Objekte scheinen auf den ersten Blick für eine zweite *Pinus*-Art zu sprechen. Eine an mehreren verschiedenen Stellen desselben Querschnitts sehr kritisch durchgeführte Zählung der Früh- und Spätholzzellen je Radialreihe ergibt ein ungefähres Verhältnis von 30 : 5. Das wäre angenähert derselbe relative Betrag wie in der ersten Gruppe engringiger Hölzer mit ca. 10 : 2. Danach wird es sich, holzanatomisch gesehen, in diesem Fall doch um dieselbe Kiefernart unter günstigeren Lebensbedingungen handeln.

Nach dendroklimatischen Untersuchungen hat eine starke Assimilationstätigkeit eine kräftige Spätholzbildung zur Folge. Dagegen ist eine vermehrte Frühholzentwicklung die Antwort auf gute Wasserversorgung während der der eigentlichen Vegetationsperiode vorangegangenen Ruhezeit. Werden diese Erkenntnisse auf die Bernsteinhölzer angewandt, so würde dies heißen: Keine starke Assimilationstätigkeit, Wasserversorgung nur in begrenztem Umfang nur während der „winterlichen Ruhe“. Das zu rekonstruierende Großklima der Bernsteinzeit würde dann als extrem arid mit nur sehr geringen, streng periodisch eingeschalteten, unergiebigem Regenfällen zu kennzeichnen sein. —

Ehe diese Zusammenhänge in ihrer ganzen, tiefen Bedeutung erkannt wurden, waren die vergleichenden Untersuchungen an rezenten Kiefern auf diejenigen solcher subtropisch-tropischen Gebiete abgestellt, die auf Grund der anderen Bernsteininklusen pflanzlicher Art als am geeignetsten erschienen. Das waren einmal die *Pinus*-Species Floridas und dann — als sich diese doch nicht als ökologisch verwandt mit *Pinus succinifera* (CONW.) emend. erwiesen — *Pinus oocarpa* SCHIED. vom Abhang des Zentralvulkans von El Salvador aus ca. 1200 m Höhe. Aber die xylotomische Untersuchung auch dieser Art von der Westküste Mittelamerikas mit ihrem sehr ausgesprochenen Wechsel von Regen- und Trockenzeit ergab keine ökologische Verwandtschaft mit *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Sie zeigte vielmehr aufs eindringlichste, daß die

Bernsteinkiefern nicht in solchen Lebensräumen gewachsen sein können: bei *Pinus oocarpa* entspricht einem starken Frühholz ein nicht weniger mächtiges Spätholz. Sehr ergiebige ozeanische Regenfälle in der Vegetationszeit (!) spiegeln sich in der riesigen Produktion organischer Substanz wider (vgl. Fig. 4, Taf. 2, und Fig. 1, Taf. 10).

Wie bei Kenntnis rezenten Materials nicht verwunderlich ist, gibt es aber auch Bernsteinhölzer, in deren Querschnitt zwischen Bezirken schmaler Jahresringe stellenweise breitere, sogar sehr breite Zuwachsringe eingebaut sind. In ihnen ist zugleich auch das Spätholz relativ ausgeprägter entwickelt. Schon H. CONWENTZ ist die wechselnde Stärke der Jahresringe in seinen Schliffen aufgefallen. Bedeutsamer aber ist, daß er bereits einige, allerdings nur 7 bzw. 8 Ringe breite Stücke fand, in denen der Jahreszuwachs auffallend stark war. Er rechnete diese Inkluden dem Stamm- oder älteren Astholz zu. Es erhebt sich jedoch die Frage, ob diese Objekte, anstatt Spiegel schwankenden Feuchtigkeitsgehaltes verschiedener Jahre zu sein, nicht ein Hinweis auf Standorte mit wesentlich günstigeren Lebensbedingungen sind.

Um trotz aller methodischen Schwierigkeiten und Bedenken einen Einblick in den Aufbau dieser (scheinbar dritten) Gruppe von Bernsteinhölzern mit stark veränderlicher Dicke der Jahresringe zu gewinnen, wurde an einem anderen, dafür besonders geeignet erscheinenden Objekte die Zahl der Zellen ermittelt, welche jeden Jahresring zusammensetzen. Dabei wurde an möglichst vielen, gut beobachtbaren Stellen ausgezählt und gemittelt. Da der Inkluse Markkrone und Rinde fehlten, war allerdings das Alter des Zweiges oder Astes nicht festzustellen.

Tabelle 1.

## Zellen-Zahl der Jahresringe und durchschnittl. Verhältnis Frühholz : Spätholz

	Nr. des Jahresringes	Zellen-Zahl der Jahresringe			Durchschnitt Frühholz:Spätholz
		Frühholz	Spätholz	Gesamtzahl	
↑ zum peripheren Objektrand, ohne das Kambium zu erreichen	1.	10	4	14	
	2.	18	3	21	12 : 4
	3.	10	5	15	3 : 1
	4.	10	4	14	
	5.	18	3	21	
	6.	16	5	21	
	7.	19	3	22	19,3 : 3,3
	8.	20	3	23	ca. 6 : 1
	9.	19	2	21	
	10.	24	4	28	
↓ nach dem Objektzentrum zu, ohne die Markkrone zu erreichen	11.	14	5	19	
	12.	22	2	24	17,3 : 3,5
	13.	13	4	17	ca. 5 : 1
	14.	20	3	23	

Die 14 aufeinanderfolgenden Jahresringe wurden in drei Gruppen aufgeteilt:

die vier peripheren Jahresringe waren schwächer entwickelt,

die sechs mittleren waren beachtlich stärker,

die vier zu innerst des Objektes gelegenen schwankten erheblich in ihrer Breite.



Der Gesamtaufbau dieses Holzringes geht am besten aus den durchschnittlichen Verhältniswerten von Frühholz : Spätholz der drei Gruppen hervor. Aufs Ganze gesehen, schwankt die Anzahl der in den verschiedenen Jahren durch das Kambium gebildeten Tracheiden in weiten Grenzen (minimal 14; maximal 28).

Auch in den breitesten Jahresringen fällt die geringe Anzahl der Spätholzzellen als charakteristisch auf. Sie wird daher als Bezugsgröße gewählt. Die Verhältniszahlen der drei Gruppen von Jahresringen schwanken zwischen 3 : 1 und 6 : 1, liegen also innerhalb des Bereichs der beiden ersten Holzarten. Will man demnach aus den vorliegenden Daten einen Schluß ziehen — er mag vielleicht im Hinblick auf die Menge des noch nicht geborgenen, geschweige denn untersuchten Materials und der ausgedehnten Räume und Zeiten der Bernsteinwälder gewagt erscheinen — so kann es zurzeit nur der sein:

Trotz der auf den ersten Blick nicht unerheblich verschieden erscheinenden Jahresring-Zusammensetzung handelt es sich doch wohl nur um eine einzige Holzart mit der durch Standortsbedingungen verursachten Variation des Holzaufbaus. Alle drei holzanatomischen Typen sprechen für ein im Grunde genommen einheitliches Bild: In einem grundsätzlich *trocken*-warmen Klimamit dem Fehlen einer echten Regenzeit und nur geringen, periodisch aber genau eingepaßten Niederschlägen standen die schütterten Kiefern-„wälder“ auf kargem — wie die Untersuchung der Rinden ergibt —, nicht absolut kalkfreiem Boden.

Relativ weitrिंगige Hölzer stammen von Bäumen feuchterer Standorte, vielleicht aus der Umgebung von Wasserläufen. Ein Modell aus der jetztzeitlichen Flora könnten die Steppenwälder von Britisch Honduras sein, wo *Pinus hondurensis* LOOCK aus der typischen Steppe in die Hartlaubwälder der Flüsse vordringt.

#### 4. Relative Feinheit der Tracheiden-Membranen, besonders des Spätholzes, ein Charakteristikum der Bernsteinkiefern

Den meisten, wenn nicht allen Objekten dieser drei Holztypen ist ein weiteres ganz bemerkenswertes Charakteristikum eigen: Die Zellwände gerade auch der Tracheiden des Spätholzes sind auffallend dünn. Das ist um so kennzeichnender, als die Membranen dieser Tracheiden normalerweise bei allen bisher untersuchten rezenten Kiefernarten mehr oder weniger stark verdickt sind. Die absolute wie auch relative Feinheit der Tracheiden-Membranen der Bernsteinhölzer konnte bisher bei keiner der untersuchten jetztzeitlichen Arten wiedergefunden werden. Sie ist bereits H. CONWENTZ aufgefallen. Er bezeichnet sie als „durchaus pathologisch“ und erklärt sie als Ergebnis von „Zersetzungserscheinungen“. CONWENTZ bringt sie auch zum Teil mit der Tätigkeit holzerstörender Pilze in Verbindung. Ihr Myzel wie die Membran-Durchlöcherungen werden bereits von ihm im Bilde des Radial- und Tangential-schnittes wiedergegeben. Generell scheint diese Erklärung aber nicht befriedigend, ist doch die Zartheit der Membranen nicht auf Inklusen mit nachweisbarem Pilzbefall beschränkt, sondern allgemein auch im gesunden Holz. Wie der Augenschein lehrt, kann ein Anhaltspunkt für den Ablauf von „Zersetzungsprozessen“ an den vorliegenden Abbildungen und an allen anderen, eigenen Objekten nicht festgestellt werden. Sollte

die Dünnwandigkeit der Spätholztracheiden ein primäres Artspezifikum sein, so müßte dies wiederum mit den Lebensbedingungen der Bernsteinbäume in Zusammenhang stehen.

Wo immer H. CONWENTZ in seinen Präparaten gewisse Feinheiten im anatomischen Aufbau, wie er sie von seiner Vergleichsart *Pinus silvestris* L. her kennt, nicht bzw. nur sehr selten wiederfindet (Membrandicke der Längstracheiden, Tüpfelung der gemeinsamen Wände der Harzkanal-Sekretzellen, Zacken-Membranen der Quertracheiden), und wenn er den unregelmäßigen Wechsel der Kreuzfeldtüpfelung wiederholt feststellt, erklärt er diese Abweichungen von seiner Norm mit „Zersetzungsprozessen“.

Vor allem führt der Autor seine Vorstellungen über die Bildung von lysigenen Harzräumen auf diese Zersetzungs Vorgänge zurück und „erklärt“ diese bis ins kleinste — ohne in seinen zahlreichen Abbildungen auch nur einen einzigen sichtbaren Beweis für eine teilweise Auflösung einer Zellwand zu erbringen. So ist es auch nicht verwunderlich, daß konkrete Vorstellungen über die physikalischen oder chemischen Vorgänge beim Ablauf dieser vermuteten Zersetzungsprozesse vollkommen fehlen.

Auch die der vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden Untersuchungen sehr zahlreicher Objekte mit der Lackfilmmethode haben einen überzeugenden Beleg für lysigene Prozesse im Harzkanalgewebe nicht finden lassen. Das wäre aber bei dem wiederholt beobachteten, stellenweise überraschend dünnwandigen Gewebe doch sehr wohl möglich! Gegen eine die Zellwand vollständig auflösende Wirkung frischen Harzöls (und nur solches kommt als Agens in Betracht) spricht auch die immer wiederholte Beobachtung, daß die durch stark vermehrten Harzfluß aus den Harzkanälen ausgeschwemmten Sekretzellen ihre überaus feinen Zellhäute zum Teil wohl eingedellt, nie aber in Auflösung begriffen zeigen! Dabei ist die gelegentliche Eindellung ganz offenbar durch Turgorverlust verursacht. Figuren 3 und 4, Tafel 9, zeigen im Tangentialschnitt riesige Sekretzellen eines senkrechten Harzkanals, unverändert eingebettet in erstarrtes Harzöl. Die Zellen besitzen zwar eine bei ihrer sekundär erworbenen Größe sehr gedehnte, freiliegende, nirgends aber eine in Auflösung begriffene Membran. Die Klärung der Frage nach dem Vorhandensein einer resinogenen Schicht und einer Auflösung der Membran von Sekretzellen ist aus methodischen Gründen kaum zu erhoffen. Um so bedeutungsvoller sind jene nicht seltenen Funde von Harzkanälen im Holzquerschnitt von *Pinus succinifera* (CONW.) emend., in denen die Sekretzellen auffällig gut erhalten sind. Sie zeigen Einzelheiten (z. B. in Fig. 3, Taf. 20), wie sie selbst im glücklichsten Frischschnitt rezenter Kiefern nicht zu fassen sind. In den weit in das ursprüngliche Ganglumen papillös hineinragenden Sekretzellen sind die Fließbewegungen in den Zellen zur Erstarrung gekommen. Dabei sind die Randpartien des Zelleninhalts dunkelbraun getönt, während die mehr im Innern gelegenen heller sind. Damit ist zwar noch immer nicht die Frage des Durchtritts des Frischbalsams durch die feine Membran der Sekretzellen geklärt, wohl aber diejenige nach dem ursprünglichen Bildungsorte: es ist nicht die hypothetische „resinogene Schicht“ TSCHIRCH's, sondern — wieviel näherliegend — das Zellinnere. Damit ist aber die Frage nach dem Mechanismus und Chemismus der Balsamdiffusion erneut gestellt!

Bei den Betrachtungen CONWENTZ' haben wohl die damals neuen Ansichten von A. TSCHIRCH (1889) über die „resinogene Membranschicht“ der Harzöl liefernden Zellen (nicht nur der Koniferen) ihren Niederschlag gefunden. Aber unter diesem Gesichtspunkt ist das Harzungsproblem auch nach rund 70 Jahren nicht weitergeführt oder gar gelöst worden. Dagegen wird die systematische Untersuchung der lebenden

Rinde rezenter Kiefern ohne vorweggenommene Arbeitshypothese auf Grund sehr ausgedehnter Materialbeobachtungen und planmäßig durchgeführter physiologischer Experimente ein Stück weiterhelfen. —

Für die Deutung der sehr dünnen Tracheiden-Membranen liegen zwei Erklärungsmöglichkeiten nahe: Entweder ist die Zartheit ein primäres Artspezifikum als Spiegel eines Ökotyps oder die mangelnde Zellwandstärke ist ein Ergebnis des Fossilierungsprozesses im zunächst zähflüssigen Harz. Denn es wäre denkbar, daß Membran-Bestandteile in gewissen Komponenten des Frischharzes löslich wären.

Um zu ermitteln, wie eventuell die auffällige Dünnwandigkeit der Spätholztracheiden der Bernsteinkiefern zu erklären wäre, wurden zunächst vergleichende Beobachtungen an rezenten Föhren angestellt.

1. Eine im Frühjahr 1939 an *Pinus silvestris* L. im Forstamt Bremervörde<sup>5)</sup> angesetzte Nutzharzung an gutwüchsigen Bäumen mit bis dahin sehr breiten Jahresringen, in denen Früh- wie Spätholz in gleicher Weise mächtig entwickelt waren, wurde vom Kambium wie folgt beantwortet:

- a) Sogleich im Frühholz noch erfolgt die Bildung von anomalem Holzparenchym (Sofortreaktion).
- b) Im Spätholz desselben Jahres setzt schlagartig die Ausbildung sehr zahlreicher Harzkanäle mit begleitendem anomalem Holzparenchym ein (Hauptreaktion).
- c) Die Jahresringdicke nicht nur dieser, sondern auch der nächsten 8 (!) Jahre ist auffällig gering (Nachreaktion). Erst im 9. bzw. im 10. Jahre nach der Wundsetzung werden die Jahreszuwachsweiten wieder normal. Diese ungefähr 8-jährige Dauerreaktion könnte ein Hinweis auf Beobachtungen im Holz der Bernsteinkiefer sein.

Weder im Jahresring des Harzungsjahres noch später erweisen sich selbst die Tracheiden in unmittelbarer Nachbarschaft der Harzkanäle als dünnwandig! Sie sind normal entwickelt trotz stellenweiser Harzimbibition, die sich an der gelben Membranfärbung eindeutig zu erkennen gibt. Die Tracheiden der nunmehr verkienten Jahresringe lassen keinerlei Minderung der Wanddicke durch Auflösung gewisser Zellwandbestandteile erkennen.

2. An einem Versuchsbaum von *Pinus elliottii* ENGLM. wurde eine sehr ausgedehnte waagerechte Harzungswunde in Gestalt eines ungefähr 6 cm hohen, ca. 20 cm breiten und ungefähr 3 cm in den Splint reichenden Probesegmentes gesetzt und dieses sofort mikroskopisch untersucht. Im folgenden Zeitraum von 3 Jahren erfolgten nach oben und unten anschließend mehrere neue Probenahmen. Sie dienten der Ermittlung der Gewebereaktion und der ernährungsphysiologischen Prozesse<sup>6)</sup>.

Bei *Pinus elliottii* hat eine besonders intensive Harzproduktion unter subtropischen Lebensbedingungen im Laufe mehrerer Jahre nicht vermocht, die frisch angelegten Tracheiden-Membranen zu verändern. Auch bei *Pinus silvestris* L. ist im Vergleichsversuch im gemäßigten Klima während eines Zeitraumes von 8 bis 9 Jahren keine Membranschwächung eingetreten. Da man mit gewissem Recht gegen die Auswertung dieser Beobachtungen bei Untersuchungen an Bernsteinkiefern einwenden

<sup>5)</sup> Herrn Forstmeister WEBER, Leiter des Forstamtes Bremervörde, sage ich für die Überlassung frischer Materialproben meinen verbindlichsten Dank.

<sup>6)</sup> In entgegenkommender Weise hat die Southeastern Forest Experiment Station in Lake City/Florida die Wundsetzung an mehreren Versuchsbäumen und die periodische Probenahme wunschgerecht durchgeführt. Dieser Station, insonderheit den Herren T. F. MCLINTOCK, K. B. POMEROY und C. S. SCHOPMEYER, sage ich meinen herzlichsten Dank für ihre vielfachen Bemühungen. Ohne ihr großes Entgegenkommen hätten die Untersuchungen auf so breiter Basis nicht erfolgen können.

könnte, die Harzungsbedingungen der beiden rezenten Arten seien nur begrenzt vergleichbar mit denen der *Pinus succinifera* (CONW.) emend., sollen noch weitere Experimente anderer Art angestellt werden. —

3. Auch aus methodischen Gründen ist es interessant, festzuhalten, daß die Dünnwandigkeit der Spätholztracheiden von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. eine echte und nicht vorgetäuschte Feinheit der Membranen ist. Dem Holzanatomen ist sehr wohl bekannt, daß in *ungefärbten* Dauerpräparaten des Kiefernholzes die Zellwände besonders des Spätholzes weniger scharf erscheinen als im Frischpräparat. Das liegt in einer Imbibition der Membranen durch den einbettenden Kanadabalsam bzw. Caedax begründet. Es werden dadurch die Lichtbrechungsverhältnisse der Zellwände derart geändert, daß sie sich denen des Einbettungsmittels nähern und damit die Membranen weniger scharf erscheinen. Durch vorhergehende Dauerfärbung des Schnittes läßt sich bekanntlich das Übel abstellen. Ein Lösungsvorgang von Membran-Bestandteilen im natürlichen oder künstlichen Harz tritt also auch in diesem Falle nicht ein. —

Wie bei jetztzeitlichen Kiefern ist es auch bei den Bernsteinkiefern nicht selten, daß ein und derselbe Jahresring an verschiedenen Stellen erheblich abweichend gebaut ist. So kommt es durchaus nicht vereinzelt vor, daß neben einer breiten Folge normaler Radialreihen von Tracheiden mit scharfer Jahresringgrenze solche Reihen liegen, denen die Schärfe dieser Grenze fehlt. Diese Erscheinung ist letzten Endes auf eine beachtliche Labilität des Kambiums zurückzuführen, wie sie sich auch in der Bildung der gehäuften Harzgänge und des anomalen Holzparenchyms ausdrückt. In der Gattung *Pinus* reagieren die Kambiumzellen auf Wundreiz besonders intensiv mit der Bildung von Harzkanälen. Auch darüber sind ausgedehnte Untersuchungen physiologischen Charakters an mehreren Kiefernarten bereits durchgeführt und werden an anderem Ort veröffentlicht werden.

Daß in allen Objekten der tertiären Kiefern die anomalen Holzparenchymzellen zartwandig sind, liegt in ihrem Charakter als Parenchymzellen und ist auch nicht sekundär durch das Harzöl hervorgerufen. —

Seit der Zeit intensiver holzanatomischer Studien sind ursächliche Zusammenhänge zwischen der Jahresringausbildung und den äußeren Lebensbedingungen bekannt und in späteren Untersuchungen immer wieder bestätigt und erweitert worden. In den letzten Jahrzehnten ist zudem, zum Teil ausgehend von nordamerikanischen Forstbotanikern, eine eigene Forschungsdisziplin, die Dendroklimatologie, entwickelt worden. Sie verfolgt die Abhängigkeit der Jahresringbildung von Klimafaktoren, speziell der Niederschlagsmenge und ihrer jahreszeitlichen Verteilung, um Rückschlüsse auf die Klimagestaltung im Laufe vergangener Zeiten zu ziehen. In Deutschland beschäftigt sich zur Zeit vor allem BR. HUBER, der Forstbotaniker in München, mit diesem Problem.

G. GASSNER & FR. CHRISTIANSEN-WENIGER (1942) haben an *Pinus nigra* ARNOLD im Klimaraum der anatolischen Hochsteppe unter besonders erschwerten Bedingungen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Jahresringbildung von den Niederschlägen durchgeführt. Wenn auch diese Arbeit keine Angaben oder Bildwiedergaben vom eigentlichen zellulären Aufbau der Jahresringe bringt und auch die Frage der Harzbildung nicht berücksichtigt, so zeigt doch die Großzahl der in 5facher Vergrößerung wiedergegebenen Bohrspäne mit ihren Jahresringen nicht nur die ganze Variationsbreite der jährlichen Zuwachsstreifen in diesem Klima, sondern darüber hinaus durch den Vergleich mit den meteorologischen Daten von Jahrzehnten ihre gesetzmäßige Abhängigkeit von den Niederschlägen. Naturgemäß läßt sich das Klima des anatolischen Gebietes nicht unmittelbar mit dem der Bernsteinwälder in Parallele setzen. Aber

gerade die so gewissenhaften Untersuchungen von GASSNER & CHRISTIANSEN-WENIGER ermöglichen es, das Jahresringproblem unserer Bernsteinkiefern mit einiger Aussicht auf Erfolg anzusprechen.

Wenn es somit anfangs aus mehreren Gründen als ganz unmöglich erschien, aus den Bildern der Holzquerschnitte über das Klima des Bernsteinwaldes etwas Verbindliches auszusagen, so lassen sich jetzt doch einige begründete Feststellungen treffen, soweit sie Hölzer mit engen Jahresringen und überaus schmalen Spätholzzonen betreffen. Sie sind bereits auf den Seiten 27—29 entwickelt.

## 5. Normale und anomale Harzkanäle<sup>7)</sup>

Doch nun noch einmal zurück zu einer genaueren Betrachtung der Figur 3, Tafel 2. Das Gesichtsfeld wird von drei wahrhaft riesiggroßen Harzkanälen beherrscht. In ihrem Innern lassen sich noch deutlich Reste der eigentlichen, dünnwandigen Sekretzellen bzw. das Gegeneinander-Absetzen verschieden deformierter Harztropfen erkennen. Sodann ist die dunkle, dicke Umrandung des Kanals auffällig. Sie ist am mittleren Harzgang am schärfsten ausgeprägt, an den beiden randständigen stellenweise verschwommen. Wie groß der vom Harzkanal auf das umgebende Gewebe ausgeübte Druck gewesen sein muß, zeigt die starke seitliche Verformung der ursprünglich radial angeordneten Reihen der Tracheiden (siehe auch Fig. 1, Taf. 20, eines anderen Objektes). Ein Vergleich mit Figur 4, Tafel 2, die einen typischen Harzgang der subtropischen *Pinus elliottii* ENGLM. wiedergibt, zeigt unschwer, daß der dunkle Ring des Harzkanals im Bernsteinholz der Kranz der Geleitzellen sein muß. Bei rezenten Kiefernarten sind diese Geleitzellen nicht selten mit Stärkekörnern prall angefüllt und enthalten zudem noch oft Gerbstoffe. Daß der Reichtum an diesen zersetzlichen organischen Verbindungen während des inkohlenden Fossilierungsprozesses Anlaß zur Dunkelbraun-Färbung gab und damit die zellulären Einzelheiten dieses Geleitzellenringes verdeckt werden, darf nicht wundernehmen.

In der Figur 3, Tafel 2, fällt sodann noch im Frühholz des mittleren Jahresringes auf, daß die dunklen Markstrahlen weder geradlinig noch gleichsinnig gebogen, vielmehr schwach geschlängelt verlaufen. Das Gewebe liegt also nicht im Zustand der primären Anlage, auch nicht in einem postmortalen Krümmungszustand nach Trocknung vor. Man erkennt dagegen unschwer, wie die Pressung der Harzkanäle die Radialreihen der Tracheiden aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt haben.

Zur Frage der Verteilung, der Häufigkeit und der individuellen Ausbildung der Harzkanäle des Bernsteinholzes im Vergleich mit dem Material, das durch Experimente an mehreren jetztzeitlichen Föhren gewonnen wurde, lassen sich noch folgende Feststellungen treffen:

<sup>7)</sup> Im folgenden werden die Begriffe „Balsam“ und „Harz“ synonym gebraucht. Es wäre exakter, das frische Sekret in den Sekretzellen als Harzöl und in den noch lebensfähigen Harzgängen als „Balsam“ zu bezeichnen und nur das durch Alterungsprozesse (z. B. Polymerisation und Oxydation) veränderte und erstarrte Produkt als „Harz“ anzusprechen. Aber die (zwar sehr augenfälligen) Endglieder dieser Entwicklung sind durch eine ganze Reihe von Übergängen miteinander verbunden und dadurch ist eine scharfe Trennung nicht möglich. Zudem steht der eingebürgerte Sprachgebrauch (Harzgänge, Harzkanäle) einer Scheidung der Begriffe wenigstens im Falle der Koniferenharze hindernd im Wege.

1. Im normalen, gesunden Holz mancher lebender Kiefern, das keine Wunde in der Nähe der Untersuchungsstelle trägt, sind Harzkanäle in der Regel nicht sehr häufig. Es gibt i. a. große Felder vieler Jahresringe, in denen jeder Harzkanal fehlt.
2. Finden sich aber Jahreszuwachsstreifen mit Harzkanälen, so sind diese vornehmlich, wenn nicht ausschließlich, an der Grenze von Frühholz gegen Spätholz oder im Spätholz selbst anzutreffen. H. CONWENTZ betont die sehr wechselnde Dichte der Harzkanäle je Flächeneinheit und die Tatsache, daß sie sich trotz der geringen Zellenzahl des Spätholzes gerade in seinem Bereich entwickelt haben. Beim Studium des Harzungsprozesses der rezenten Kiefern im Verwundungsexperiment ist sichergestellt, daß im normalen Holz die Harzgänge ohne begleitendes anomales Holzparenchym an die Zone des Spätholzes gebunden sind. Je nach der Jahreszeit und der Art der Verwundung können aber zusätzliche Harzkanäle bereits im Frühholz gebildet werden und mit mehr oder weniger starker Entwicklung anomalen Holzparenchyms auch noch in der Spätholzzone zahlreich sein.
3. Im allgemeinen fehlt den typischen Harzgängen ein anomales Holzparenchym, oder es ist nur sehr gering als Übergang zu den Geleitzellen entwickelt.
4. Aber in der Nähe einer erheblichen, das Kambium durchstoßenden Verletzung wird das Bild ganz anders:
  - a) Findet die Verletzung im Frühling oder Frühsommer statt, so stellen sich als Reaktion Harzkanäle sofort schon im Frühholz ein.
  - b) Ihre Zahl ist in Abhängigkeit von der Schwere der Verwundung verschieden stark erhöht, ihre Häufigkeit ist bereits im Schnitt mit bloßem Auge sehr auffällig.
  - c) In Anlehnung an Markstrahlen kommt es zur Bildung von Zwillings- und Mehrlingsbildungen, die stellenweise durch überaus reichlich entwickeltes anomales Holzparenchym eine einheitliche tangentielle Zone von harzendem Gewebe bilden können. Von ihm aus erfolgt die Infiltration der benachbarten Tracheiden-Membranen und -Räume und führt zur eigentlichen „Verkienung“.
  - d) Wird durch den Druck des frischen, fließenden Harzes der Gewebeverband gesprengt, so gibt dieser Vorgang Veranlassung zur Bildung von tangentialen Harzplatten innerhalb des Holzkörpers.

H. CONWENTZ bildet große Felder anomalen Holzparenchyms mit Harzkanälen ab. Hier scheint eine Gewebereaktion in unmittelbarer Wundnähe vorzuliegen. Solche plattigen Stücke werden beim Bernstein „Fliesen“ genannt. „Zwiebäcke“ aber finden, wie weiter unten abgeleitet werden soll, ihre Entstehung in der „Safthaut“.

In Figur 3, Tafel 2, liegt zwar eine Häufung mächtiger, histologisch aber normaler Harzgänge vor. Sie finden sich im Frühholz, und es fehlt ihnen jedes anomale Holzparenchym. Das Bild ist auffällig und unterscheidet sich von denen, die H. CONWENTZ entwirft, so daß eine Erklärung auf Grund der Beobachtungen an rezentem Material versucht werden muß. Die Verletzung des Baumes muß im ersten Teil der Vegetationsperiode erfolgt sein. Dazu hat wahrscheinlich die Wunde von der Untersuchungsstelle weiter entfernt gelegen, weil im Gesamtaufbau des Jahresringes die grundsätzliche Regelmäßigkeit wenig gestört ist. —

In Figur 1, Tafel 20, einer weiteren Inkluse treten zu den bisher entwickelten Einzelheiten noch einige andere Beobachtungen hinzu. In der dem Original entsprechenden Farbwirkung zeigt sich zunächst, daß das im Harzgang zu Tropfen erstarrte Harzöl durch Oxydations- und Polymerisationsprozesse leuchtend rotbraun ge-

färbt ist. (Die gleiche Farbänderung läßt sich am natürlich gelben Bernstein im Hitze-Experiment als künstlicher „Alterungsprozeß“ durchführen.) An der im Bilde wiedergegebenen Stelle des Objektes hat die Erzeugung der Harzkanäle vom Beginn bis gegen das Ende der Vegetationszeit gereicht.

Vergebens sucht man nach dem Ring der Geleitzellen und gar nach Resten der zarten Sekretzellen. Die an den jetzigen Kanalhohlraum grenzenden Tracheiden erscheinen zum Teil aufgerissen. Sie sind ganz offenbar nicht die natürliche Auskleidung des Harzganges. Dieser Umstand erklärt sich unschwer aus der Tatsache, daß das seiner Zeit zäh durch den Kanal fließende Harzöl die zarten Zellen mitgerissen und ausgeschwemmt hat. Später werden bei der Darlegung des Succinose-Prozesses in der lebenden Rinde Bilder vorgelegt werden, welche die überaus zartwandigen Sekretzellen und Geleitzellen harzender Rindenstrahlen (die sich dort nicht scharf unterscheiden lassen) als Schwemmgut im noch honiggelben Harzfluß fixiert zeigen. Die Dreier-Gruppe riesiger Harzkanäle liegt im ersten Jahresring einer Folge weiter Zuwachsstreifen. Der Durchmesser dieser Gänge ist im absoluten Betrag (bei Berücksichtigung des Vergrößerungsverhältnisses zu Fig. 4, Taf. 2) allerdings nicht so groß wie bei der vergleichsweise stark harzenden *P. elliottii*. Setzt man aber die Größe der Harzgänge in Beziehung zur Weite des Jahresringes, so ergibt sich ein Bild, wie es bislang bei rezenten Föhren noch nicht gefunden wurde: schlagartig hat im Kambium die Bildung der Harzkanal-Zellen schon frühzeitig im Frühholz begonnen und wenigstens bei zwei Gängen bis an die Grenze des Spätholzes gedauert. Gemessen an der Jahresringweite, übertrifft die Ausbildung der Harzgänge und damit die Harzerzeugung selbst auch die weitesten der bislang bei *P. elliottii* beobachteten Kanäle. Es ist ein überzeugendes Bild echter Succinose. — Darüber hinaus stellt sich die Frage: Ist es ein Zufall, daß diese so auffällig gesteigerte Harzproduktion schlagartig einsetzt mit der Bildung weiterer Jahresringe?

Figur 2, Tafel 20, läßt inmitten der Frühtracheiden sehr breiter Jahresringe eine scheinbar vollkommen abweichende Harzkanalbildung erkennen. Das zentrale, von Harztropfen oder sehr angeschwollenen Sekretzellen erfüllte eigentliche Ganglumen ist sehr klein. Der exzentrische Kranz der Geleitzellen und anomalen Holzparenchymzellen ist deutlich, wenn auch manche Zellen nicht scharf genug hervortreten. Im großen Feld der Umgebung dieses Harzkanals sind viele tracheidale Zellen mit Harz erfüllt, verkümmert und im Alterungsprozeß gebräunt. Der bemerkenswerte Größenunterschied des eigentlichen Harzkanals im Vergleich zum Harzgang des vorangegangenen Präparates macht es sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um die Nähe des blinden Endes eines Ganges handelt. Ganz gleich, ob man Wundreiz oder eine Stoffwechselstörung als eine die Harzbildung auslösende Ursache annimmt — hier hat die Reizung des Kambiums nicht mehr ausgereicht, einen Harzgang vollkommen typisch auszubilden. Diese Erklärung wird durch zahlreiche Beobachtungen im Verwundungsexperiment erhärtet. Im Bereich dieser Stelle des Harzganges fällt die Störung der radialen Anordnung der Gewebeelemente besonders auf. Sie ist zum Teil im Kambium bereits anlagegemäß bedingt, zum Teil aber auch durch den Infiltrationsdruck des im Überfluß erzeugten Bernsteinharzes hervorgerufen. Das ist deutlich in der Bauchung des ganzen Gewebekomplexes in der tangentialen Richtung zu erkennen, während die nach den Jahresringgrenzen unmittelbar anschließenden Radialreihen viel weniger aus ihrer eigentlichen Anordnung gedrängt sind. Der Störungsimpuls hat also nur eine begrenzte Anzahl von Kambiumzellen getroffen und nur kurze Zeit gewirkt, so daß bald wieder die Bildung normaler Tracheiden einsetzte.

Figur 1, Tafel 3, stammt von demselben Objekt wie die Figur 3, Tafel 2 und zeigt eine entsprechende Häufung der Harzkanäle; diese lassen in ihrem Innern feine, unregelmäßige Konturen erkennen, die man als Reste der Sekretzellen oder als Sprünge im ausgeschiedenen Harz deuten kann. Zweifelsfrei dagegen ist der schmale Kranz dunkler Geleitzellen, der jeden Harzgang nach dem hellen Inneren zu und gegen das Felderwerk der Tracheiden abgrenzt. Quer durch die Mitte des Gesichtsfeldes zieht sich eine breite Zone zerstörten Gewebes: der Fraßgang einer Insektenlarve. Große, unregelmäßige Felder von Fraßresten, Kotballen und Mulm (siehe auch Seite 109) liegen in dem im Bilde hellen Harz. Dieses hat seinerzeit in noch flüssigem Zustand den Fraßgang erfüllt. Daß dieser fein säuberlich an den Harzkanälen vorbeiführt, ist nicht zufällig, vielmehr ökologische Gesetzmäßigkeit. Dafür konnten wiederholte Beobachtungen gesammelt werden. In besonders bezeichnenden Fällen lagen die Harzvorgänge vollkommen unversehrt inmitten von Fraßresten und Mulm, von den Insekten bzw. den Larven beim Fraß sorgfältig ausgespart, um die Mundwerkzeuge nicht zu verkleben.

Selbstverständlich war die im Kambium erfolgte Anlage der zahlreichen Harzgänge unabhängig von einer Reizwirkung der Fraßverwundung an dieser sichtbaren Stelle. Wohl aber liegt die Möglichkeit einer Fernwirkung auf die entsprechende Kambiumstelle in älteren Ast-, Zweig- oder Stammstücken nahe. Die starke Verbiegung der radialen Tracheidenreihen und der Markstrahlen spricht für einen ganz erheblichen Druck des Harzes. Da das Gewebebild keinerlei Merkmale eines bei der Konservierung bereits abgestorbenen Holzes enthält, gehört das Insekt bzw. die Larve nicht zur Gruppe derer, die erst totes Holz befallen.

Um den histologischen Aufbau eines normalen Harzganges genauer darzutun und die Verhältnisse bei den Bernsteinkiefern zweifelsfrei sicherzustellen, wird in der Figur 4, Tafel 2, im Querschnitt durch das Holz von *Pinus elliottii* ENGLM., ein Harzkanal aus dem jüngsten Jahresring gezeigt.

Entsprechend der tropischen, sehr frohwüchsigen Art sind die Gewebeelemente groß und damit für das Studium viel besser geeignet als die der meisten unserer heimischen *Pinus*-Arten. Am auffälligsten sind die wahrhaft riesigen, überaus zartwandigen Sekretzellen. Sie waren im Leben mit Harz und geformten Inhaltsstoffen, deren Koagulat noch jetzt zu erkennen ist, so reich gefüllt, daß sich ihre ursprüngliche Papillenform durch Berührung der erst freien Flanken deformiert hat. Aber die Vergrößerung der Sekretzellen ist noch nicht so weit fortgeschritten, daß nicht ein achsial gestreckter, zentraler Hohlraum, der eigentliche Harz„kanal“, erhalten geblieben wäre. (Das ausgeschiedene Harz mußte bei der Herstellung des Dauerpräparates herausgelöst werden.) Alles spricht dafür, daß diese primäre Gewebelücke ihre Entstehung einem schizogenen Prozeß im frühesten Jugendzustand verdankt. — Die Geleitzellen sind sehr schmal und umgeben die Sekretzellen i. a. nur in einem einzelligen, schmalen Ring. Eine Ausnahme macht nur die dem Markstrahl gegenüberliegende Stelle. Hier finden sich einige große, anomale Holzparenchymzellen, prall mit Inhaltsstoffen gefüllt. Im Verlauf der senkrechten Erstreckung der achsialen Harzkanäle lehnen sie sich oft abwechselnd rechts und links an einen Markstrahl an. Denn die Markstrahlhöhe ist begrenzt, und die Zuführung der Assimilate zu den Geleit- und Sekretzellen muß über die Markstrahlparenchymzellen von der Rinde her erfolgen. Nicht in jedem Querschnitt gibt es eine Verbindung des Harzganges mit einem Markstrahl zu sehen.

Auch in den Querschnittsbildern unserer Bernsteinkiefern sind alle diese histologischen Einzelheiten sehr wohl zu erkennen:



Harzgänge im gesunden Holz zeigen deutlich nach dem Ganglumen hin papillös vorgewölbte, sehr dünnwandige Sekretzellen und den dunkelbraunen Ring parenchymatischer Geleitzellen, die im einzelnen aber nicht mehr erkennbar sind. Diese sind zum Teil umgewandelte, dünnwandige Tracheiden, zum anderen Teil echte Parenchymzellen eines anliegenden Markstrahls. Sekretzellen und Geleitzellen sind auch physiologisch voneinander verschieden, wie die Studien an rezenten Arten erweisen. Darüber wird an anderer Stelle berichtet werden. Diese scharfe Trennung der den Harzgang aufbauenden Zellarten schwindet aber unter der Wirkung einer Wundsetzung in unterschiedlich starkem Maße. Die weiteste Abwandlung liegt im „anormalen Holzparenchym“ dann vor, wenn es zur Ausbildung von eigentlichen Sekretzellen und eines echten schizogenen Harzkanals überhaupt nicht mehr kommt, sondern nur noch „Geleitzellen“ vorhanden sind. Nach H. CONWENTZ „ist das Innere der anomalen Holzparenchymzellen mehr oder weniger mit Harz erfüllt. Später wird die Membran angegriffen und allmählich aufgelöst. Auf diesem Wege bilden sich im Holz der Bernsteinbäume auch lysigene Harzbehälter aus“. Hier liegt nach CONWENTZ die Quelle der Bildung besonders großer Succinitstücke innerhalb des Gewebes. In der vorzüglich klaren Abbildung 2 seiner Tafel 6 sind zwar riesengroße, harzhaltige Zellen überzeugend abgebildet; aber es liegt nicht ein einziger Anhalt für einen Auflösungsprozeß der Membranen oder der Verschmelzung kleinerer Zellen vor. Im Analogieschluß zu rezenten Kiefern nach Verwundung handelt es sich in dieser Abbildung um hypertroph aufgebauchte Holzparenchymzellen, nicht um Zellfusionen.

Darüber hinaus legt H. CONWENTZ in der Abbildung 4 seiner Tafel 15 ein „abnormes Holzparenchym“ vor, das sogar die Gestalt eines vollen Ringes hat. Hier zeigen sich ganz offenbar eine vollständig verharzte Rindenzone und eine Schraubenbildung, ausgedehnt über das ganze Zweiglein. Es handelt sich aber nicht um eine Verkienung des Holzes. Die so gleichmäßige Abhebung der Rinde vom Holzkörper durch eine mächtige Harzbank kann hier nicht auf einer rein physikalischen Sprengwirkung ausfließenden Harzes beruhen. Es liegt das Ergebnis der harzigen Degeneration der gesamten Kambialzone vor. —

Der genaue Aufbau eines normalen Harzganges rezenter Kiefern wurde erst durch A. TSCHIRCH (1889) und E. MUENCH (1923) bekannt. — H. CONWENTZ konnte somit nicht ohne eigene, ausgedehnte histologische Untersuchungen die Erklärung der fossilen Harzgänge auf die Befunde an rezenten Föhren stützen. Noch viel weniger waren Unterschiede zwischen normalen und anomalen Harzgängen zu vermuten. So darf es nicht wundernehmen, daß H. CONWENTZ in der Deutung seiner Beobachtungen der Harzgänge fehlging: Es liegen keine Thyllenbildungen vor, wie er annahm! Es handelt sich um echte Sekretzellen.

Nach all dem sind die auffälligsten Bauelemente des Kiefernholzes die Harzgänge. Ihr Erhaltungszustand ist selbst in ein und demselben Einschluß recht verschieden. Diese Tatsache findet sich aber bereits bei der Untersuchung von Frischmaterial jetztzeitlicher Arten, ist also kein Spezifikum der Bernsteinkiefern und ist auch nicht an den Prozeß der Fossilierung gebunden! Liegt ein gesundes Holz der Bernsteinkiefern vor, das durch sehr gesteigerte Harzproduktion sich selbst im lebensfrischen Zustand zur Einbettung in das flüssige Harz brachte, so besitzt das Gewebe naturgemäß keine Trockenrisse, die Jahresringe sind nicht verzogen, die gelben Harzgänge sind nicht mit einer dunkelbraunen, meist strukturlosen „Tapetenschicht“ ausgekleidet, sondern die Geleitzellen sind oft noch als schmale und verschieden hellbraun gefärbte Elemente gut erkennbar, und in das goldgelbe Harz ragen noch die überaus zarten Häute der eigentlichen Sekretzellen hinein. Ja gelegentlich finden sich Harzkanäle im Querschnitt,

in denen man zentripetal gerichtete, verschieden braun getönte und begrenzte Harzflüsse glaubt unterscheiden zu können. Es sind dies Bilder (Fig. 3, Taf. 20), wie sie vom rezenten Material nicht gewonnen werden können, denn bei ihm tritt bei der Herstellung frischer Schnitte i. a. Verschmierung durch das flüssige Harz ein. Wird aber das Holz konserviert, um lesbare Schnitte zu erhalten, so wird das Harz extrahiert. Dagegen stellt das Bernsteinharz ein nicht zu überbietend günstiges Fixierungsmittel für alle Feinheiten im Aufbau des Harzspenders dar. Trotzdem gelingt es aus den oben angeführten Gründen nur selten, die bogig verlaufenden, flachen Geleitzellen so genau zu beobachten, wie sie die typischen Harzgänge rezenter Kiefer charakterisieren. — Vergleicht man die Durchmesser normaler Harzkanäle von *Pinus elliotii* ENGLM. (Geleitzellen-Mantel nicht mitgemessen) mit denen der frohwüchsigen Form von *Pinus succinifera* (CONW.) emend., so sind diejenigen der *Slash Pine* immer noch ca.  $\frac{1}{3}$  größer. Die Messungen erfolgten bei beiden Arten an Harzkanälen mit maximaler Weite, nicht in der Nähe blinder Endigungen.

Im fossilen Material finden sich auch Harzgänge, bei denen ein mehr oder weniger regelmäßiger Ring der feinen Geleitzellen und Sekretzellenreste im Harz „schwimmt“. Es handelt sich um durch starken Harzfluß aus dem Gewebeverband herausgeschwemmte Zellringe oder -lagen, gewiß nicht um ein bei der Präparation gebildetes Kunstprodukt. Denn auch dieses Gewebebild kann man bei verschiedenen rezenten Arten in der Nähe stark harzender Wunden beobachten. Der Endzustand dieses Prozesses findet sich in jenen Präparaten, die der Figur 1, Tafel 20, entsprechen, wo Geleit- und Sekretzellen ganz offenbar herausgespült sind. —

Will man nicht die Hypothese A. TSCHIRCH's annehmen, derzufolge das Harz in einer „resinogenen“ Membranschicht der Sekretzellen entstehen soll — und dagegen stehen nunmehr unmittelbare Beobachtungen —, so muß man mit einer Diffusionsfähigkeit des frischen Harzöls durch die so sehr dünnen Häute dieser Zellen rechnen. In der Figur 1, Tafel 16, scheint in der Tat eine Diffusion von Stoffen vorzuliegen, die aus dem Innern der Zelle oder ihrer Membran stammen. Hier sind Sekretzellen eines waagerechten Harzganges (tangentialer Schnitt) durch strömendes Harzöl aus ihrem Verband herausgelöst worden. Im Original heben sich vom gelben Untergrund des Harzes die rotbraun gefärbten, besonders dunkel konturierten Zellen des Schwemmgutes scharf ab. Die isolierten oder noch in kleineren Gewebefeldern vereinigten Zellen haben einen rotbraunen Hof gebildet. Diese bezeichnende Farbtonung läßt mit einiger Berechtigung vermuten, daß die abdiffundierenden Stoffe oxydativ gewirkt haben. Bezeichnend für diesen Vorgang will auch der Umstand erscheinen, daß manche dieser Sekretzellen durch Verlust des osmotischen Druckes unregelmäßig verformt, zum Teil wie eingedellt sind. —

## 6. Die Tüpfelung der Quertracheiden

Figur 2, Tafel 3, stammt von einem anderen Objekt. Es ist ein Querschnitt durch ein charakteristisches, aber wohl schon im getrockneten Zustand in das Bernsteinharz eingebettetes Holz und zeigt die Tüpfelung der Quertracheiden der Markstrahlen. Diese Tüpfel sind im Mittelfelde des Bildes und an beiden seitlichen Rändern als runde und spaltförmige, helle Löcher in drei Markstrahlen gut zu sehen. Bei genauer Beobachtung sind die großen Tüpfellöcher der waagerechten Zellmembranen von den sehr viel kleineren der senkrecht-radialen Membranen zu unterscheiden. Diese Feststellung ist zweifelsfrei, da in den Quertracheiden (wie noch dargetan werden wird) die Zackenmembranen, die eventuell Schwierigkeiten bei der Deutung des Bildes

bereiten könnten, fehlen. — Die Unschärfe des Tracheidenfeldes erklärt sich zum Teil aus dem durch den Austrocknungsprozeß beeinträchtigten Erhaltungszustand des Objekts, zum anderen Teil aus dem Umstand, daß die Aufnahme scharf auf die sonst schwer zu beobachtenden Markstrahltüpfel eingestellt ist.

## 7. Die Markkrone

Vollkommene Zweigstücke mit gleichzeitig erhaltenem Mark, Holz und Rinde sind im typischen Brack nur sehr spärlich erhalten. Fanden sie sich einmal, so war oft die Markkrone, regelmäßig auch die primäre Rinde vom Holz infolge von Schrumpfungerscheinungen des besonders saftreichen, jugendlichen Gewebes getrennt.

Zuweilen gelang es, im Lackfilm des Zweigquerschnittes den gesamten sternförmigen Markkronenschnitt zu isolieren. Aber nur sehr selten ist der Gewebeaufbau der Markkrone der Bernsteinkiefern in einem Präparat in allen Einzelheiten genau zu übersehen. Das primäre Parenchym ist felderweise stark gebräunt, wobei es dahingestellt bleiben muß, ob diese Erscheinung auf einem Nachdunkeln des reichen organischen Zellinhaltes oder auf einer Verfärbung des infiltrierten Harzöls oder auf einer primären Gewebe-Differenzierung wie bei *Pinus oocarpa* SCHIED. beruht. Nur wenn eine Harzdurchtränkung „von innen heraus“ stattgefunden hat, der Zweig also nicht nur von außen von Harz umflossen und von der Peripherie her durchsetzt wurde, liegt ein Objekt vor, in dem die Markkrone ohne größere Störungen erhalten blieb. Da es gelang, einige solcher Inkluden zu finden, deren parenchymatischer Markkern relativ guten Erhaltungszustand zeigte, darf mit einer Konservierung von Zweigen im frischen Zustand gerechnet werden. Sie hat ihre tiefste Ursache in der allgemeinen Fähigkeit der Parenchymzellen der *Pinus*-Arten, in mehr oder weniger ausgeprägtem Maße Harzöl produzieren zu können. Diese Anlage findet sich besonders eindrucksvoll verwirklicht in den Zellen des anomalen Holzparenchyms, in den Parenchymzellen der sekundären Rinde innerhalb der Kambialzone und in der anschließenden, noch nicht ausdifferenzierten, jüngsten Rindenzone. Wenn auch an besonders gut erhaltenen Stellen der Markkronenpräparate die sehr zartwandigen Grundgewebezellen beachtlich große Einschlüsse führen, die vielleicht ehemals Stärkekörner (oder Tropfen zersetzten Plasmas) gewesen sind, so eignen sich auch diese Felder der Markkrone zur bildlichen Wiedergabe nicht. Mehrere Male konnte beobachtet werden, wie Insektenlarven gerade das nahrhafte und leicht verdauliche Parenchym der Markkrone eines Zweiges unter peinlicher Vermeidung der ersten Holzringe mit ihren zahlreichen Harzgängen ausgefressen hatten. Der entstandene Hohlraum war dann mit Harz erfüllt, in dem Wolken aufgelösten Kotes und Fraßsplitter schwammen. — In Mitteleuropa gibt es in den Markkronen junger Kiefertriebe lebende Bastkäfer, den kleinen und großen „Waldgärtner“, *Blastophagus minor* HARTIG und *Bl. piniperda* LIN., welche die diesjährigen und vorjährigen Triebe durch das Ausfressen gerade des Markzylinders zum Absterben bringen. Es ist sehr wohl vorstellbar, daß diese zur Gruppe der Borkenkäfer zählenden Insekten oder ihre Verwandten verhängnisvolle Schädlinge auch der Bernsteinkiefern gewesen sind. Bei der Kleinheit dieser Käfer (3,5—4,8 mm) ist es nicht ausgeschlossen, daß ein glücklicher Fund eines Imagos in der zerfressenen Markkrone den schlüssigen Beweis erbringt. Borkenkäfer i. w. S. sind als Inkluden bereits seit dem Beginn des vorigen Jahrhunderts gefunden worden. — Bei Zweigen mit intaktgebliebener, aber freigelegter Markkrone traten die Sickerwässer der Lagerstätten durch die nicht mit Harz erfüllten, gerade hier sehr zahlreichen Interzellularen und die durch Verwesung entstandenen Gewebelücken ein. Die Faulschlammwässer führten

zur Ausscheidung von Schwefelkies, der sich auch in der Markkrone sehr oft in Mengen findet.

In Figur 2, Tafel 4, dem Querschnitt eines Zweigleins von *Pinus montana* M., ist die Sternfigur der Markkrone zu erkennen, wobei sich das primäre Mark so verteilt, daß das Erstlingsholz bogig in das Markparenchym eingesenkt erscheint. Im entsprechenden Präparat von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. ist dieses Gewebebild noch schärfer dadurch ausgeprägt, daß ein begleitender bogiger Riß längs der Trennungszone des Markgewebes vom Felde der Erstlings-Tracheiden eingetreten ist. Sodann ist im rezenten wie im fossilen Objekt (Fig. 1, Taf. 4) besonders auffällig, daß in den ersten Jahresringen die Anzahl der Harzgänge ganz beträchtlich größer ist als später. Die relative Häufigkeit und die ungefähr normale Größe dieser Harzgänge fallen genauso auf wie die zum Teil durch Harz ausgefüllten radialen Spalten, die auf Trocknungsrisse in den zarten, mehrschichtigen, harzenden Markstrahlen zurückzuführen sind (im Bild hell). Der histologische Aufbau dieser ersten Harzgänge scheint schon vollkommen dem Typ zu entsprechen. Anomales Holzparenchym aber fehlt.

Zur Erklärung der Häufigkeit der Harzgänge in den ersten Jahresringen, die bei allen untersuchten rezenten Föhrenarten (wie bei den Bernsteinkiefern) zu beobachten ist, kann eine unmittelbare Reizwirkung auf Grund einer Wundsetzung nicht dienen. Da diese Häufigkeit für die Gattung *Pinus* ganz allgemein gültig ist, kann man auch für die Bernsteinkiefern nicht mit einer Fernwirkung eines Wundreizes auf das Erstlingsholz des Zweigleins rechnen. Es müssen vielmehr spezifische, physiologische Bedingungen der Gattung vorliegen. Um sie zu erkennen, sind schon seit geraumer Zeit vergleichende experimentelle Untersuchungen angesetzt.

## 8. Die primäre Rinde von Zweigen

Unter den Zweighölzern wurden auch einige mit gut erhaltener primärer Rinde gefunden. Im besten Objekt war diese allerdings durch eine dicke Harzbank, die nachweislich im Bereich der noch schmalen sekundären Rinde gebildet worden war, vom Holzkörper getrennt. Es lag ein für sein Alter von wenigstens 17 Jahren sehr dünner Zweig mit regelmäßig engen Jahresringen vor. Dieser geringen Wachsfreudigkeit entspricht auch die Langlebigkeit der primären Rinde. Denn sie ist durch die Harzbank als Ganzes abgehoben und zeigt an keiner Stelle Verkorkung oder Alterungssprünge. Die Möglichkeit, daß die primäre Rinde schon wesentlich früher als nach ca. 17jähriger Lebenstätigkeit geschlossen vom Holzkörper abgesprengt worden sei und demnach mit ihm nicht ungefähr gleichaltrig sein könnte, findet in den Präparaten keine Stütze.

In Figur 4, Tafel 4 (leider durch einige bei der Präparation entstandene Gasblasen des Lacklösungsmittels gestört) sind die bogigen, tangential gestreckten, braun gefärbten Parenchymzellen zum Teil zu strukturlosen Bezirken zusammengedrückt, zum Teil aber sind die Zellen im mikroskopischen Bilde noch im einzelnen gut erkennbar. Sie lassen sogar noch dunkelbraun gefärbte Einschlüsse erkennen. Diese dürfen mit gutem Recht im Analogieschluß zu dem entsprechenden Gewebe rezenter Kiefern als hier reichlich vorhandene Stärkekörner angesprochen werden. In der Richtung zum Holz schließt die sekundäre Rinde an. Sie wird in besonders gut gelungenen Filmen des Radialschnitts im Wechsel von Siebzellenpaketen mit noch kleinzelligen Kettenparenchymzellen-Lagen sichtbar. Beide Bauelemente treten trotz ihrer Zartwandigkeit deutlich hervor und stützen die Ansicht, daß die Harzbankbildung nicht sofort mit der ersten Anlage der sekundären Rinde, sondern erst später erfolgt ist.

Am auffälligsten sind die riesigen, in tangentialer Richtung verzogenen, primären Harzkanäle. Ihre Zahl beträgt für den ganzen Bereich 16, ist also erheblich.

Figur 5, Tafel 4, gibt einen einzelnen dieser Harzkanäle bei stärkerer Vergrößerung wieder. Er zeigt — wie die Harzgänge des Holzes — die typischen Sekretzellen in ihrer dem Kanal-Lumen zugewandten, hier stumpf papillösen Gestalt. Die Schnittdicke läßt leider Einzelheiten der primären Rinde nicht mehr erkennen, aber die in der linken oberen Ecke des Bildes erfaßte große, helle Harzwolke spiegelt die Durchdringung des Gewebes mit Bernsteinharz wieder.

Um die entsprechenden Verhältnisse an jetztzeitlichen Föhren zum Vergleich heranzuziehen, sei Figur 1, Tafel 5, der Querschnitt durch ein 7jähriges Zweiglein von *Pinus resinosa* AIT., vorgelegt. Welch weitgehende Übereinstimmung in Gestalt, Verteilung, ja auch Größe der Harzkanäle! Und doch welcher Unterschied in der Art des Holzaufbaus! In bezug auf die im Querschnitt elliptische Form der Harzkanäle der primären Rinde könnte man der Ansicht sein, daß diese durch die tangentiale Dehnung, hervorgerufen durch das sekundäre Dickenwachstum, bedingt sei. Demgegenüber ist aber zu betonen, daß es auch lebende *Pinus*-Arten gibt, in denen die Harzkanäle der primären Rinde auch im fortgeschrittenen Alter rund-zylindrisch sind. Es liegt also eine charakteristische Arteigentümlichkeit vor, die bei Berücksichtigung ausgedehnterer Untersuchungen (in Verbindung mit anderen Kriterien) die Diagnose der Bernsteinföhren noch schärfer zu fassen erhoffen läßt. Auch die Anzahl der Harzkanäle in der primären Rinde ist anlagemäßig bedingt und erfährt keine nachträgliche Vermehrung! Wie folgender Vergleich der Zahl und der Größe der Harzkanäle in der primären Rinde zeigt, liegen artspezifische Merkmale vor:

*Pinus resinosa* AIT.: Harzkanäle sehr groß und trotzdem zahlreich,

*Pinus glabra* WALT.: Harzkanäle nur ungefähr 6 insgesamt,

*Pinus canariensis* L.: die nur zwerghaft kleinen Harzkanäle sind zudem noch sehr selten,

*Pinus serotina* MICHX.: Harzkanäle fehlen vollkommen.

Danach erscheint auch von dieser Beobachtung aus die Vermutung wohl begründet, daß es innerhalb der Gattung *Pinus* Arten gibt, die aus erbbedingten Gründen normalerweise mehr als andere zur Harzbildung disponiert sind — daß die eigentliche Wurzel der Harzungsfähigkeit im Stoffwechsel-physiologischen liegt und daß Wundreiz zwar recht auffällig, aber doch nur sekundär die ins Riesige steigerungsfähige Succinose rezenter Föhrenarten auslöst. Das gilt auch für die Bernsteinkiefern.

## 9. Zusammenfassung (Kap. II, A)

Im Laufe der Arbeit konnten 23 Holzproben des Bracks eingehend untersucht werden, deren Querschnittfilme klare und zur photographischen Wiedergabe geeignete Gewebebilder ergaben. Dazu kommen sehr zahlreiche Beobachtungen an zum Teil vortrefflich dünnen Fraßsplintern aus Bohrgängen von Insekten bzw. ihren Larven. Wenn auch dieses Material, gemessen an der Großzahl der überlieferten, der Forschung aber nicht zugänglichen Inkluden noch immer nicht erheblich ist, so dürfte es doch mehr als ein Mosaik zufälliger Einzelbilder ergeben, selbst wenn man die Möglichkeiten des individuellen Schicksals jedes einzelnen Stückes von der Entstehung bis zum Tage seiner Erforschung in Rechnung stellt.

1. Der Querschnitt erweist die meisten Objekte als zum Teil mehr als 20jährige Zweige, von denen in einer nicht unbeträchtlichen Anzahl (8) die Markkrone er-

halten ist. Ein einziger Zweig aber nur ist im Querschnitt vollkommen und enthält Mark sowohl wie Rinde mit der ersten Korklamelle (alte, sekundäre Rinde und Borke von Ästen bzw. Stämmen werden weiter unten behandelt). Ein anderes Objekt entstammt wahrscheinlich dem Splint eines Stammes, denn die sehr zahlreichen Markstrahlen zeigen auf größere Erstreckung parallelen Verlauf und keine Konvergenz.

2. An kennzeichnenden Einzelheiten des Kiefernholzes konnten zweifelsfrei festgestellt und mikrophotographisch belegt werden:

a) Die charakteristische Zusammensetzung der Jahresringe, gelegentlich auch von Jahresringsegmenten (ist allerdings nicht ausschließlich bezeichnend für die Gattung *Pinus*) aus Früh- und Spätholztracheiden.

b) Die Veränderlichkeit der Jahresringe. Sie ist in Abhängigkeit von Umweltbedingungen bei rezenten Arten bekannt. Soll eine Gesetzmäßigkeit aus fossilem Material abgeleitet werden, muß daher mit der größten Zurückhaltung geurteilt werden. — Es findet sich:

(1) Holz mit sehr schmalen, relativ regelmäßig aufgebauten durchschnittlich 10 Zellen in einer Radialreihe zählenden Jahresringen mit sehr gering entwickeltem Spätholz, das oft bis auf 1—2 Zellen reduziert ist.

(2) Holz mit unregelmäßiger aufgebauten, in der Gesamtzahl der Zellen je Radialreihe schwankenden Jahresringen (bis über 30 Zellen) mit relativ erheblichem Spätholz (ca. 5 Zellen je Reihe).

Beide Holzarten haben aber praktisch dasselbe Zellenverhältnis von Frühholz : Spätholz und die bereits von H. CONWENTZ beobachtete schwache Ausbildung der Membranen besonders der Spätholztracheiden. So wird man zur Annahme neigen, daß es sich um klima- und bodenbedingte Entwicklungsdifferenzen ein und derselben Baumart handelt.

c) Die nur schwach entwickelten (oder sekundär nur wenig verdickten) Tracheiden-Membranen. Sie sind nicht zu erklären mit einer eventuellen Zugehörigkeit des Holzes zur Wurzel, mit „Zersetzungsprozessen“ (wie es H. CONWENTZ versucht), als Sekundärreaktion nach einem starken Verwundungsreiz, als Ergebnis des Fossilierungsprozesses im Bernsteinbalsam als „Lösungs“mittel.

Vielmehr sprechen alle Beobachtungen dafür, daß es sich um ein vielleicht durch Klima und Boden zugleich bedingtes Spezifikum der Bernsteinkiefern handelt. Im Gegensatz zu H. CONWENTZ, der wenigstens „ganz vereinzelt“ Objekte fand, in denen die Spätholztracheiden normal verdickte Membranen hatten, konnte in dem der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Material nicht ein einziges Holz dieses Aufbaus gefunden werden.

d) Die Tüpfelung der Radialwände, besonders der ersten Frühholztracheiden des Jahresringes.

e) Gelegentlich die einfache Tüpfelung der Quertracheiden der Markstrahlen.

f) Die Bauelemente der Harzgänge. Es gelingt häufiger, die eigentlichen Sekretzellen in besonders schöner Fixierung als Papillen zu beobachten, während der schmale, meist tiefbraune Kranz der Geleitzellen nur selten Einzelheiten zeigt. Die Anlehnung dieser Geleitzellen an Markstrahlparenchymzellen ist auffällig. In keinem anderen Gewebeteil des Holzes (wohl aber noch in der gesamten Rinde) kann die fixierende Eigenschaft des frischen Bernsteinharzes in so

überzeugender Weise dargetan werden wie in den Sekretzellen der Harzgänge. Diese Fixierung ist jeder an rezentem Material anwendbaren Methode zum Studium des Harzungsprozesses weit überlegen. Die Häufung fast normaler und normaler Harzgänge läßt darauf schließen, daß diese untersuchten Zweigstellen nicht in unmittelbarer Wundnähe gelegen haben, sondern daß nur noch eine Wundreiz-Fernwirkung erkennbar ist.

- g) Das anomale Holzparenchym. In stark harzenden Ast- und Zweigstücken fand es H. CONWENTZ sehr ausgedehnt. Im Inklusenmaterial des Verfassers ist diese Gewebekomponente nur schwach, in manchen Stücken gar nicht entwickelt. Die Bildung des anomalen Holzparenchyms in großen tangentialen Platten erheblicher Dicke kann an rezenten Arten nach tiefgreifender Verwundung experimentell hervorgerufen werden. Daraus ist zu schließen, daß in den untersuchten Zweigen der Bernsteinkiefern intakte, nicht wundnahe Stellen zur Beobachtung kamen.
  - h) Der Aufbau der mehrstrahligen Markkrone und des ganz jugendlichen Holzkörpers ist bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. derselbe wie bei rezenten Kiefernarten.
3. In Querschnitten durch einen 17jährigen Zweig konnten in der noch intakten primären Rinde genau beobachtet werden:
- a) Parenchym aus relativ großen Zellen mit abgerundeten Begrenzungen, zahlreichen Interzellularen und mit geformten, großkörnigen Einschlüssen, wahrscheinlich Stärkekörnern,
  - b) sehr große, im Schnitt tangential-elliptisch gestreckte, senkrechte primäre Harzkanäle, in denen die Sekretzellen besonders überzeugend in Erscheinung treten. Die Zahl der Harzkanäle beträgt auf der Gesamtperipherie 16.
  - c) Zahl und Art der Ausbildung der primären Harzkanäle in der primären Rinde ist nach vergleichenden Beobachtungen an rezenten Kiefern art-spezifisch.

## B. Der Radialschnitt

Bei holzanatomischen Untersuchungen ist der Radialschnitt i. a. und bei Koniferen im besonderen am aufschlußreichsten. Für die Gattung *Pinus* sind die Fragen des Baues der Quertracheiden und die Art der Tüpfelung (Zahl, Größe und Gestalt) der Kreuzungsfelder der Markstrahlparenchymzellen mit den Frühholztracheiden sogar bis zu einem gewissen Grade von art-diagnostischem Wert. Dieser sollte aber nicht überbetont werden, denn auch die Kreuzfeldtüpfelung unterliegt bei manchen Arten einer beachtlichen Variation, und diese steht offenbar im Zusammenhang mit derjenigen der Jahresringweite, ist also letzten Endes auch von äußeren Faktoren abhängig. Die Erwartung, bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. würde die radiale Schnittrichtung weitere wesentliche Einzelheiten über den Aufbau des Holzes erbringen, hat sich in dem erhofften Ausmaß leider nicht erfüllt.

### 1. Wechsellagerung von Früh- und Spätholz

Der im Querschnitt gut zu verfolgende Wechsel von Frühholz und Spätholz kann im Radialschnitt nur dann sicher beobachtet werden, wenn der Film auf größere Erstreckung ein und dieselben Markstrahlen in ungestörter Ausbildung zeigt. Nur

dann verläuft der Schnitt in genau radialer Richtung, und es liegen keine projektiven Verzerrungen vor. Solche Filme lassen sich aber nur selten gewinnen. *Figur 2*, *Tafel 5*, zeigt ein offenbar gesund entwickeltes, aber nicht mehr lebend zur Einbettung gelangtes Holz. Auf den ersten Blick scheint eine Gruppe typischer Jahresringe erkennbar zu sein, die zudem über alle bisher beobachteten Maße hinaus weit wären und für eine frohwüchsige Kiefernart sprechen würden. Aber bei genauerer Betrachtung des Originalpräparates wie auch der *Figur 2* und *3*, *Tafel 5* (mit der Lupe!) zeigt sich der Irrtum: Verschieden dicht auf dem Lackfilm haftende, achsiale Gewebezonen und gleichsinnig verlaufende Geweberisse täuschen breite Jahresringe vor. In Wirklichkeit ist die Zuwachsstreifenbildung durchaus nicht so markant, wie auf den ersten Blick erscheinen will. Sie ist im Gegenteil stellenweise mit Sicherheit überhaupt nicht auszumachen. Das wiederum entspricht auch den im Querschnitt eindeutig erkannten Verhältnissen: Ein- und zweizellige Spätholzringe können sich im Radialschnitt kaum scharf abheben. —

*Figur 3*, *Tafel 5*, von einer anderen Stelle desselben Objektes erweist noch deutlicher, daß die Inkluse als Ganzes bereits im Trocknungszustande zur Einbettung gelangte. Denn bei stärkerer Vergrößerung zeigen sich die ersten Folgen der Eintrocknung vor allem in der Auflösung der primären Membran-Strukturen, wobei aber wenigstens im unteren Bildteil die behöfteten Tüpfel doch noch relativ gut erhalten sind. (Lupenbetrachtung!) Über die Mitte der linken Bildhälfte zieht ein ungefähr 10 Zellen hoher Markstrahl mit auffällig gut erhaltenen Zellmembranen.

Ein anderes Objekt lieferte die *Figur 1*, *Tafel 6*. Das Gewebe ist durch die Sprengwirkung tropfig-fladig eingeflossenen und dann erstarrten Harzes zerrissen. Im vorliegenden Bilde sind wegen dieser Störungen Jahresringe nicht mehr zu erkennen. Aber im Original tritt in benachbarten Stellen ganz herrlich die Wechsellagerung zwischen gelbem Frühholz und orangerotem Spätholz hervor. Dabei zeigt sich, daß die gelbe Färbung das freie Lumen der Frühholztracheiden, die orangerote Färbung die Tracheiden-Membranen kennzeichnet. Auch hier sind die Jahresringe eng und vor allem ist das Spätholz schmal. Es ist also das entsprechende Holz der charakteristischen Querschnitte mit den relativ dünnwandigen Spätholzzellen. Die Sprengwirkung des in und zwischen die Tracheiden vornehmlich des Frühholzes eingedrungenen Harzes macht sich im besonderen dadurch bemerkbar, daß meist gerade über ihm die sonst sehr gut erhaltenen Markstrahlen unterbrochen sind.

Die *Figur 2*, *Tafel 6*, gibt die Tüpfelung der Längstracheiden und den überquerenden Markstrahl eines bereits so stark durch Trocknung zersetzten Holzes wieder, daß die Tüpfel nur noch als sehr große Löcher erscheinen. Ihre einreihige Anordnung und ihre Ausdehnung über die ganze radiale Zellbreite sind deutlich. An anderen Stellen des Einschlusses wird das über 15 Zellen breite Frühholz scharf abgesetzt gegen eine höchstens 5 Tracheiden breite Spätholzlage. Hier erweist die Spiralstruktur der Tracheiden-Membranen des Frühholzes wie des Spätholzes den Trocknungsgrad. In diesem Zustand ist die Tüpfelung der Tracheiden wie der Markstrahlparenchymzelle nicht mehr erkennbar.

Lebensfrisch zur Einbettung gelangtes Holz zeigt dagegen die unversehrten Tüpfel der Längstracheiden des Frühholzes gleichmäßig in der ganzen Tracheidenlänge in ihrer charakteristischen Ausbildung in der Aufsicht auf die radiale Zellmembran in Gestalt zweier konzentrischer Kreise.

Faßt man die Beobachtungen über die Ausbildung der Jahresringe in den Radialschnitten zusammen, so ergibt sich eine Bestätigung derjenigen des Querschnittes: Bilder von schmalen Jahresringen mit reduziertem Spätholz konnten im Radialschnitt



wiedergefunden werden, wie — allerdings sehr viel seltener — solche mit wesentlich stärker entwickelten Jahreszuwachsstreifen. Aber eine Aussage über die relative Häufigkeit beider Gewebebilder ließ sich nicht machen.

## 2. Die Markstrahlen

Wesentlich mehr Einzelheiten versprochen die Markstrahlen vor allem deswegen zu erbringen, als sich (ganz überraschenderweise) i. a. die Radialmembranen ihrer Zellen als stärker und gegen die Eintrocknungsprozesse widerstandsfähiger erwiesen als die Membranen der Längstracheiden. Diese Tatsache wiederholt sich in bezeichnender Weise in den Rindenstrahlen. Es ist naheliegend, diesen Unterschied gegenüber den Längstracheiden in chemischen Differenzen im Membranaufbau zu suchen. Ein Hinweis in dieser Richtung ist auch die Beobachtung, daß die Längstracheiden unter sich lückenlos aneinander anschließen, während zwischen den Elementen der Markstrahlen ein sehr ausgedehntes Interzellularen-System besteht.

Bei den einschichtigen, nicht harzenden Markstrahlen fällt zunächst auf, daß im Radialschnitt eine Unterscheidung von Markstrahlparenchymzellen und Quertracheiden trotz größter Bemühungen an sehr zahlreichen Präparaten mit gut erhaltenen Markstrahlen nicht möglich ist. Damit ist zugleich ausgesprochen: Quertracheiden mit Zackenmembranen konnten nicht nachgewiesen werden. Wohl gelang es mehrere Male, in den schräggestellten, tangentialen Membranen kleine einfache Tüpfel zu finden, wodurch in der unmittelbaren Nachbarschaft eine Membranverdickung vorgetäuscht werden kann. Aber die Ausbildung echter Zacken, wie sie den Radialwänden der Quertracheiden vieler rezenter Kiefern eigen ist, fehlt. Dies ist zwar ein negatives, aber beachtliches systematisches Merkmal der Bernsteinkiefern. Dabei ist zu betonen, daß diese Feststellung bislang ausnahmslos gilt und daß damit auch von dieser Seite her eine Unterscheidung verschiedener Bernsteinkiefern nicht möglich ist.

Ein Großfilm durch Altholz, der zum Beispiel der Figur 3, Tafel 6, zugrunde liegt, enthält unverhältnismäßig hohe Markstrahlen. Sie zählen im abgebildeten Objekt mindestens 15 Zellen. Aber selbst in diesen hohen Zellpaketen lassen sich auch bei direkter Beobachtung Parenchymzellen von Quertracheiden nicht unterscheiden. Alle aufgewandte Mühe, im Radialschnitt wenigstens Markstrahlzellen als typische Quertracheiden sicherzustellen, ist vergeblich geblieben. Nach unserer Kenntnis des Holzaufbaus rezenter Kiefern ist aber damit zu rechnen, daß wenigstens die obere und untere Begrenzungsreihe eines Markstrahls aus tracheidalen Elementen besteht. Wenn bei den Bernsteinkiefern trotz sorgfältigster Beobachtung eines sehr großen Untersuchungsmaterials nicht in einem einzigen Falle Quertracheiden mit Zackenmembranen sicher festgestellt werden konnten, so ist der Schluß auf das grundsätzliche Fehlen dieser Art von Zellen naheliegend. Man könnte allerdings zunächst noch die Meinung vertreten, das Fehlen der Zackenmembranen beruhe auf einer während der Fossilierung stattgefundenen Auflösung der Zacken. Diese Ansicht könnte mit Hinweisen auf die in der Literatur geäußerte Meinung begründet werden, die Zacken seien sekundär auf die Membran aufgesetzte Bildungen. Aber eine gründliche Nachuntersuchung der Zellmembranen von *Pinus nigra* ARNOLD mit Hilfe der verschiedensten mikrochemischen Farbreagentien läßt ganz eindeutig erkennen, daß die Zacken nicht „aufgesetzt“ sind und nicht aus anderen Stoffen bestehen als die Membranen der Längstracheiden und der Markstrahlparenchymzelle. Damit entfällt ein möglicher, beachtlicher Einwand gegen den Befund nur glatter Quertracheiden-Membranen bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Die bei der Mehrzahl der jetztzeitlichen Föhren entwickelten Quertracheiden mit Zackenmembranen sind also im überkommenen Material der Bernsteinkiefern nicht vorhanden. Ihre glatten Membranen unterscheiden sich vielmehr nicht von denen der Markstrahlparenchymzellen.

Zur Frage der Unterscheidung von Quertracheiden ohne Zackenmembranen von Parenchymzellen im selben Markstrahl ist es nicht ohne Bedeutung, zu wissen, daß zum Beispiel bei *Pinus strobus* L. im Frischpräparat die beiden Zellarten sehr wohl differieren (s. auch P. GREGUSS 1955), im ungefärbten Dauerpräparat in Caedax aber die Lichtbrechungs-Verhältnisse so homogenisiert werden, daß eine Unterscheidung der glatten Quertracheiden von den Parenchymzellen nicht mehr sicher möglich ist. Da der Lackfilm des Bernsteinholzes nicht nur in Caedax, sondern auch noch in den Lack eingebettet, zudem noch  $\pm$  intensiv von Bernsteinharz durchtränkt ist, darf es nicht wundernehmen, daß bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. eine Differenzierung nicht gelingen will. H. CONWENTZ dagegen vermochte in seinen Dünnschliffen die beiden Bauelemente der Markstrahlen deutlich zu unterscheiden. „. . . aus der Tabelle ergibt sich, daß die Zusammensetzung der Markstrahlen aus Parenchymzellen und Quertracheiden sehr ungleich ist.“ Dabei sollen von den Quertracheiden nur die den Strahl begrenzenden die charakteristischen Zackenmembranen aufweisen. Betrachtet man aber die von CONWENTZ als Beleg beigegebenen Zeichnungen, so ist unschwer zu erkennen, wie minimal und atypisch diese „Zacken“ eingetragen sind. „Jene Asthölzer mit Zackenmembranen der Quertracheiden habe ich erst nach sehr langem Sammeln und aufmerksamem Untersuchen gefunden. Die meisten besitzen sie nur in schwacher Ausbildung“. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren: Der Verfasser hat Konzessionen an den damals vornehmlich oder ausschließlich bekannten Typ von Quertracheiden gemacht.

Was zeigen nun die mehrschichtigen, harzenden Markstrahlen im Radialschnitt? Sie fallen als solche überhaupt nicht auf! Die überaus zartwandigen Sekretzellen und der eigentliche Harzkanal treten mit Deutlichkeit nicht in einem einzigen Falle hervor. Das findet seine Erklärung in dem Umstand, daß in dem in Succinose befindlichen Holz die eigentlichen Sekretzellen und ihre Geleitzellen meistens ausgeschwemmt sind. So muß ein solcher Markstrahl im Radialschnitt immer aus zwei voneinander getrennt liegenden Teilen und einem mehr oder weniger breiten Zwischenraum bestehen. In stark harzendem Holz wird mit steigender Anzahl der mehrschichtigen Markstrahlen das Unterscheiden derselben von unverletzten einschichtigen Markstrahlen ganz unmöglich. Mit dieser Erkenntnis wird nicht nur das Fehlen einwandfreier Beobachtungen harzender Markstrahlen im Radialschnitt erklärt, sondern darüber hinaus schwindet immer mehr die Hoffnung, im stark harzenden Holz überhaupt diese Strahlen finden zu können. —

Eine nicht minder schwer zu lösende Frage ist die nach der diagnostisch so wichtigen Kreuzfeldtüpfelung. Nur in den seltensten Fällen gelingt es, auf Filmen von größeren Holzeinschlüssen die Form, Zahl und Größe dieser Membranbildungen zu ermitteln. Denn meistens war das Holz bei der Einbettung bereits abgestorben oder im Absterben. Damit reißen die feinen Häute der einfachen wie der behöfteten Tüpfel, und es entstehen im Bilde helle Löcher auf gelb- oder braungetöntem Hintergrund. Sie erlauben nur sehr bedingt, Rückschlüsse auf die Verhältnisse der ursprünglichen Tüpfel zu ziehen. Doch soviel läßt sich bereits aus dieser Art von Objekten schließen:

1. Eine Tüpfelung der Markstrahlparenchymzellen zu den Spätholztracheiden scheint ganz zu fehlen.

2. Diejenige über den breiten Frühholztracheiden besteht i. a. nicht aus nur einem einzigen großen, zentral gestellten, runden oder schrägen elliptischen Tüpfel.
3. Es müssen vielmehr ursprünglich in jedem Kreuzungsfeld mehrere meist mittelgroße, kreisrunde Tüpfel vorhanden gewesen sein, die bei der durch Trocknung hervorgerufenen Auflösung eine unregelmäßig bogig begrenzte, helle Rißfigur hinterlassen haben. (Fig. 3, Taf. 5 und Fig. 3, Taf. 6.) Dabei sind in den Kreuzfeldkonturen noch Reste der schwach gefärbten Radialmembran verblieben.
4. Die unregelmäßige Rißfigur läßt nicht auf das primäre Vorhandensein von vier symmetrisch verteilten Tüpfeln schließen, wie sie für eine Großzahl rezenter Kiefern angegeben wird.

Scheiden durch diese Beobachtungen bereits eine ganze Reihe von Möglichkeiten einer Zuordnung der Bernsteinkiefern in das System jetztzeitlicher Föhren aus, so sind die bisher sichergestellten Merkmale noch immer nicht hinreichend für eine genügend einschränkende Diagnose. Aber der Aufgabe kommt ein besonderer Glücksumstand zu Hilfe in Gestalt von frisch im Harz konservierten Fraßsplittern aus den schon oben gekennzeichneten Bohrgängen von Insekten bzw. ihren Larven.

In einer Holzinkluse mit Bohrgang, Mulm und Nagesplittern (Fig. 4, Taf. 6) sind bei genauer Betrachtung im intakten Kreuzungsfeld 2 bzw. scheinbar 3 mittelgroße Tüpfel der hohen Markstrahlparenchymzellen gegen die Frühholztracheiden als jetzt dunkelbraune, kreisrunde Flecken mit weißer Umrandung zu sehen. Diese Art der Tüpfelung, wie sie nochmals in der Fig. 1, Tafel 7, im Zustand der beginnenden Auflösung gezeigt wird, ist die Regelform. Gegenüber der Größe der doppelt behöften Tüpfel der Längstracheiden im linken Präparatenrand (z. T. tangential getroffen!) fällt die nur mittlere Größe der einfachen Kreuzfeldtüpfel auf. Der verschieden gute Erhaltungsgrad der beiden Fraßsplitter erklärt sich ungezwungen damit, daß derjenige der Figur 4, Tafel 6, gar nicht erst der zersetzenden Wirkung des Mundspeichels des Insekts bzw. der Larve ausgesetzt gewesen ist, sondern sogleich in das fließende Harz gelangt sein muß. Der Splitter der Figur 1, Tafel 7, dagegen hat der Zersetzung wenigstens kurze Zeit unterlegen, die genügte, die einfachen Tüpfel der Kreuzungsfelder, nicht aber die widerstandsfähigeren der behöften Tüpfel der Längstracheiden zu lösen.

Vornehmlich wegen der unregelmäßigen Gestalt und der meist windschiefen Lage der Fraßsplitter ist die genauere Beobachtung der Kreuzfeldtüpfel bzw. ihrer Löcher recht schwierig und bedarf eines sehr breiten Untersuchungsmaterials. Auch bei den feinsten Fraßsplittern sind meist beide senkrechten Radialwände der Markstrahlparenchymzellen erhalten. Nur durch minuziöse Feineinstellung der mikroskopischen Optik lassen sie sich in der Beobachtung voneinander trennen. Dann erst sieht man die Tüpfel der einen Fläche ganz scharf, die der Gegenseite zugleich unscharf. Aber dies Bild gelingt nur am Splitter, der lebensfrisch zur Einbettung gelangte. Fraßsplitter mit Mundspeichelwirkung und solche aus bereits abgestorbenem Holz, die nur noch Tüpfelöcher enthalten, sind verständlicherweise zur Entscheidung der Frage nach der Anzahl der ursprünglichen Tüpfel im Kreuzungsfeld wenig geeignet. Aus den intakten Kreuzfeldern läßt sich aber immer wieder erkennen, daß auf jede senkrechte Radialfläche zwei mittelgroße, kreisrunde, gegeneinander versetzte Tüpfel kommen.

Das ergibt allerdings nicht selten ein Bild, als ob es sich um vier symmetrisch zueinanderliegende Tüpfel handele. Ist die tangentiale Ausdehnung der Markstrahlparenchymzellen nur gering, das heißt, liegen die beiden radialen Begrenzungsflächen in nur sehr geringem Abstand voneinander, so kann auch die Zahl 3 vorgetäuscht werden. Es hat überaus eingehender, immer wiederholter Beobachtungen bedurft, um die ursprünglich mit „2—4“ angesprochene Tüpfelzahl der Kreuzfelder auf 2 einzuengen.

H. CONWENTZ (1890) findet nach seinen Dünnschliffpräparaten, daß die Radialwände der Markstrahlparenchymzellen in der Breite einer Tracheide in zwei Zeilen übereinander 4 runde oder etwas breitgezogene Tüpfel besitzen. Daneben kommen auch häufiger 3 vor. Ferner finden sich in einer Parenchymzelle nur 2 Tüpfel nebeneinander oder übereinander. Endlich nimmt zuweilen ein einziger großer Tüpfel von kreisrundem oder elliptischem Umfang mit aufrechtstehender Längsachse die ganze Fläche ein. Trotzdem der Autor bei *Pinus laricio* POIR. die Veränderlichkeit der Tüpfelart und -zahl in einem einzigen Gewebeschnitt feststellen konnte, schließt er (S. 56): „Man könnte geneigt sein, die verschiedenartige Ausbildung des Strahlenparenchyms der Bernsteinbäume dahin zu deuten, daß man die Stücke mit vorherrschend einzelnen, großen Tüpfeln für Stamm- bzw. älteres Astholz und die mit mehreren kleineren Tüpfeln für jüngeres Astholz erklärt.“

Bei der immer wieder erneuten exakten Durchmusterung aller intakten Markstrahlen in den Radialfilmen des Holzes der Bernsteinkiefern fand sich schließlich ein erstes Präparat, in dem die Kreuzfeldtüpfelung in senkrecht aufeinanderfolgenden Markstrahlen verschieden war. Die charakteristische Tüpfelung des Astholzes bestand zwar auch hier aus zwei mittelgroßen Tüpfeln, in benachbarten Strahlen jedoch aus nur einem einzigen, großen, kreisrunden, zentral gelegenen Tüpfel. — Diese Feststellung auch am fossilen Material zeigt, daß die Zahl wie die Ausbildung der Kreuzfeldtüpfelung keine artspezifischen Konstanten sind. Der Kreuzfeldtüpfelung kommt nur als variations-statistisches Häufigkeitsmerkmal eine grundsätzliche Bedeutung zu, kann nur als solches als zuverlässiges systematisches Einteilungsprinzip angesprochen werden und gewinnt daher besonders bei fossilem Untersuchungsmaterial erst mit statistischer Sicherung Wert.

So darf im Falle der *Pinus succinifera* (CONW.) emend. die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß bei weiterer Ausdehnung der Untersuchung Inkluden gefunden werden, an denen mit voller Sicherheit häufiger andere Tüpfelverhältnisse der Kreuzungsfelder gefunden werden können. Nach dem heutigen Stande unserer Erkenntnisse jedoch scheint für die Bernsteinkiefern nur die Zweizahl kennzeichnend.

Versucht man auf Grund dieser Beobachtungen *Pinus succinifera* (CONW.) emend. in das von H. MAYR (in C. A. SCHENCK 1939) nach xylotomischen Gesichtspunkten aufgestellte System der lebenden Föhren einzuordnen, so muß man feststellen, daß dies nicht gelingen will: Die Zweizahl der nur mittelgroßen Tüpfel der Kreuzungsfelder und das gleichzeitige Fehlen der Zackenmembranen der Quertracheiden verhindern es. Auch der modernste und umfangreichste xylotomische Atlas der heute lebenden Gymnospermen (P. GREGUSS 1955) mit den Quer-, Radial- und Tangentialschnitt-Aufnahmen fast aller rezenten *Pinus*-Arten klärt weder in bezug auf die Kreuzfeldtüpfelung und die Quertracheiden noch auf das so schwach entwickelte Spätholz mit seinen wenig verdickten Tracheiden-Membranen die Frage der systematischen Verwandtschaft von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. mit einer lebenden Species.

Es scheint so, daß *Pinus succinifera* (CONW.) emend. — wie von Anfang an zu vermuten war — eine ausgestorbene Kiefern-„art“ in gewissem Sinne eigener Prägung

darstellt. „Die“ Bernsteinkiefer ist der bisher einzige Vertreter einer besonderen Sektion, die in der Kreuzfeldtüpfelung der Gattung *Picea* sehr ähnelt. Diese Tüpfelung ist mit gutem Recht als „piceoid“ zu bezeichnen. Damit erhebt sich auch sogleich die Frage, ob ein Anschluß der Bernsteinkiefern an noch ältere Föhren, zunächst der oberen Kreide, oder gar ein phylogenetischer Zusammenhang der Gattungen *Pinus* und *Picea* auf holzanatomischer Basis zu erschließen wäre. Doch die Verfolgung dieser Fragen geht über den Rahmen der vorliegenden Untersuchung weit hinaus. —

Im rechten Splitter der Figur 1, Tafel 7, sind in der dicken, radial-horizontalen Membran der obersten Markstrahlzelle zahlreiche Tüpfel in Gestalt von kanalartigen Durchbrechungen zu beobachten. Diese Porung, die den Markstrahlparenchymzellen ganz offenkundig fehlt, kennzeichnet diese Markstrahlzellen als Quertracheiden. Sie lassen zudem aufs deutlichste das Fehlen zackenartiger Verdickungen der Radial-Membranen erkennen. —

Überschaut man noch einmal die Feinheiten des histologischen Aufbaus, welche besonders auch die Nagesplitter zeigten, so kann man wohl sagen, daß gerade die ursprünglich verachteten Bohrspäne der Fraßgänge für die weitere Untersuchung ein sehr geeignetes Objekt zu sein versprechen.

### 3. Die Harzkanäle

Die Figuren 5 und 6, Tafel 6, von ein und derselben Inkluse geben in einem auf lange Erstreckung genau radial getroffenen Film einen Harzgang wieder. Er ist auf beiden Bildseiten (also ringsum) in weitlumige Tracheiden eingebettet, wie es nach dem Holzquerschnitt zu erwarten ist. Dieser Harzkanal wurde also noch während der eigentlichen Hauptvegetationsperiode angelegt, nicht wie es bei rezenten Kiefern im Normalfall ist, gegen Ende der Wachstumszeit im Spätholz. Begleitendes anomales Holzparenchym, das Kennzeichen von Harzkanälen nach Wundsetzung, fehlt.

Die rechte Begrenzung des Harzganges wird durch das dunkle Band der Geleitzellen gebildet, das auf der linken Seite nicht so ausgeprägt entwickelt oder erhalten ist. Den ursprünglichen, zentralen Hohlraum mit den eigentlichen Sekretzellen füllen dicht aneinanderstoßende Harztropfen und -fladen aus. Vom selben Harzgang an anderer Stelle stammt Figur 6, Tafel 6. Hier treten diese Einzelheiten zwar deutlicher hervor; sie lassen sich aber noch immer nicht so bis ins kleinste verfolgen, wie es bei der Direktbeobachtung unter dem Mikroskop der Fall ist. Jetzt erweist sich die rechts begrenzende, dunkelbraune Zone von der Stärke einer Frühholztracheide wirklich als aufgebaut aus flachen, prismatischen Geleitzellen. Sie wurden auf der linken Seite bei der Präparation als Ganzes herausgerissen und hinterließen damit einen entsprechenden Spalt. Im Innern des ursprünglichen Kanals sind neben ineinandergeflossenen Harztropfen verschieden brauner Färbung hauchdünne, deutlich begrenzende Häute der Sekretzellen zu erkennen. An manchen Stellen der Präparate (in den Figuren nicht erfaßt) überkreuzen Markstrahlen den Harzgang brückengleich.

Um all diese Befunde an Markstrahlen und Harzkanälen der Bernsteinkiefern leichter lesbar und deutbar zu machen, werden entsprechende Aufnahmen von *Pinus strobus* L. (Fig. 1, Taf. 8) und *Pinus silvestris* L. (Fig. 2, Taf. 8) vorgelegt. Dabei soll im besonderen auf die Gestaltverschiedenheit der papillösen Sekretzellen und der prismatisch langgestreckten Geleitzellen (in beiden Objekten), auf die glatten bzw. mit Zackenmembranen versehenen Quertracheiden und auf die in beiden Fällen mit einem einzigen, großen Tüpfel ausgestatteten Kreuzungsfelder hingewiesen werden.

Zu der Figur 2, Tafel 8, ist noch zu bemerken, daß die Zackenmembranen der Quertracheiden in der photographischen Wiedergabe zum Teil ganz anders als bei direkter mikroskopischer Beobachtung erscheinen. Nur im rechten Bilddrittel sind diese Membranbildungen in der unteren Reihe der Quertracheiden als deutliche Zacken anzusprechen, während sich sonst starke Lichtreflexe an Stelle der Zacken finden. So dann ist noch zu betonen, daß in anderen Species (z. B. bei *Pinus palustris* MILLER) diese Zackenmembranen wesentlich weniger stark ausgebildet sind als zum Beispiel bei unserer *Pinus silvestris* L.

In den fossilen Bernsteinkiefern treten verständlicherweise die Gewebebilder nicht in dieser Klarheit des rezenten Materials in Erscheinung.

#### 4. Zusammenfassung (Kap. II, B)

1. Der Aufbau der Jahresringe im Radialschnitt bestätigt zwar die durch die Querschnittsbilder gewonnene Vorstellung, ist aber nicht so klar erkennbar.
2. Längstracheiden des Frühholzes lebend eingebetteter Inkluden haben einreihig angeordnete, intakte, doppelt behöfte Tüpfel, welche fast die ganze radiale Zellbreite einnehmen.
3. Selbst in hohen und auf lange Erstreckung gut erhaltenen Markstrahlen ist eine Unterscheidung von Markstrahlparenchym und Quertracheiden nicht möglich.
4. Damit muß (wenigstens vorläufig) mit dem Fehlen von charakteristischen Zackenmembranen in den Quertracheiden gerechnet werden.
5. Der im Gegensatz zu den Membranen der Längstracheiden gute Erhaltungszustand der Radialmembranen aller einen einschichtigen Markstrahl aufbauenden Zellen wurde regelmäßig beobachtet. Er ist so auffällig, daß ein Unterschied in der chemischen Natur der Zellwände wahrscheinlich ist.
6. Gut erhaltene mehrschichtige, harzende Markstrahlen konnten selbst in dem so ausgedehnten Untersuchungsmaterial nicht ein einziges Mal gefunden werden.
7. Die gemeinsame Membran der Markstrahlparenchymzellen und der Frühtracheiden (das Kreuzungsfeld) besitzt i. a. z w e i mittelgroße, kreisrunde Tüpfel, die am deutlichsten in frisch ins Harz eingebetteten Fraßsplintern erkennbar sind.
8. Die Tüpfellöcher trockenen Holzes lassen keinen sicheren Schluß auf Größe, Zahl und Verteilung der ursprünglichen Tüpfel im Kreuzungsfeld wegen der die dünnen Radialwände schnell auflösenden Zersetzungsprozesse zu.
9. Auf weite Erstreckung genau radial getroffene Harzgänge sind im Tracheidengewebe eingebettet und gegen dieses durch eine schmale Kette dunkelbrauner Geleitzellen abgegrenzt. Von den Sekretzellen mit ihren feinen, dunklen Häuten sind i. a. nur Reste erhalten. Sie liegen zwischen den tropfig-fladig erstarrten, verschieden braungefärbten Harzflüssen.

#### C. Der Tangentialschnitt

Aus der Kenntnis der Quer- und Radialschnitte ist es grundsätzlich möglich, sich ein Bild des räumlichen Aufbaus des normalen Kiefernholzes zu machen. So ist zu erwarten, daß der Tangentialfilm keine wesentlichen neuen Beobachtungen, sondern nur noch eine Bestätigung und Ergänzung der bislang gewonnenen Befunde bringen wird. Für gesundes, normales Holz, soweit es sich nicht in Succinose befindet, ist dies

auch der Fall. Für den eigentlichen Harzungsprozeß aber konnten gerade in den Tangentialfilmen besondere Einzelheiten beobachtet werden, die im rezenten Material in solcher Klarheit nicht zu verfolgen sind. Die Einmaligkeit des Fixierungsmittels erwies sich gerade bei jenen Inkluden, in denen das harzproduzierende Gewebe selbst im frischen Zustand zur Einbettung gelangte. Als noch sehr viel aufschlußreicher gerade in bezug auf den Harzungs Vorgang sollte sich aber der Tangentialschnitt durch die lebende Rinde zeigen. Doch davon an späterer Stelle; zunächst die Darstellung des Tangentialschnittes durch das Holz.

### 1. Längstracheiden und Markstrahlen im Succinose-Prozeß

In Figur 3, Tafel 7, ist ein charakteristischer Tangentialschnitt mit sehr zahlreichen, meist einschichtigen, verschieden hohen Markstrahlen in einem Felde von ungefähr gleich breiten, scheinbar relativ dickwandigen Tracheiden wiedergegeben. Bis auf eine einzige Holzzelle am linken Bildrand sind alle anderen weitleumig. Die Zellbreite in tangentialer Richtung ist größer als die Erstreckung in radialer. Ein Vergleich dieser Figur mit derjenigen der Tafel 6 (Fig. 3) bei derselben Vergrößerung und mit dem Querschnitt Figur 5, Tafel 1, ergibt eine gegenseitige Bestätigung der Zelldimensionen. Im Tangentialschnitt sind nur bei Direktbeobachtung an besonders günstigen Stellen (nicht aber in der vorliegenden Aufnahme) Tüpfel in der Radialwand zu sehen. Auch erscheinen im Bilde die Zellwände überraschend dick. Beides — Fehlen der Tüpfel und Stärke der Membranen — scheint in das bisherige Bild des typischen Tracheidenfeldes nicht zu passen. Beide Beobachtungen erklären sich aber zwanglos aus der Präparationstechnik: Aus Gründen der Membranfestigkeit reißt der Lackfilm in den Radialwänden in der Zone des geringsten Widerstandes, das heißt durch die Reihe der übereinanderliegenden Tüpfel und verhindert damit ihre Erhaltung an diesen Stellen (s. dagegen Fig. 2, Taf. 7). Die wechselnde Dicke der Tracheiden-Membranen, wie sie besonders eindrucksvoll in der linken Bildhälfte erkennbar ist, beruht gewiß nicht auf einem (partiellen) Quellungs- oder Zersetzungs Vorgang. Dagegen spricht der stellenweise sehr gute Erhaltungszustand der primären Membranlamelle und der sekundären Auflagerungsschichten. Hält man sich aber das Raumbild der im Querschnitt 4-, (5-) oder 6seitigen Tracheidensäulchen vor Augen, so wird klar, daß die tangentiale Aufsicht auf die Säulen *k a n t e n* stärker sein wird als im Schnitt durch die freien Flächen. So lösen sich die anfänglich bei der Betrachtung des Tangentialschnittes aufgetretenen Schwierigkeiten, die ganz gegen jede Erwartung entweder ein weitleumig-dickwandiges Frühholz oder ein dickwandig-weitleumiges Spätholz vortäuschen!

Von den zahlreichen Markstrahlen ist nur ein einziger des unteren Bilddrittels mehrschichtig und harzend. Alle anderen sind einschichtig und zugleich auch schmal. Unter den höheren Markstrahlen finden sich sehr zahlreich solche, deren dünnwandige Parenchymzellen „eingezogene“ seitliche Membranen erkennen lassen. Bei genauerer Beobachtung und im Vergleich mit den Markstrahlen jetzt lebender Föhren ergibt sich: Diese Eindellungen werden durch gegenüberliegende Tüpfel bedingt. Sie treten bei direkter Betrachtung des fossilen Materials noch deutlicher als im Bilde hervor. Es sind die Tüpfel der Kreuzungsfelder. An lebenden Objekten kann man unabhängig von der Kiefernart während der Vegetationszeit Protoplasten-Vorwölbungen durch diese Tüpfel in die Nachbartracheiden als Ausdruck stark erhöhten Turgors fast regelmäßig beobachten. Die in den Bernstein-Inkluden erkannten Eindellungen dagegen sprechen für einen Protoplasten-Schwund, wobei es hier aber noch dahingestellt

bleiben muß, ob dieser ein Merkmal des Todes oder Ausdruck einer prämortalen Succinose ist.

Von den Markstrahlparenchymzellen sind die Quertracheiden sehr schwer, nur gelegentlich, am ehesten noch als die im Schnitt ungefähr dreieckig erscheinenden Endzellen mit dicker, unscharf begrenzter Membran zu unterscheiden. Aber eine bindende Aussage über eine Differenzierung der Markstrahlzellen läßt sich trotz aller Bemühungen, in dieser Frage Klarheit zu schaffen, nicht machen. Das mag unverstänlich erscheinen, bereitet doch die Unterscheidung der beiden Bauelemente des Markstrahls bei lebenden Kiefern keine grundsätzlichen Schwierigkeiten. Auch eine objektive Feststellung über den Aufbau der 1- und 2zelligen Markstrahlen ist unmöglich, so klar sich die Frage für rezente *Pinus*-Arten auch löst. (Hier sind es ausschließlich Quertracheiden.) Kontrolluntersuchungen am Holz von *P. silvestris* L. und *P. elliottii* ENGLM. haben gezeigt, daß eine Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Parenchymzellen und Quertracheiden im Markstrahl nicht besteht. H. CONWENTZ (1890) hat in seinen Schliffpräparaten eine deutliche Differenzierung der Markstrahl-Elemente gesehen (und auch abgebildet), so daß ihm sogar Beobachtungen über die zahlenmäßige und raummäßige Verteilung möglich waren. Im Gegensatz dazu ist es im vorliegenden Untersuchungsmaterial nicht gelungen, eine einwandfreie Unterscheidung der beiden Zellformen zu treffen. Die Tatsache, daß es in manchen Objekten des Bernsteinholzes große Felder mit vielen Markstrahlen gibt, in denen alle Zellen gleichmäßig mit krümeliger, oft harzdurchtränkter Substanz erfüllt sind, spricht dafür, daß solche Schnitte durch funktionstüchtiges, vielleicht jugendliches Holzgewebe gegangen sind. In gut erhaltenen Präparaten dieser Inkluden führen die Parachymzellen sogar noch Inhaltskörper, die den Eindruck entweder von wohlgeformten, festen bzw. öligen Bestandteilen oder von Plasmakoagulaten machen.

Noch eine wesentliche Beobachtung allgemeiner Art an den Markstrahlen der Figur 3, Tafel 7: Im Gegensatz zu Frischpräparaten und noch ausgesprochener zu Dauerpräparaten jetzzeitlicher Kiefern erscheinen viele Markstrahlzellen nicht zeichnerisch scharf konturiert (vgl. Fig. 1, Taf. 10), sondern plastisch-räumlich als Kugeln oder Ellipsoide. Hier ist der Zellinhalt nicht mehr von wässriger Phase gewesen und allmählich nach dem Tode von den Zellmembranen aufgesaugt worden, sondern er war balsamischer Natur durch harzige Degeneration des Plasmas, nahm als Ganzes kugelig-ellipsoidische Gestalt an und blieb in dieser Form als besonders widerstandsfähig erhalten. In diesen Zellen liegt die erste Beobachtung harziger Entartung des Plasmas von Parenchymzellen, die erste Stufe der Succinose, vor. Es scheint nicht ausgeschlossen, einmal in einem besonders gut erhaltenen Film unter diesem Gesichtspunkt die Entscheidung über die zelluläre Zusammensetzung der Markstrahlen treffen zu können: Enthalten die mehr als 3 Zellen hohen Markstrahlen ausschließlich Parenchymzellen (wie es bei dem augenblicklichen Stande der Untersuchung scheint), so wäre zu erwarten, daß alle Zellen jedes Markstrahls plastisch gerundeten, harzigen Inhalt führen. Denn Quertracheiden sind ursprünglich ja „leer“, das heißt wasser- oder lufthaltig und können diese Prägung nicht erhalten. —

Figur 2, Tafel 7, von einem weiteren Objekt gibt das Bild eines kleinen Feldes eines Tangentialschnittes bei starker Vergrößerung wieder. An der unteren Bildkante erweist der in Succinose befindliche Markstrahl, daß die Schnittrichtung fast genau tangential verläuft. Die mittlere Tracheide des Bildes zeigt sehr große, doppelt behöfte Tüpfel in der Aufsicht auf die (hintere?) Tracheidenwand, zugleich aber auch die Schnitte durch eine ganze Kette derselben gleich großen und gleich gestalteten Membranbildungen der senkrechten, ungefähr radialen Wand. Bei genauer Kenntnis



dieser Tüpfel bei rezenten Föhren kann man in der Aufsicht sogar den „Hof“ und die nach links gedrückten Schließhäute erkennen! Die Zellmembran der Gegenseite ist nicht ganz so scharf getroffen, ergänzt aber das Bild. Es ist also das überraschende Faktum festzuhalten, das auch die Tangentialmembran der Tracheiden so große und so typisch ausgeprägte Tüpfel hat. Das ist für lebende Kiefernarten nicht charakteristisch und auch im Querschnitt des Bernsteinholzes nicht in Erscheinung getreten. Tüpfel in den Tangentialwänden der Tracheiden finden sich vornehmlich bei solchen Nadelhölzern, denen tracheidale Elemente in den Markstrahlen fehlen (STRASSBURGER: Lehrbuch der Botanik, 23./24. Aufl., S. 108, Jena 1947). Sollte für *Pinus succinifera* (CONW.) emend. ein Zusammenhang der Tangentialwand-Tüpfelung mit dem (erwiesenen) Fehlen von Quertracheiden und der piceoiden Kreuzfeldtüpfelung bestehen? Wäre diese Merkmalkombination vielleicht ein Hinweis auf eine alte ausgestorbene *Pinus*-Art, die noch Anklänge an die Gruppe der Protopinaceen R. KRÄUSEL's zeigt? —

In derselben Figur 2, Tafel 7, fallen neben der schmalen Tracheide der Mitte die beiden benachbarten Holzzellen als wesentlich breiter auf. Um eine Jahresringgrenze kann es sich aus Gründen des Gewebeaufbau-Prinzips in Verbindung mit der genauen Schnittrichtung nicht handeln. Vielmehr weisen die deutlich kleineren, nicht genau in einer Reihe angeordneten Tüpfel, die man nicht sicher als behöft ansprechen kann, die Fläche der links anschließenden Tracheide als schrägradial gestellt aus. Im selben Sinne ist auch die Unschärfe der links begrenzenden Zellwand anzusprechen. —

Figur 4, Tafel 20, stammt von einem dritten Objekt und gibt über den Gewebeaufbau hinaus einen Eindruck der Farbspiele im Bernstein. Leider ist der Photofilm blaustichig und damit die Wiedergabe doch nicht ganz farbecht. Die Radialwände erscheinen im Schnitt dunkelbraun, das ihnen anliegende destrukturierte Plasma bzw. der erstarrte Balsamfluß heller braun, die dünnen Tangentialwände in der Aufsicht grünbraun (hier schlägt die Blaustichigkeit des Photofilms durch). Bei Direktbeobachtung des Originals sind die Gewebeteile in verschiedenen braunen Tönen abgestuft. Dabei fällt auch in der Nähe der fotografierten Stelle dadurch, daß der Schnitt nicht mehr ganz tangential verläuft, die Nachbarschaft zur verharzenden sekundären Rinde I auf. Im Farbbild ist also Frühholz in Kambiumnähe festgehalten. Es ist überzeugend deutlich: Der Splint ist im Zustand echter Verkienung, das heißt, an Ort und Stelle ist durch balsamische Degeneration des Plasmas aller lebenden Zellen die allgemeine Gewebeimprägnierung erfolgt — nicht durch Zufluß tropfig-fladigen Harzes aus einem anderen Gewebeteil, wie es Figur 1, Tafel 6, zeigt. — An mehreren Stellen sind die dünnen Radial-Membranen der breiten Tracheiden auf längere Erstreckung mit doppelt behöften Tüpfeln besetzt, die kettenartig untereinander liegen.

Von den zahlreichen Markstrahlen sind im Bilde mehrere gut erhalten, besonders ein unveränderter 6zelliger (am linken Bildrand unteres Drittel). Er zeigt die Succinose wenigstens an drei vergrößerten, kugelig angeschwollenen, jetzt allerdings leeren Parenchymzellen und zugleich die Tüpfelung der senkrechten und waagerechten Radial-Membranen. Die drei übrigen Zellen dieses Markstrahls haben noch Inhaltsstoffe, die in der einen Endzelle dicht liegen und ehemals körniger oder tropfiger Natur gewesen sein werden. Auch in anderen Markstrahlen finden sich Zellen mit braunem Inhalt, meist dicht geballt, manchmal aber auch in distinkten Körperchen. Diese können sehr wahrscheinlich ehemals Stärkekörner gewesen sein. Es ist auffällig, daß auch die Endzellen der Markstrahlen sehr oft Inhaltsstoffe führen. Das kann seine

Begründung in der Lage des Schnittes im lebensstüchtigen Splint haben, aber auch ein neuerlicher Hinweis darauf sein, daß auch die Endzellen der Markstrahlen parenchymatöser Natur sind. Eine Entscheidung ist auch hier nicht möglich. —

Das Bemühen, in diesen Tangentialschnitten Markstrahlzellen mit deutlichen zackenartigen Membranverdickungen zu erkennen, erwies sich als ergebnislos. Aber das ist nicht allzu verwunderlich: In entsprechenden Schnitten durch lebendes Kiefernholz (selbst von einer so mit Zackenmembranen ausgezeichneten Art wie *Pinus silvestris* L.) ist der einwandfreie Nachweis dieser Membranverdickungen ohne geeignete Färbereaktion nur selten möglich. Diese Zacken sind im Radialschnitt bekanntlich Schnittfiguren durch die in der Tangentialrichtung verlaufenden, sehr unregelmäßig gebauten Längsleisten und müßten sich auch im Tangentialschnitt zeigen. — Bei den Bernsteinkiefern finden sich vereinzelt auch in einfachen Markstrahlen und in den Enden der mehrschichtigen Markstrahlen Zellen, die in ihrer ganzen Ausdehnung braun gefärbt erscheinen und sich dadurch von den übrigen abheben. Es ist der Aufblick auf eine meist schräggestellte Querwand einer Markstrahlzelle. Jedoch auch hier ist eine sichere Entscheidung, ob eine Parenchymzelle oder eine Quertracheide vorliegt, nicht zu erbringen. Die Wahrscheinlichkeit für eine typische Quertracheide ist aber gering, denn normalerweise besitzen ihre Querwände bei rezenten Arten fast regelmäßig Tüpfel. —

Faßt man alle im Farbbild und Originalpräparat zu beobachtenden Einzelheiten zusammen: Nähe der Kambiumzone, Anschwellung der noch jugendlichen Markstrahlparenchymzellen und damit Weitung, ja Bauchung des gesamten Markstrahls, die echte, primäre Verkienung des Gewebes — so ergibt sich ein erstes Bild des Splints im Zustand der Succinose. Dabei ist die wichtigste Erkenntnis, daß Parenchymzellen der einschichtigen Markstrahlen zu Sekretzellen geworden sind. Die Bildung des Balsams ist nicht an die Sekretzellen der Harzgänge gebunden! Die Erzeugung des Balsams und damit später des Harzes kann durch Umstellung der Stoffwechselforgänge auch in den Parenchymzellen der einschichtigen Markstrahlen erfolgen! Damit wird das Problem der Succinose zu einem stoffwechsel-physiologischen von sehr komplexer Natur.

## 2. Der fortgeschrittene Succinose-Prozeß im Holz

Figur 1, Tafel 9, stammt von einer anderen Inkluse und gibt von einem dickeren Film sowohl das Bild intensiverer Harzerzeugung wie zugleich auch fortgeschrittener Gewebezersetzung wieder. So zeigt die Aufnahme in der linken, oberen Ecke das Gebiet einer räumlichen Harzwolke mit verschwommenen Konturen, wie sie für den „flomigen“ Bernstein charakteristisch ist. Dann fällt in der unteren Bildhälfte ein mächtiger mehrschichtiger, harzender Markstrahl auf, dessen zentraler Kanal im Schnitt kreisrund erscheint, aber keine Sekretzelle mehr erkennen läßt. Es handelt sich also auf Grund des im Schnitt nicht elliptisch verformten Harzkanals um ein bereits formstarrs Gewebe aus Altholz, nicht um noch in gewissen Grenzen plastisch-jugendlichen Spint. Die Sekretzellen sind seinerzeit durch den strömenden Balsam herausgeschwemmt worden. Die große Gewalt des in das vielleicht in Zersetzung geratene Gewebe eingeflossenen Harzes zeigen die großen, hellen mit Harz erfüllten, schizogenen Gewebelücken des linken Bildrandes. Hier hat der Druck des fließenden Harzes

streckenweise die Tracheiden voneinander getrennt und ihnen damit einen atypischen, gebogenen Verlauf gegeben. Es handelt sich also um eine zweite Art der Harzimpregnierung, um diejenige durch fließenden Balsam nicht nur unmittelbar am Ort seiner Entstehung. Diese gröbere Art der Verkienung setzt natürlich die primäre voraus und beide gehen funktional und räumlich ineinander über. — Der allgemein schlechte Erhaltungszustand des Gewebes ist auffällig und spiegelt sich in den zwar dicken, aber unscharfen, schwarzen Membranen der Längstracheiden wie der Markstrahlzellen wieder. Möglicherweise hat die Harzimpregnierung erst bereits in Zersetzung begriffenes Holz mit gelockertem Membrangefüge getroffen, wie es aus mehreren Stellen der Figur zu vermuten ist. Die recht störenden schwarzen Felder des Bildes sind auf dem Lackfilm unregelmäßig haften gebliebene dichtere Gewebestellen.

Aus dem mehrere Quadratcentimeter großen Film desselben Objektes konnte von einer in bezug auf die Markstrahlen besonders gut erhaltenen Stelle Figur 2, Tafel 9 gewonnen werden. Ein harzender Markstrahl ist offenbar in voller Funktion von der Einbettung durch das selbst erzeugte Harz „überrascht“ worden. Der zentrale Harzgang hat im Schnitt (wie an anderen funktionstüchtigen Objekten meist auch) elliptische Gestalt bei hochgestellter Längsachse und ist mit goldgelbem Harz erfüllt. Nur geringe Reste der ursprünglichen Sekretzellen sind noch erhalten geblieben. Die Mehrzahl dieser Zellen ist aber aus dem primären Verbände bereits herausgeschwemmt. Auch die oben und unten anschließenden Parenchymzellen sind in die Harzproduktion einbezogen, wie ihr blasig aufgetriebener Inhalt und die gelbe Harzfarbe zeigen. Im unteren Felde des Markstrahls ist das Zellgefüge nicht sicher zu deuten. Dafür tritt die Fließbewegung des erstarrten Balsams eindringlich hervor. Zwischen dem zentralen Harzraum und der ersten großen Parenchymzelle liegen zwei, durch dunkler getöntes Harz unregelmäßig verformte Geleitzellen. Die beiden unteren Endzellen — die eine von ihnen mit aufgerissener Tangential-Membran — sind nicht mit autochthon entstandenem, auftreibenden Harz erfüllt, könnten demnach tracheidaler Natur sein. Eine endgültige Entscheidung ist aber nicht möglich.

Im oberen Markstrahl-Felde sind mehrere Einzelheiten gut zu beobachten. Zunächst liegen dem zentralen Harzgang vier verschieden gestaltete, dünnwandige Zellen unmittelbar oder mittelbar an. Ihre feinen Membranen zeigen in ihrem bogigen Verlauf den hohen Binnendruck an. Es sind Geleitzellen; sie entsprechen denen des unteren Feldes. Um — etwa durch Harzimbibition — aufgequollene Zellmembranen, die zwischen sich Tüpfel lassen würden, kann es sich besonders nach der Direktbeobachtung nicht handeln. — In der Richtung auf das obere Markstrahlende zu folgen vier weitere, hellgelbe, harzerfüllte Parenchymzellen, von denen die erste weitaus am größten, die zweite am kleinsten ist. In den trennenden, starken, horizontal-radialen Membranen sind sehr deutlich die charakteristischen großen Tüpfel zu beobachten. Ohne genaue Kenntnis rezenter Kiefernarten würde ein Erkennen dieser Membranbildungen zweifelsfrei nicht möglich sein. In den beiden letzten Zellen des Feldes ist die Harzbildung noch nicht so weit vorgeschritten. Der ursprüngliche plasmatische Inhalt hat das gelbe Harz vor allem in der Nähe der Zellwand verdunkelt. An diesen Zellen sind die Tüpfel der senkrecht-radialen Membranen durch die Gestalt des entsprechend verformten harzigen Zellinhalts zu erkennen.

Der herrliche Erhaltungszustand dieses harzenden Markstrahls bezeugt, wie hier der Prozeß der Succinose in seinem bezeichnenden Höhepunkt sich selbst so gut fixiert hat, wie es die beste Präparationsmethode an rezentem Material nicht vermag. In den an den Markstrahl angrenzenden Längstracheiden verraten kleine Tropfen be-

reits nach Braun gedunkelten Harzöls den Übertritt des Balsams in das benachbarte Gewebe — den Beginn der sekundären Verkienung.

Der Aufbau der harzenden Markstrahlen einer Föhrenart in bezug auf die zahlenmäßige Zusammensetzung und die räumliche Verteilung der zur Harzbildung fähigen Zellen des Zentralfeldes ist einer gewissen Variation fähig. Nur eine Beobachtung wiederholt sich immer wieder: Es kommt nie zur Ausbildung eines anatomisch oder physiologisch abgesetzten Mantels von Geleitzellen um die innersten Sekretzellen herum. In der Richtung des in tangentialer Ebene horizontal liegenden Durchmessers des eigentlichen Harzkanals grenzt dieser direkt an die Längstracheiden an. Niemals konnten an dieser Stelle Geleitzellen festgestellt werden. Das ist ein grundlegender Unterschied gegenüber einem normalen, senkrechten Harzgang mit seinem charakteristischen Kranz prismatischer, schalenförmig-bogig begrenzter Geleitzellen. Darüber hinaus zeigen auch die übrigen Parenchymzellen des harzenden Markstrahls keine scharfe gestaltliche Differenzierung, wenn der Harzbildungsprozeß fortgeschritten ist. Jede dieser Parenchymzellen ist im Prinzip fähig, die Funktion der Sekretzellen zu übernehmen.

So bilden die Parenchymzellen der mehrschichtigen Markstrahlen den zweiten Schwerpunkt der Succinose.

Diese Erkenntnis in vorliegender Form zu gewinnen, ist durch die sich gegenseitig ergänzenden Untersuchungen rezenter *Pinus*-Arten und der Bernsteinkiefern möglich geworden. Dabei geben die Bernsteinpräparate die verschiedenen, vorzüglich konservierten Entwicklungsstadien der Markstrahlen wieder, während diejenigen der jetztzeitlichen Kiefern einen Einblick in den Chemismus ermöglichen. —

### 3. Der Succinose-Prozeß der Harzkanäle

Die folgenden Ausführungen über die anomale Harzung im Holz können leider nicht durch photographische Mikroaufnahmen in wünschenswerter Weise unterbaut werden. Denn wegen der großen Differenzen der optischen Verhältnisse zwischen den Zonen der zarten Sekretzellen und den meist dichten Tracheiden-Bänken sind die Aufnahmen zur Reproduktion wenig geeignet. —

Stammt ein Einschluß aus Wundnähe mit verkientem Holz, so ist es nicht erstaunlich, daß man hier auch Filme gewinnen kann, die durch die Zone der anomalen Harzgänge mit ihrem anomalen Holzparenchym gehen. Dann ist immer (auf nicht selten sehr lange Erstreckung) eine mehr oder weniger breite, achsiale Zone sehr zartwandiger, hellgelber Zellen mit fast regelmäßig vorhandenem, großen Zellkern charakteristisch. Es sind Sekretzellen. Sehr oft liegen sie scheinbar lückenlos aneinander und lassen keinen echten Harzkanal zwischen sich frei. Aber die bogige Begrenzung dieser Sekretzellen mußte doch — räumlich gesehen — zwischen ihnen Interzellularen bilden, die dann durch das austretende Harz erfüllt worden sind. So kann man auch im Tangentialschnitt die schizogene Entstehung des eigentlichen Harzganges beobachten. Das Erkennen eines schmalen Mantels echter Geleitzellen in diesem Harzungsfeld will aber nicht gelingen. Offenbar kommen sie in der typischen Weise nicht zur Ausbildung. Dafür begrenzt aber eine Zone anomaler Holzparenchymzellen mit senkrecht zur Längserstreckung gestellten Quermembranen das Gebiet der eigentlichen Sekretzellen. Diesen folgen weiterhin Bündel normaler Längstracheiden. Geht der Schnitt durch ein besonders ausgedehntes Harzungsfeld, so wechseln hellgelb leuchtende Zonen von Sekretzellen mehrmals  $\pm$  regelmäßig ab mit verschiedenen

breiten, immer aber durch dunkelbraun gefärbte Membranen gekennzeichneten Tracheiden-Gebieten.

Ein überzeugendes Präparat des stark sezernierenden Epithels eines normalen Harzkanals kann in den Figuren 3 und 4, Tafel 9, vorgelegt werden. Von den an den Basisflächen der Sekretzellen liegenden großen, braunen Zellkernen ist allerdings kein einziger im photographischen Bilde sichtbar, da nicht auf diese eingestellt wurde. Davon abgesehen aber, sind alle anderen Einzelheiten mit wünschenswerter Klarheit zu erkennen: die Papillenform der Sekretzellen, ihre hauchfeine Membran, die Ausbauchung des Papillenkopfes, in verschiedenen Zellen noch die dunkel getönten Plasmareste bzw. gebräuntes Harz und nicht zuletzt der große, freie Raum zwischen den beiden gegenüberliegenden Feldern der sezernierenden Zellen — der eigentliche Harzkanal.

Das den Abbildungen zugrundeliegende Präparat gewinnt noch dadurch an Wert und Überzeugungskraft, daß dieser gut entwickelte und gut erhaltene Harzgang auf über 2 (!) cm zu verfolgen ist. Dabei ist an mancher anderen Stelle das sehr schmale, einzellige Band der schalig gekrümmten Geleitzellen auf beiden Seiten gleichzeitig gut erhalten. An wieder anderen Stellen schwimmen im breiten Gang auch schon losgelöste Geleitzellen.

Im Anblick der wohl unüberbietbaren Güte der natürlichen Bernstein-Fixierung ist es am Platze, noch einmal der Frage nach der Entstehung und Ausscheidung des frischen Balsams nachzugehen. Die überaus feine Haut der sezernierenden Papillen zeigt bei der einen und anderen Zelle feinste Punktierung, die die Möglichkeit einer sehr feinen Porung offenläßt, eine andere Sekretzelle hat in ihrer Haut eine größere Stelle besonderer Zartheit; aber auch nur eine Andeutung einer Zonierung, wie sie bei der Annahme einer resinogenen Schicht nach A. TSCHIRCH zu erwarten wäre, fehlt. Bei der Feinheit der Wand ist es auch nur sehr schwer vorstellbar, wie schnell die Substanz dieser theoretischen resinogenen Schicht nach ihrem Verbrauch als Balsam vom Zellinnern ersetzt sein müßte. Letztlich käme es doch auf eine Diffusion unter gleichzeitiger chemischer Wandlung hinaus. Mit dieser Betrachtung fällt zwar der Begriff TSCHIRCH's endgültig, aber die Vorstellungen über den Sezernierungs-Prozeß haben sich geklärt: Die Sekretzellen des Harzganges der Figur 4, Tafel 9, zeigen aufs deutlichste, daß der Balsam im Innern der Papillen erzeugt wird. Er gelangt in einer für die zarte Zellhaut permeablen Form durch diese in das eigentliche Ganglumen, wobei es durchaus denkbar ist, daß zwischen der chemischen Natur des Balsams im Innern der Zellen und derjenigen im Gang ein gewisser Unterschied besteht, wie ein solcher bekanntlich zwischen diesem dünnflüssigen Stoffgemisch und dem erstarrten Harz auch vorhanden ist. Die große Labilität der den Balsam zusammensetzenden Verbindungen ist wohlbekannt.

#### 4. Die Bindung des Succinose-Prozesses an parenchymatische Gewebeelemente

Es besteht also in bezug auf den histologischen Aufbau des normalen Holzes wie auch auf die Gewebereaktion nach Wundsetzung zwischen der frühtertiären *Pinus succinifera* (CONW.) emend. und den jetzt lebenden *Pinus*-Arten kein grundsätzlicher Unterschied. Gegenüber dieser erstaunlichen, relativen Konstanz der anatomischen (und damit wahrscheinlich auch physiologischen) Beziehungen über mehr als

50 Millionen Jahre fehlte jedoch bis jetzt ein begründeter Hinweis auf das Spezifische der Bernsteinkiefern, nämlich ein anatomischer Beleg für den besonders gesteigerten Prozeß der Harzung. Aber bei genauerer Betrachtung ist diese Tatsache doch nicht verwunderlich. Es ist nicht gut vorstellbar, daß ein im normalen, gesunden Zustand bei allen *Pinus*-Arten trotz aller Querverbindungen zwischen senkrechten und waagerechten Harzgängen doch begrenztes Kanalsystem so große Mengen vorgebildeten Harzes durch Verwundung einfach „auslaufen“ lassen kann. Der weitest größte Teil des Holzkörpers (die Gesamtheit aller Alt-Tracheiden) kommt weder für die Bildung noch für die Speicherung „disponiblen“ Harzes in Betracht. Die Harzspeicherung im Vorgang der Verkienung ist gewiß sekundär und anomal. So konzentriert sich das Hauptaugenmerk in der Frage der Harzbildung auf die lebensstüchtigen Parenchymzellen der verschiedensten Art. Neben den Sekretzellen und Geleitzellen des eigentlichen Harzganges und zusätzlich des anomalen Holzparenchyms im verkienten Holz sind es die lebenden Elemente der Markstrahlen, die festgekeilt zwischen den toten Tracheiden liegen. Ist also das Holz als Ganzes bei der Harzproduktion in nennenswertem Ausmaß beteiligt, so spielen hier neben den eigentlichen Harzgangzellen auch die parenchymatischen Markstrahlzellen und die anomalen Holzparenchymzellen eine wichtige Rolle, selbst wenn man dies im anatomischen Bilde nicht unmittelbar erkennen kann. Ja, die Annahme hat Berechtigung, daß letztlich gerade diese mit den senkrechten Harzkanälen vielfach verbundenen Markstrahlparenchymzellen durch zugeleitete Assimilate und Steuerungstoffe die Quellen des Harzungsprozesses sind. Es besteht ein Stoff- und Energiegefälle von den intakten, wenigstens zu gewissen Zeiten des Jahres mit Reservestoffen reich beladenen Markstrahlen beider Arten zu den Geleitzellen und Sekretzellen der senkrechten Harzkanäle über die Stufen einer außerordentlich intensiven chemischen Reduktion. Den Endzustand stellen die Terpene dar, die wichtigsten Bausteine der Harze. Geweckt wird dieser Stoffwechselprozeß nach Verletzung durch die Wirkung von Wundhormonen. Zugleich erfolgt durch sie auch eine Umstellung der Gewebebildung des Kambiums in der Richtung auf die Anlage von zusätzlichen und abweichend gebauten Harzgängen mit anomalem Holzparenchym in den Harzungsfeldern. Die Beobachtungen bei planmäßig durchgeführten, sehr ausgedehnten physiologischen Experimenten an mehreren, auch subtropischen Kiefern sollen später an anderem Orte mitgeteilt werden. An dieser Stelle darf aber nochmals darauf aufmerksam gemacht werden, daß bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. die parenchymatischen Elemente des Holzkörpers kaum einen histologischen Anhaltspunkt zeigen, der in die Richtung übermäßig vermehrter Harzproduktion weist. Das Bernsteinproblem, als eine gegenüber den lebenden Föhrenarten besonders verstärkte Succinose, erscheint aus der Anatomie des Holzes allein nicht erklärbar. Damit konzentriert sich das Interesse ganz auf das Studium des physiologischen Experimentes und der lebenden Rinde.

## 5. Gewebebilder von Fraßsplittern

In Parallele zu der Figur 4, Tafel 6 und der Figur 1, Tafel 7, geben die Figuren 5 u. 6, Tafel 9, von zwei anderen Inklusen Fraßsplittern im Tangentialschnitt wieder. Gestochen scharf erscheinen die Feinheiten der Objekte. Der erste „Schnitt“ (Fig. 5, Taf. 9) geht durch breitzelliges Frühholz und erfaßt einen Teil eines besonders hohen Markstrahls mit 11 Zellen. An ihm fällt wiederum die Dickwandigkeit der Markstrahlzellen auf, eine Bestätigung der bereits im Radialschnitt gemachten

Beobachtung. Aber auch in diesem Markstrahl lassen sich bei starker Vergrößerung trotz der Güte der Wiedergabe des Gewebebildes Unterschiede der Markstrahlzellen nicht feststellen. Bereits E. VOIGT (1937) hat Nagesplitter aus dem Holzmehl beobachtet, abgebildet und sie als solche aus Koniferenholz angesprochen. In der Figur 6, Tafel 9, wird die Spiralstruktur der Tracheiden-Membranen festgehalten. Sie scheint in der Mitte des Bildes durch zwei Scharen sich kreuzender Bänder bedingt zu sein. Aber an beiden Enden des Gewebeschnittes, wo die Tracheiden in Auflösung begriffen sind, zeigt sich ganz deutlich: Nur ein einziges System paralleler Spiralbänder durchzieht die Membran! Die Kombination der Bilder der Vorder- und Rückseite der Zellen täuscht zwei sich kreuzende Bänderscharen vor. Diese feine Spiralstruktur konnte in gleich überzeugender Weise auch im Spätholz an anderen Präparaten, ja, selbst in den Membranen von alten Siebzellen nachgewiesen werden. Da sie in den Tracheiden frischen Gewebes lebender Kiefernarten nicht beobachtet wurde, scheint es, daß dieser Membran-Aufbau erst beim Eintrocknen der Objekte sinnfällig wird. Mit ihrem Sichtbarwerden steht wohl die Abgabe von Quellungswasser oder Wasserausscheidung aus den Makro-Molekülen der Zellwandsubstanzen in ursächlichem Zusammenhang. Beides muß aber ganz gesetzmäßig erfolgen, sonst wäre die Bildung der so regelmäßigen Spiralstruktur undenkbar. Sie ist auch H. CONWENTZ (1890) nicht entgangen. Auch er hat ihr Vorkommen in gleicher Weise beobachtet und die Feststellung SCHWENDENER's an *Pinus silvestris* über das Vorkommen zweier gegenläufiger Spiralbänder in zwei verschiedenen Membranlamellen für *Pinus succinifera* nicht bestätigen können. Die Präparate stammen aus je einem Stück „marmorierten“ Bernsteins, über den zusammenfassend auf der Seite 110 berichtet wird. (Vgl. die Ausführungen MÜLLER-STOLL's im Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. 5, Tl. II., S. 754 ff., über die Spiralstruktur der Tracheiden inkohlter Koniferenhölzer.) —

Wie zu erwarten ist, finden sich auch Tangentialschnitte aus Holzeinschlüssen mit starkem Pilzbefall. Hier sind die breiten Tangential-Membranen der Tracheiden durch kleine, helle Löcher gekennzeichnet, die Durchbruchstellen der Pilzhyphen. Die Zellen, deren Konturen jetzt oft besonders dick und dunkel erscheinen, zeigen bei unmittelbarer mikroskopischer Beobachtung in direkter Anlehnung an die Zellmembranen deutlich Pilzhyphen, auch solche mit Conidien. Diese Berührung mit den Zellwänden ist charakteristisch und weist auf die membranlösende Lebensweise der Myzelien hin. Plasmazehrende Hyphenknäuel im Innern von Markstrahlparenchymzellen konnten nicht ein einziges Mal beobachtet werden. Da H. CONWENTZ über den Pilzbefall des Holzes mit reichlichem Bildmaterial ausführlich berichtet, kann darauf um so eher hingewiesen werden, als mykologische Fragen über den Rahmen der eigenen Untersuchungen hinausgehen.

Die vorgelegten Mikrophotos des Bernsteinholzes können naturgemäß nur sehr kleine Ausschnitte ausgewählt günstiger Stellen der Präparate bieten. Trotzdem machte auch ihre zweifelsfreie Deutung große Schwierigkeiten. Diese bedingten immer aufs neue sich wiederholende Kontrollen und vor allem vergleichende Beobachtungen an lebendem Material. So schließt — um die sonst zum Teil schwer lesbaren Abbildungen der Bernsteinkiefern leichter verständlich zu machen — die Betrachtung des Tangentialschnittes mit der Wiedergabe eines solchen durch das jüngste Splintholz von *Pinus elliottii* aus Kambiumnähe (Fig. 1, Taf. 10). Das Präparat ist mit Safranin-Anilinblau schwach gefärbt. Die jugendlichen Quertracheiden sind noch im lebenden Zustand, denn in bezug auf den Zellinhalt ist eine Differenzierung von Parenchymzellen und Quertracheiden noch nicht eingetreten. Der rechte Bildrand gibt bereits

rindenwärts gelegenes embryonales Gewebe von Zellen mit quergestellten Membranen wieder. Nach links folgen die jüngsten Frühholztracheiden mit ihren zarten, zum Teil noch nicht aufgelösten Querwänden. Hier sind die Markstrahlen in charakteristischer Weise ausgebildet. Ungefähr am linken Bildrand liegt ein harzender Markstrahl mit seinem großen, dichten Felde der in harziger Degeneration befindlichen zentralen Zellen. Nach den beiden Markstrahlenden zu schließt sich auf einer Erstreckung von 3 bis 4 Zellen ein mehrschichtiges Parenchym an, dem weiterhin die Verjüngung des Markstrahls zur Breite von nur einer Zelle folgt. Nur die letzten Zellen sind, wie die Doppelfärbung des Schnittes zeigt, Quertracheiden.

## 6. Zusammenfassung (Kap. II, C)

1. Der Tangentialfilm durch das Holz bringt zunächst eine Bestätigung der aus Quer- und Radialschnitten ermittelten Gewebebilder und ermöglicht eine räumliche Schau.
2. Der Aufbau des gesunden, normalen Holzkörpers der Bernsteinkiefern entspricht grundsätzlich dem der Gattung *Pinus*. In dem sehr großen Untersuchungsmaterial wurde nicht eine einzige Beobachtung gemacht, die Zweifel über die Zugehörigkeit zur Gattung *Pinus* aufkommen ließ.
3. Aber auch nach diesen ergänzenden Erkenntnissen ist eine Einordnung von *Pinus succiferina* (Conw.) emend. in das System der jetztzeitlichen Föhren nach holz-anatomischen Gesichtspunkten nicht möglich. Quertracheiden mit Zackenmembranen konnten auch im Tangentialschnitt nicht festgestellt werden.
4. Im Harzungsbereich jugendlichen Holzes sind die Parenchymzellen des einschichtigen Markstrahls größer als im normalen Holz, ihre Konturen sind abgerundet. Dies zeigt einen erhöhten Binnendruck an, der dem Markstrahl als Ganzem im Gegensatz zu den normalen, schmalen Strahlen eine gebrauchte Form gibt.
5. Der Harzungsprozeß im Holz geht in gleich bedeutungsvollem Maße von den Harzkanälen wie von den mehrschichtigen, noch stärker gebauchten Markstrahlen aus. Hier sind echte Sekretzellen die primären Harzbildungsherde. Aber auch alle anderen Parenchymzellen vermögen die Sekret-Funktion zu übernehmen.
6. Der Druck austretenden Harzes führt zum Eindringen feinsten Öltröpfchen in das Interzellular-System und in die Tracheiden-Hohlräume (wahrscheinlich meist durch die Tüpfel), verursacht die Sprengung des Tracheiden-Verbandes und führt schließlich zum Ausschwemmen der mehrschichtigen Markstrahlen.
7. Im vorgeschrittenen Stadium der Succinose unterliegen auch die Parenchymzellen der einschichtigen Markstrahlen der harzigen Degeneration und schließlich der Ausschwemmung, so daß:
8. der Endzustand dadurch gekennzeichnet wird, daß beide Arten von Markstrahlen im Tangentialschnitt als mehr oder weniger gebauchte, mit goldgelbem Harz erfüllte, aber von Zellen freie Ellipsen erscheinen.
9. Geht der Tangentialschnitt durch die Zone gehäufte normaler und anomaler Harzkanäle — durch ein „Harzungsfeld“ —, so sind die Gebiete hellgelber, zartwandiger, kernhaltiger Sekretzellen eingebettet in mehr oder weniger stark ausgebildete Gebiete anomalen Holzparenchyms. Gegen diese treten die Bündel normaler Längstracheiden ganz zurück, fehlen in manchen Präparaten sogar voll-



kommen. In der Ausbildung eines solchen anomalen Harzungsfeldes zeigt sich das anatomische Hauptmerkmal der Wundreaktion und der Harzproduktion im Holzkörper.

10. Durch im lebenden Zustand untersuchtes Vergleichsmaterial der Kiefern der verschiedensten (systematischen) Sektionen abweichender Bodenverhältnisse und Klimabereiche sowohl wie durch Vergleich mit den holzanatomischen Befunden des großen Atlas-Werkes von P. GREGUSS (1955) — das ca. 80% aller lebenden Arten der großen Gattung *Pinus* umfaßt —, konnte keine Kiefernart ermittelt werden, die xyлотomisch der *Pinus succinifera* (CONW.) emend entspräche. Das darf nicht wundernehmen. Haben die holzanatomischen Kriterien selbst für die Diagnose rezenter Arten keinen absoluten Charakter (Weite und Aufbau der Jahresringe; Stärke der Tracheiden-Membran; Tüpfelung der Tangential- und Radial-Membranen; Membran-Ausbildung der Quertracheiden; Kreuzfeldtüpfelung — wieviel weniger für die Diagnose einer fossilen Sammelart! Nach dem augenblicklichen Stande der Forschung ist aber wohl sicher, daß die Bernsteinkiefern nicht in eine Sektion mit Zackenmembranen der Quertracheiden gehören. Damit scheiden auch die in den Südstaaten der USA lebenden Föhren dieses Artenbereichs, obwohl die dortige Begleitflora derjenigen der Bernsteinwälder zum Teil sehr ähnelt, aus. Aber auch zu den heute lebenden europäischen Kiefern will sich keine Brücke schlagen lassen. Nach alledem handelt es sich wirklich um eine ausgestorbene Form mit primitiven Merkmalen. — Bei der Betrachtung des Bernsteinproblems unter vornehmlich systematischen Gesichtspunkten ist kein weiterer Fortschritt zu erwarten.

Die Suche nach einem festen Artbild der Bernsteinkiefern hat trotz der zahlreichen neuen Erkenntnisse doch nicht einen Anschluß der Bernsteinföhren an diejenigen des Systems der rezenten Arten erbracht. Der xyлотomische Vergleich mit den aus den verschiedensten Klimabereichen und auf verschiedenen Bodenarten lebenden Kiefern mit *Pinus succinifera* (CONW.) emend. hat auch die Frage nach der Ursache der so starken Harzbildung nicht zu lösen vermocht. Die vergleichende holzanatomische Untersuchungsmethode scheint nunmehr das Bernsteinproblem nicht mehr wesentlich weiterführen zu können. Auch das Mühen, aus dem großen pflanzlichen Inkludenmaterial und gar aus dem riesigen der tierischen Einschlüsse ein überzeugendes pflanzen- und tiergeographisches Bild der Bernsteinperiode zu rekonstruieren, liefert nur ein teilweise befriedigendes Ergebnis, kommt aber dem eigentlichen Hauptproblem der so charakteristisch hohen Harzproduktion der Bernsteinkiefern nicht näher.

Dagegen verspricht eine dynamische Betrachtung des gesamten Fragenkreises unter Einbeziehung geologischer Gesichtspunkte mit dem Vorgang der Klimaänderung eine allseitig befriedigende Erklärung. Die Harzbildung der Bernsteinkiefern ist so intensiv, wie sie bislang von noch keiner rezenten *Pinus*-Art bekanntgeworden ist. Bei jetztzeitigen Föhren steht die Menge der Harzproduktion nach Verwundung (verständlicherweise) offenbar in Zusammenhang mit der gebotenen Regenmenge; denn Lebensräume mit ausgesprochenem Seeklima oder mit ausgeprägter Regenperiode sind der Harzung nach Verwundung besonders günstig. Nach allen Beobachtungen wird es sich bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. allerdings primär kaum um mechanische Verletzungen der Bäume durch zum Beispiel sehr häufige orkanartige Stürme gehandelt haben. So muß nach anderen Ursachen für eine so auffällig erhöhte Harzung gesucht werden. Für den Baum stellt (wie der Forstmann sehr wohl weiß) eine starke Harzung unabhängig von ihrer Ursache einen großen — bei praktischer Harznutzung immensen — Verlust an organischer Substanz dar. Dieser wiederum geht auf Kosten der Bildung anderer organischer Verbindungen des Plasmas und der Zellmembranen

und zeigt sich in der Holzproduktion (geringere Jahresringbreiten, auffällige Schwächung der Tracheiden-Membranen). Diese Minderung der Erzeugung von an normale physiologische Funktionen gebundene organische Substanz (Balsame und Harze sind Exkrete, Abfallstoffe des Lebens), muß zwangsläufig zu Kümmerwuchs, Schwächung der generativen Organe und schließlich zum Individuentode führen. Ist die riesige Harzbildung durch geologisch-klimatische Ursachen bedingt und damit in ihrer Wirkung nicht auf Einzelindividuen beschränkt, sondern auf Bestände eines größeren Areals, ausgedehnt, dann kann mit dem an Substanzverlust reichen Vorgang einer Stoffwechselumstellung in Richtung verstärkter Balsambildung sogar der Artentod die Folge sein.

So spitzt sich das eigentliche Bernsteinproblem zu einem geologisch-physiologischen zu: Was mochte die in einem subtropisch-tropischen Trockenklima stockende *Pinus succinifera* (CONW.) emend. zur selbstmörderischen Überproduktion von Balsamen gezwungen haben?

### III. Die lebende Rinde

#### A. Die Zwiebäcke des Bernsteins

Topographisch folgt die Untersuchung der Kambiumzone und der lebenden Rinde, der „Safthaut“ im Sprachgebrauch des Forstmannes. Die Suche nach ihr (bei rezenten Kiefernarten kann sie maximal 6 mm stark werden) ist bei den Bernstein-Inklusen des Holzes und der Borke sehr schwer und erscheint fast aussichtslos. Denn nur unter ganz großen Glücksumständen wäre zu erwarten, daß ein Holzeinschluß oder ein Borkenstück mit anhaftender, gut erhaltener, bei der Fossilierung noch nicht eingetrockneter lebender Rinde überliefert würde und in die Hand des Untersuchenden gelangt. In der Tat sind im Brack auch bei dieser so weit ausgedehnten Untersuchung vornehmlich nur solche Inklusen gefunden worden, welche die älteste Übergangszone der Rinde in die Borke darstellen. Aber eine ganz andere Gruppe von Einschlüssen, die ihre wissenschaftliche Bedeutung gar nicht vermuten ließ, gab wertvollstes Untersuchungsmaterial: die sogenannten „Zwiebäcke“. Das sind flächige, nicht selten handgroße Stücke, von flomig bis knochigem Charakter, also von milchig-weißer Farbe, wobei die Dicke mehrere Zentimeter betragen kann. Diese Stücke haben die Neigung, parallel zur größten Fläche längs zu spalten. Mit nur geringer Gewaltanwendung durch kurzen Schlag gelingt es in der Regel unschwer, die Trennung in zwei meist wenig voneinander verschiedene Stücke zu erreichen (wenig glücklich der Name „Zwieback“). Beim Aufbrechen erkennt man in der vorgezeichneten Spaltebene mehr oder weniger reichlich braune, krümelige, organische Substanz, die sich der Hauptmenge nach leicht mit einem feinen Pinsel entfernen läßt. Was aber noch als Rest auf den beiden Flächen der „Schichtfuge“ haftet, zeigt mit bloßem Auge bereits Längsstruktur, einen Hinweis auf seine Natur als Pflanzenrest. Der Lackfilm erweist an allerdings meistens nur kleinen und kleinsten Geweberesten den überaus feinen Aufbau der lebenden Rinde im Tangentialschnitt. Leider ist dieses Gewebe nur zu oft mit Schwefelkies sehr reichlich durchsetzt, ein Zeichen der Tätigkeit der Sickerwässer des Faulschlammes in der Schichtfuge. Diese Wässer sind seinerzeit vom freien Anbruch der Inkluse aus eingedrungen, haben sie ganz oder wenigstens teilweise zur Verwitterung gebracht und einen mehr oder weniger mit Schwefelkies und rotbraunem Bernsteingrus bzw. Eisenoxyd erfüllten Spalt hinterlassen. In diesem Spalt als Schichtfuge platzt der Zwieback auf.

Zunächst scheiterten alle Versuche, den histologischen Aufbau dieses Gewebes zu erkennen, und es ergab sich die unabweisbare Notwendigkeit, die lebende Rinde jetztzeitlicher Föhren gründlich zu studieren. So scheint es auch bei der Wiedergabe der Untersuchungsbefunde angebracht, an dieser Stelle zunächst das Grundsätzliche im Aufbau der rezenten Kiefernrinten kurz darzustellen, ehe die Mikrophotos des so überaus zarten Gewebes der Rinde im Bernstein vorgelegt und besprochen werden können. Dazu zeigte es sich im Laufe der Untersuchungen, daß die Struktur der Rinde (der rezenten Arten wie auch der Bernsteinkiefern) noch viel mehr als diejenige des Holzes in direktem Zusammenhang mit dem Harzungsprozeß steht. Dadurch kann der Gewebeaufbau nicht unwesentliche Abänderungen gegenüber dem normalen erfahren.

## B. Der Querschnitt durch die lebende Rinde

### 1. Der Querschnitt durch die lebende Rinde von *Pinus silvestris* L. als Modell

Die Darstellung des Rindenaufbaus geschieht am besten an Querschnittsbildern (Fig. 1 u. 2., Taf. 11). Beide stammen von einer der Harznutzung unterlegenen *Pinus silvestris* L. aus dem Bezirk des Forstamtes Bremervörde. Figur 1, Tafel 11, gehört zu einer Rindenstelle im Abstand von mehr als 5 cm von der oberen Wundkante. Nicht weit vom linken Bildrand bis über die Mitte der Aufnahme fallen die drei Reihen sehr großräumiger Frühholztracheiden des Jahres 1949 auf, denen — in Richtung auf den unteren Bildrand — das überraschend schmale Band der zudem noch relativ dünnwandigen Spätholztracheiden 1948 vorgelagert ist. Nach außen, am oberen Bildrand (im Mittelfelde in Einzelheiten am deutlichsten zu erkennen), liegt die Zone II der Rinde. Dazwischen im Abstand von ca. 7 Siebzellenlagen von der schwach getönten Kambiumschicht zieht sich eine Tangential-Lage i. a. dunkler, im Schnitt kreisrund begrenzter Zellen: Es ist das erste Band ausdifferenzierter Parenchymzellen. Wo diese im Schnitt weiß erscheinen, wurden sie bei der Präparation geöffnet und der Inhalt herausgelöst. Diese Parenchymzellen sollen in der Folge gemäß ihrer in achsialer Richtung gestreckten Form und ihrer in der vertikalen Richtung genau anschließenden Lage als Kettenparenchymzellen bezeichnet werden. Von der Grenze des Frühholzes bis an diese Lage voll entwickelter Kettenparenchymzellen liegt zur Zeit der Probenahme (Juni 1949), dem Vegetationshöhepunkt des Jahres, die Rindenzone I. Sie besteht aus zwei Siebzellenpaketen von je ca. 7 funktionstüchtigen Zellen und dazwischengeschalteter Kettenparenchymzellen-Lage, deren Zellen noch nicht zur vollen Größe ausgebildet sind. Die nach außen weiterhin folgende Rindenzone II umfaßt im vorliegenden Falle drei Siebzellenpakete mit dazwischenliegenden Kettenparenchymzellen-Bändern aus vergrößerten Zellen. Dabei ist auffällig, daß die zu erwartende 2. Kettenparenchymzellen-Lage überhaupt nicht als eine „Lage“ im echten Wortsinne ausgebildet ist. Vielmehr liegen die Parenchymzellen  $\pm$  unregelmäßig in das Siebzellenfeld eingestreut. Eine eingehende Untersuchung ergibt, daß dies (wie die ganze Drei-Zonen-Bildung) eine Folge der durch die Wundsetzung im Kambium ausgelösten Schockwirkungen ist. Sie kennzeichnet bei lebenden Kiefern die histologische Wundreaktion.

Sie hat ihre letzte Ursache in einem Stau der über Siebzellen und Rindenstrahlen zugeleiteten Assimilate. Dieser kann sowohl durch die Tatsache der Unterbrechung der normalen Leitungswege als auch durch einen auf Selbstinduktion beruhenden, außerordentlich gesteigerten, auf die Wunde gerichteten Stofftransport organischer Substanzen bedingt sein. Dieser Stau gelöster Verbindungen verursacht in den Kettenparenchymzellen zunächst eine Erhöhung des osmotischen Druckes und führt damit zur Dilatation. Sie erreicht in den äußeren Kettenparenchymzellen-Lagen die größten Werte. Es folgt dann die Umstellung mancher Kettenparenchymzellen-Lagen in Phellogen-Schichten und damit die Bildung vorverlegter Korklamellen. Einher mit der Dilatation der Kettenparenchymzellen geht gegensinnig ein Kollabieren der Siebzellen. Ihr Zusammenbruch ist jetzt ein durch Wachstumsdruck der Kettenparenchymzellen hervorgerufenen Zusammengedrücktwerden.

Diese Einteilung der lebenden Rinde in drei Zonen:

Rindenzone I: Kambiumzone und noch nicht voll ausdifferenziertes Gewebe bis zur ersten voll entwickelten Kettenparenchymzellen-Lage,

Rindenzone II: von dieser Kettenparenchymzellenschicht bis zur ersten Lage stark erweiterter Kettenparenchymzellen und

Rindenzone III: von hier bis zur ersten Korklamelle, die im vorliegenden Falle noch weit jenseits des oberen Bildrandes liegt,

ist grundsätzlich in der in ihrem normalen Aufbau durch Wundwirkung gestörten lebenden Rinde der rezenten Kiefernarten anzutreffen. Die Breite, nicht aber die histologische Zusammensetzung der einzelnen Zonen, und die Deutlichkeit ihrer Abgrenzungen sind abhängig von der Wundnähe. Die Rindenstrahlen treten in der vorliegenden Figur nicht deutlich hervor. Wie bei *Pinus silvestris* sind auch bei anderen Kiefernarten die Kettenparenchymzellen nicht immer in ununterbrochener, genau tangentialer Reihe angeordnet, sondern durch nicht seltenen Ausfall oder gegenseitige Versetzung einiger Zellen um eine oder zwei Siebzellenlagen verschoben. Mit dem Übergang von Rindenzone I zu Rindenzone II oder gar in Rindenzone III wird die Anordnung in tangentialen Reihen mit zunehmender Dilatation sekundär immer mehr gestört. In Rindenzone III bildet sich dadurch, daß zu gleicher Zeit das Kollabieren der Siebzellen oft bis zur Bildung schmaler, strukturloser Bänder erfolgt, ein Pseudoparenchym. —

Die Figur 2, Tafel 11, gibt den Querschnitt durch die lebende Rinde aus nur ungefähr 3 cm Wundabstand wieder. Das breite, helle Band normal gelagerter, im Bilde aber unscharf erfaßter Zellen am unteren Bildrand ist die Rindenzone I. Die gesamte übrige Rinde weicht vom normalen Bau sehr stark ab.

1. Dunkle, ungefähr parallel zur primären Kambiumzone gelagerte Bänder aus Rindenstrahlen und vollkommen zusammengedrückten Siebzellenpaketen treten auf, zuerst einheitlich, dann scheinbar aus gestaffelten Teilen zusammengesetzt. Mit der Kollabierung der Siebzellen geht Verkorkung ihrer Membranen Hand in Hand. Daraus erklärt sich die starke Dunklung der strukturlosen Bänder.
2. Zwischen ihnen liegen stark kontrastierend breite Zonen sehr großräumiger Parenchymzellen. Sie betonen das Gewebebild so sehr, daß es auf den ersten Blick den Eindruck eines einheitlichen Parenchyms macht.
3. Durch diese parenchymatischen Lagen schlängelt sich eine Großzahl von noch intakten, gut erkennbaren Rindenstrahlen mit radial gestreckten Zellen. Diese Schlängelung ist gleichsinnig und so stark, daß sie in Verbindung mit der sekundären Zonierung durch die dunklen, strukturlosen Bänder dem Gewebebild ein ganz charakteristisches Gepräge gibt. Die Ursache für diese so weitgehende Abänderung vom normalen histologischen Bau liegt in der in Wundnähe tief eingreifenden Dilatation der Kettenparenchymzellen, in der Succinose aller parenchymatischen Zellen und dem mit beiden Vorgängen zusammenhängenden Wachstums- und Harzungsdruck. Dieser hat letzten Endes das vollständige „Kollabieren“ der Siebzellenpakete, das eigentlich kein „Zusammenfallen“ aus eigener Ursache, sondern ein „Gepreßtwerden“ von außen her ist, bedingt. Es ist ein durchaus pathologischer Prozeß und gehört nicht in den normalen Funktionsbereich der Siebzellen. — So zeigt Figur 2, Tafel 11, wie stark die normale Anordnung der Gewebeelemente der lebenden Rinde durch Wundsetzung und darauf folgende Stoffwechsellage auf Harzbildung abgeändert werden kann. Es ist dies jedoch nicht die einzige Reaktionsform des Rindengewebes. Sie deutet aber bereits an, wie schwer es sein wird, für fossile Gewebe, deren Orientierung nicht gegeben ist, die richtige Erklärung zu finden. Weiterhin zeigt schon dieser erste Hinweis, wieviel plastischer das Rindengewebe ist als das starre Holz.

## 2. Der Querschnitt durch die lebende Rinde von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Wie liegen nun die Verhältnisse in der lebenden Rinde bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend.? Die Figuren 2, 3 u. 4, Tafel 10, stammen von der Schichtfuge von Zwiebäcken, Figur 5, Tafel 10, aus dem Grenzgebiet der Borke zur lebenden Rinde aus einem Brackstück. Bereits die geringe Anzahl der bei der Arbeit gewonnenen brauchbaren Querschnittsbilder ist ein Maßstab für die Schwierigkeiten, welche der Lösung dieser Teilaufgabe, den Aufbau der Rinde im Querschnitt zu ermitteln, entgegenstehen. Wie selten ist es, daß zwei (wegen der glücklicherweise fehlenden sekundären Quellungserscheinungen) noch nicht aufgebrochene Zwiebackhälften vor der Bandsäge querschnitten werden können! Und dann will auch nicht nur eine dünne Gewebeschicht der Saffthaut getroffen sein, wie es meistens der Fall ist, sondern die neue Schnittfläche soll (zufällig, denn es muß der Undurchsichtigkeit wegen „blind“ gesägt werden) ein dickeres Rindenstück treffen. Zudem muß die Sägefläche genau quer verlaufen. Bedenkt man alle diese Bedingungen für die Gewinnung eines Querschnittes durch die lebende Rinde bis hin zu seiner zweifelsfreien Deutung, so wird verständlich, daß die Zahl der guten Rindenpräparate des Quer- und Radialschnittes denen des Holzkörpers sehr nachsteht. Dafür aber birgt die Saffthaut, wie nunmehr entwickelt werden soll, den Schlüssel zur Lösung des Harzungsproblems, und in den Mittelpunkt der Bernsteinforschung rückt die Untersuchung gerade der Zwiebäcke. Von dieser Art der Bernsteinausbildung und ihren Einschlüssen sind noch wertvolle Erkenntnisse zu erwarten.

Figur 2, Tafel 10, gibt einen Querschnitt durch Rindenzone II von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. wieder; die Siebzellenpakete zeigen ihre Elemente in voller Entfaltung, nicht mehr jugendlich und noch nicht kollabiert. In periodischen Abständen verlaufen quer zu ihnen die (im Bilde schlecht erfaßten) tangentialen, einschichtigen Lagen der Kettenparenchymzellen. Sie sind an anderen Stellen des Präparates deutlich. Für die Siebzellenpakete ist die zum Teil größere Anzahl der sie in radialer Richtung aufbauenden Zellen charakteristisch, ein Unterschied gegenüber den rezenten *Pinus*-Arten mit i. a. geringerer Siebzellenzahl in einer Radialreihe. Von den drei einschichtigen, und doch harzenden (!) Rindenstrahlen, von denen der rechte schwer zu erkennen ist, da er durch seinen Harzungsdruck das umgebende Gewebe plastisch verformt und sich selbst dabei verdeckt hat, verlaufen die beiden linken synchron geschlängelt. Jede einzelne ihrer etwas gestreckten Parenchymzellen ist durch den osmotischen Druck und Harzungsdruck gebläht.

Nicht nur in dieser wie in den folgenden Aufnahmen des Querschnitts der lebenden Bernsteinkiefernrinde von 3 verschiedenen Objekten, sondern in allen untersuchten Zwiebäcken ist das Übergewicht der zum Teil sogar verstärkten Siebzellenpakete und zugleich das Zurücktreten der Kettenparenchymzellen-Lagen charakteristisch. Das geht soweit, daß der zelluläre Aufbau dieser Kettenparenchymzellen-Lagen überhaupt nicht mehr beobachtet werden kann. Vielmehr gibt nur eine schmale,  $\pm$  regelmäßige, dunkelbraune Zone den Ort an, wo die Kettenparenchymzellen-Lage zu suchen ist. Hier liegt eine grundsätzlich andere Erscheinung als die normale Entwicklung der Kiefernrinde und ganz besonders als eine solche nach Verwundung in Gestalt des betont vermehrten Rindenparenchyms vor!

Einen ersten Anhaltspunkt für die Deutung dieses Phänomens, das zunächst so gar nichts mit dem Harzungsprozeß zu tun zu haben scheint, gibt die Beobachtung besonders von Tangentialschnitten durch die lebende Rinde: die Kettenparenchym-

zellen-Lagen führen  $\pm$  häufig, scheinbar ganz unregelmäßig eingestreute Kristallzellen. Über sie wird ausführlich ab Seite 74 berichtet. Hier aber seien folgende an rezenten Kiefernarten gewonnenen Erkenntnisse vorweggenommen: Diese Kristallzellen sind bereits schon kurz nach ihrer Bildung aus dem Kambium kollabiert (aus innerem, physiologischen Grunde) und erreichen daher in radialer Richtung nie die Größe normaler Kettenparenchymzellen, mit denen sie histologisch gesehen homolog sind. Sie enthalten charakteristische Calciumoxalat-Kristalle, eingebettet in durch Gerbstoffe braun gefärbtes Plasma-Koagulat. Dieses verdeckt vor allem in Querschnittsbildern die Kristalle, die aber in Radial- und noch besser in Tangentialschnitten deutlich hervortreten. In *Figur 3, Tafel 10*, sind eine kräftige Kettenparenchymzellen-Kristallzellen-Lage in der unteren Bildhälfte und zwei weitere wenigstens bruchstückhaft in der oberen erhalten. Dazu fallen mehrere große, offensichtlich durch Zerreißen entstandene (schizogene) und mit Harz erfüllte Gewebelücken auf. In der linken, unteren Bildecke erkennt man eine große Gewebescholle, die aus dem ursprünglichen Verbands herausgerissen und umgelagert wurde. Da ähnliche Bilder an rezentem Material nie beobachtet werden konnten, hat ihre Deutung viel Mühe und Zeit gekostet. Sie wurde aber schließlich unter Berücksichtigung des Umstandes gefunden, daß sich diese Art von Inkluden immer im Zwieback, also im plattenförmigen innerhalb des Baumes im Gebiet der lebenden Rinde erstarrten Harzes finden. Der frische Balsam ist aber nicht, wie der genaue Gewebeaufbau zeigt, an Ort und Stelle entstanden, sondern ist unter Sprengung des Gewebes mit großer Kraft *e i n* geflossen! Das dabei fixierte Gewebe selbst steht nicht unmittelbar unter dem Zeichen der Succinose! Ob es überhaupt in ursächlichen Zusammenhang mit einer Wundsetzung zu bringen ist, ist nicht zu entscheiden. Die Tatsache aber, daß die ganze Kettenparenchymzellen-Lage als Kristallzellen-Lage ausgebildet ist, eindeutige Kettenparenchymzellen mit in Dilatation befindlichen Elementen aber fehlen, spricht gegen das Vorliegen einer Wundwirkung in der Nachbarschaft. Jedoch kann es sehr wohl möglich sein, daß sich eine *Wund f e r n* wirkung oder — noch wahrscheinlicher — eine stoffwechsel-physiologische Anomalie als das Vorstadium der eigentlichen Succinose anzeigt. In der *Figur 3, Tafel 10*, fällt noch besonders die hohe Zahl von Siebzellen in fast jedem Paket mit 7—16 und die absolute Größe dieser Zellen auf. Bei den lebenden *Pinus*-Arten sind es meistens nur 8—10. Diese Tatsache würde für eine gesteigerte Leistung des Transportes organischer Substanzen und gesteigerter Assimilationstätigkeit sprechen. Das wiederum könnte ein Hinweis auf eine Klima *ä n d e r u n g* sein. Um diese Frage möglicherweise zu entscheiden, sind bereits physiologische Experimente angesetzt.

Bei allen bis jetzt mikrochemisch genauer untersuchten rezenten Kiefernarten sind die Kettenparenchymzellen regelmäßig sehr reich an Gerbstoffen. Die Rindenstrahlen enthalten diese Verbindungen in geringerer Menge. Es besteht keine Veranlassung, anzunehmen, daß die Bernsteinkiefern eine Ausnahme machen sollten. Diese Gerbstoffe der Rinde unserer lebenden Föhren geben die typischen Reaktionen, insbesondere auch die Farbreaktion mit Schwermetallsalzen. Relativ gut bekannt ist diejenige mit Eisen-(2)-Verbindungen. In den Faulschwammwässern der Bernstein-Lagerstätten sind nun diese Eisen-(2)-Verbindungen reichlich vorhanden gewesen, wie es in den entsprechenden Formationen unserer Tage auch noch der Fall ist. Die Sickerwässer sind in die Spalten und Hohlräume der Inkluden eingedrungen und haben sich hier in zwei Richtungen ausgewirkt: Einmal ist es zur Ausscheidung des charakteristisch kristallisierenden Schwefelkieses gekommen, die stellenweise zur regelrechten Mineralisierung

der ehemaligen Inkluse hat führen können. Das andere Mal hat in den Rinden-Inklusen die Reaktion der gelösten Ferroverbindungen mit den Gerbstoffen der Kettenparenchymzellen und Rindenstrahlzellen zur Dunkelfärbung geführt, die im Gegensatz zu den gerbstofffreien Siebzellen scharf an diese beiden Gewebe-Elemente gebunden ist. Hier handelt es sich gewiß nicht um die sonst oft zu beobachtende diffuse oder geballte Verteilung von kristallographisch gut ausgebildetem Schwefelkies. Denn an anderen intakten Stellen des Präparates läßt sich bei stärkerer Vergrößerung deutlich die braune Verfärbung des kollabierten Plasmas erkennen, in dem manchmal helle, scharfkantig begrenzte Calciumoxalat-Kristalle liegen.

Diese Erkenntnis erklärt nunmehr die tiefe Dunklung der Kettenparenchymzellen-Kristallzellen-Lage wie auch die etwas hellere der schmalen Rindenstrahlen. Sie ist eine Kombination der ursprünglichen Eigenfarbe der oxydierten Gerbstoffe mit ihrer Eisen-(2)-Reaktion. — Da aber diese tangentialen Zellagen keine scharfen Konturen ihrer Elemente mehr haben, ja selbst kaum noch zelluläres Gefüge zeigen, sondern meist wolkig unscharf begrenzt sind, müssen noch andere Prozesse im Spiel gewesen sein. Die im Bilde auffälligste Kettenparenchymzellen-Kristallzellen-Lage läßt sie deutlich erkennen: Hier ist unter Zerstörung der Zellen ein weiter Spalt entstanden, in dem das eingedrungene Harz erstarrte. An den anderen Stellen, an denen der schizogene Spalt offenblieb und die wasserabstoßende Wirkung des Harzes nicht die Zersetzung hemmte, trat beim Eindringen der Sickerwässer unter Zerstörung des histologischen Bildes die diffuse Reaktion der Boden- bzw. Faulschlammwässer ein. Die schmalen Rindenstrahlen zeigen die Dunkelbraunfärbung schärfer konturiert als die tangentialen Kettenparenchymzellen-Kristallzellen-Lagen. Hier war der Gewebezusammenhalt gegenüber dem sprengenden Balsamfluß besser als in den Tangential-Bändern, die zum Teil bereits aus abgestorbenen, geschrumpften Zellen bestanden und somit dort schon Spalten bildeten, wo das Harz nicht nachträglich wieder als Kitt wirkte. —

Eine wertvolle Bestätigung dieser Vorstellung gibt die Figur 4, Tafel 10, von einem weiteren Objekt bei nur 60facher Vergrößerung: regelmäßiger Aufbau aus zum Teil relativ großlumigen Siebzellenpaketen zu durchschnittlich 12 (!) Zellreihen, schmale Bänder dunkler Kettenparenchymzellen-Kristallzellen-Lagen, keilförmiges Eindringen von Harzflüssen in der Richtung dieser Tangential-Bänder unter Zerreißen des ursprünglichen Gewebeverbandes. —

In Figur 5, Tafel 20, werden die Einzelheiten des Rindenaufbaus in der Zone II in natürlichen Farbverhältnissen festgehalten und alle eventuell möglichen Zweifel an der Deutung der vorangegangenen Figuren behoben. Darüber hinaus tritt die gewebesprengende und -verdrängende Wirkung des Harzflusses plastisch vor Augen. Die genaue Beobachtung auch anderer Stellen des Präparats läßt hier eine Bindung des Harzflusses an die Rindenstrahlen erkennen. Primär haben diese der Succinose unterlegen. An dieser Stelle des Zwiebacks ist also der Harzungsprozeß in seiner ganzen ursprünglichen Intensität in den Rindenstrahlen im Bilde erfaßt. Aber auch in diesem Bilde sind es nicht die Kettenparenchymzellen, wie es nach dem Ergebnis des Verwundungsexperiments an lebenden Kiefernarten der Fall ist, deren Plasma der harzigen Degeneration unterliegt. Diese sind in den Bernsteinkiefern vielmehr bereits bald nach ihrer Anlage aus dem Stoffwechsel-Geschehen ausgeschieden. Dagegen sind die Parenchymzellen der Rindenstrahlen die eigentlichen Träger der Succinose! Für diese Ansicht werden noch andere direkte Belege (der Tangentialschnitte aus Zwiebacken) in überzeugender Weise sprechen.



Im Farbbild sind Siebzellenpakete und Kettenparenchymzellen-Lagen vom (aus dem Rindenstrahl durchgebrochenen) Harzfluß zerrissen, dunkelbraune Rindenstrahlen stark gebogen, ja knieförmig verdrückt und manche Siebzellenpakete so heftig zusammengedrückt, daß Wellung der Tangential-Membranen entstand. Dies ist ein anderer Vorgang als die bei rezenten Arten oft zu verfolgende Kollabierung der Siebzellen durch die Dilatation der Kettenparenchymzellen.

In welchem Gegensatz zu diesen klaren Bildern aus der Schichtfuge der Zwiebäcke steht die Figur 5, Tafel 10, aus dem Brack! Von der Mitte nach dem unteren Bildrand zieht sich ein großes Feld ungestörter Siebzellenpakete, in denen noch ein sehr schmales, einzelliges Band von Kettenparenchymzellen und wenigstens zwei schmale Rindenstrahlen zu beobachten sind. Entgegen den Befunden an rezenten Kiefern ist für diese Siebzellenpakete bezeichnend, daß auch in dieser Zone der scheinbaren Rinde III die radiale Anordnung der Siebzellen wenig gestört ist. Zudem sind die Zellen nicht kollabiert. Das sind auf den ersten Blick überraschende Beobachtungen. Denn nach den bisherigen Kenntnissen ist normalerweise die 1. Korklamelle die äußere Begrenzung der lebenden Rinde III; und diese Zone ist gekennzeichnet durch pseudo-parenchymatischen Charakter, hervorgerufen durch starke Dilatation der Kettenparenchymzellen unter gegenseitigem Verdrängen aus der ursprünglichen Lage. Im Bilde ist die nach innen an die dicke, schwarze Korkbank angrenzende Gewebezone in ihrem gesetzlosen Aufbau aus hellen und dunklen Feldern nicht deutbar. Aber im klaren Mittelfelde finden sich sehr große, helle Gebilde, die ansprechbar sind. Es sind der Hauptsache nach sehr stark dilatierte Kettenparenchymzellen, wie sie sonst für Rindenzone III kennzeichnend sind; zum kleineren Teil sind es plastisch hervortretende Harztropfen und -fläden.

Das Studium der Gewebebilder rezenter Kiefern im Verwundungs-Experiment bringt die Entscheidung: In Wundnähe setzt die Bildung (vereinfachter) Korkschichten nicht erst in Rindenzone III, sondern bereits in Rindenzone II ein. In unmittelbarer Wundnachbarschaft kann sie sogar bis in die jugendliche Rindenzone I vorverlegt werden! Zu gleicher Zeit — und sicher in ursächlichem Zusammenhang mit dieser Korklamellenbildung — dilatieren die Kettenparenchymzellen dieser tangentialen Zone (s. Fig. 3, Taf. 11; *Pinus palustris* MILL.). Danach handelt es sich im Falle der Figur 5, Tafel 10, zweifellos um ein Gewebebild aus Wundnähe. In das System der Bilder der so veränderungsfähigen Rinde würde das vorliegende nicht einzuordnen sein, wenn nicht durch Direktbeobachtung die 1. Korklamelle und mehrere, im Bilde nicht erfaßte, benachbarte Bezirke sowie das nach außen anschließende, in Reihen aufgebaute Korkparenchym die topographische Zuordnung ganz eindeutig sicherstellen würden. Die dünnsten Stellen der Korklamellen zeigen zudem unter dem Mikroskop den Aufbau aus charakteristischen Buchtenkorkzellen.

Es liegt demnach wenig modifizierte Rindenzone II mit vorverlegter 1. Korklamelle in Wundnähe vor!

### 3. Zusammenfassung (Kap. III, B)

1. Die frisch aufgeschlagene Schichtfuge zweier zusammengehöriger Zwiebäcke liefert das günstigste Material zum Studium der Saffhaut von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. und gibt einen tiefen Einblick in die verschiedensten Stufen der Succinose.

2. Nur durch vergleichende Untersuchungen mit der lebenden Rinde rezenter Kiefern konnte die Deutung der entsprechenden, sehr schwer zu gewinnenden Präparate der Bernsteinkiefern gesichert werden.
3. Die Aufbauelemente der normalen Kiefernrinde (Siebzellenpakete, Kettenparenchymzellen, Kristallzellen und beide Arten von Rindenstrahlen) sind auch in der lebenden Rinde der Bernsteinföhren in entsprechender Zuordnung nachweisbar.
4. Bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. sind i. a. die Siebzellenpakete stärker, die Kettenparenchymzellen-Lagen schwächer entwickelt als diejenigen der jetztzeitlichen Kiefern.
5. Die auffällig dunkelbraune Färbung der einschichtigen Rindenstrahlen und der Kettenparenchymzellen wird zurückgeführt auf eine Reaktion der Gerbstoffe dieser Zellen mit dem Eisen-(2)-Ion der Faulschlammwässer der Bernstein-Lagerstätten, die durch freie Anbrüche in die Inkluse eingedrungen sind.
6. Als Ort der Harzbildung in der lebenden Rinde konnten bislang nur die Zellen der Rindenstrahlen sicher erkannt werden. Der Druck austretenden Harzes hat in den Schichtfugen der Zwiebäcke zu Sprengungen des ursprünglichen Gewebeverbandes und zur Bildung großer, mit Harz erfüllter schizogener Räume sowie zu einer stellenweise sehr starken Verbiegung der begleitenden Rindenstrahlen geführt.
7. Die einschichtigen Lagen von Kettenparenchymzellen und Kristallzellen, von denen die letzten bereits kurz nach ihrer Entwicklung unter Kollabieren abstarben, haben innerhalb des Gesamtgewebes als Orte des geringsten histologischen Verbundes dem Eindringen des flüssigen Balsams am wenigsten Widerstand entgegengesetzt. Dort, wo keine Spaltenfüllung durch Harz stattfand, haben später im Boden oder Faulschlamm die Sickerwässer die weitere Ausräumung und chemische Umsetzung dieser Zelllagen besorgt, so daß sie jetzt nur noch an besonders günstigen Stellen der Präparate ihren ursprünglichen zellulären Aufbau zeigen.
8. Die Vorverlegung der ersten Korklamelle in die Zone II konnte einwandfrei an einem Brackeinschluß nachgewiesen werden, welcher der Hauptsache nach aus Borke bestand. Die sichere Deutung gelang nur durch genauen Vergleich mit den histologischen Verhältnissen lebender Kiefern im Verwundungsexperiment: Die abgebildete lebende Rinde ist nicht normal, sondern stammt aus Wundnähe.

### C. Der Radialschnitt durch die lebende Rinde

Ist vor der tangentialen Aufspaltung der Zwiebäcke in der Schichtfuge ein guter radialer Sägeschnitt gelungen, so zeigen sich i. a. nur hauchdünne Gewebe-Lamellen von brauner Farbe zwischen dicken, oft zentimeterstarken, meist flomigen, gelb-weißmilchigen Harzbänken. Wegen dieser Gewebeauflockerung und der damit verbundenen sekundären Verschiebung der Gewebe-Elemente aus ihrer ursprünglichen Lage durch den Druck des Harzflusses ist die Anzahl der klaren, sicher deutbaren Radialfilme gering — wie diejenige der Querschnitte. Daß die eigentliche Kambialzone mit ihren noch kleinzelligen, zartwandigen Elementen nur in den allerseltensten Fällen sichtbar und deutbar wird, nimmt nicht wunder. Aber die beiden folgenden Zonen liefern doch häufiger ganz charakteristische Bilder. Wenn diese auch in ihrer Ausdehnung natur-

gemäß mit denjenigen rezenter Objekte nur ausnahmsweise vergleichbar sind, so geben sie doch beachtliche Aufschlüsse über den histologischen Bau und das Problem der Succinose.

## 1. Der Radialschnitt durch die lebende Rinde von *Pinus palustris* MILL. als Modell

Zur Orientierung wird zunächst in Figur 4, Tafel 11, von der subtropischen, großzelligen *Pinus palustris* das Bild des stellenweise schon etwas schräg tangential getroffenen Radialschnittes durch Rindenzone II vorgelegt. In dieser Zone beginnt bereits die Schlingelung der Rindenstrahlen durch den Dilatationsdruck der parenchymatischen Elemente; damit wird es praktisch unmöglich, einen exakt radialen Schnitt auf größere Erstreckung zu führen. Im Bilde sind von rechts nach links zu beobachten:

1. bereits dilatierte Zellen eines Rindenstrahls. Sie überqueren
2. ein Paket großlumiger Siebzellen mit charakteristischen Tüpfelfeldern, die in ihrem Durchmesser fast die ganze Breite der Siebzellen einnehmen,
3. Kettenparenchymzellen in überaus starker Dilatation,
4. Zahlreiche schmale Calciumoxalat-Kristalle von typisch säulenförmiger Gestalt und in bezeichnender Lage zueinander (monoklines Monohydrat). Die Zellen aber, in denen sie zur Ausbildung gelangt sind, scheinen im Präparat nicht mehr erhalten zu sein. Sie treten aber im Frischpräparat (wie auch in dem des Bernsteins) durch die braune Plasmafärbung deutlich hervor (siehe Fig. 7, Taf. 12 und Seite 75).
5. In der unscharfen linken Bildhälfte sind immerhin noch einige Zellen des die Kettenparenchymzellen-Reihen überbrückenden Rindenstrahls deutlich erkennbar.

*Pinus palustris* MILLER wurde als Vergleichsobjekt zu den kommenden Belegen gewählt, weil diese großzellige Wärmeform die einzelnen Aufbau-Elemente der Rinde sehr deutlich zeigt. Durch diese Wahl darf aber nicht der Eindruck hervorgerufen werden, als ob noch die Ansicht vertretbar sei, frohwüchsige Florida-Kiefern stünden in verwandtschaftlicher Beziehung den Bernsteinkiefern besonders nahe. Auch diese Einstellung zum Bernsteinproblem ist überholt.

## 2. Der Radialschnitt durch die lebende Rinde von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

### a) Siebzellen, Kettenparenchym und Rindenstrahlen

Es ist nun die Aufgabe, in den Präparaten der Bernsteinkiefern diese und andere Beobachtungen an rezenten Arten zweifelsfrei wiederzufinden. Wo keine besondere Angabe über die Art der jeweilig besprochenen Inkluse gemacht ist, liegt ein Rinden-Borken-Einschluß des Bracks, kein Zwieback, der Untersuchung zugrunde.

In der linken Hälfte der Figur 1, Tafel 12, fällt ein Paket von sieben sehr lang gestreckten, parallel orientierten, gleichbreiten Zellen mit überaus zahlreichen Tüpfellöchern auf. Es ist ein Paket von Siebzellen, das nach rechts von dickwandigen, dunkel getönten hohen Kettenparenchymzellen abgeschlossen wird. Diese sind nicht kollabiert, enthalten auch keine Kristalle und sind ehemals gewiß echte, funktions-tüchtige Kettenparenchymzellen gewesen, wie die auf erhöhten Turgor deutende Aus-

bauchung mehrerer Zellen beweist. Ordnet man dieses Objekt denjenigen zu, welche die Querschnitte der Zwiebäcke lieferten, so zeigt sich der große Unterschied: In Rindenzone I der Zwiebäcke schmale, einzellige, als Kristallzellen ausgebildete, kollabierte Kettenparenchymzellen — im größeren, kompakten Rinden-Borkenstück des Bracks zum Teil mehrschichtige, normal lebensfähige Kettenparenchymzellen! Die rechte Hälfte des Gesichtsfeldes läßt wegen seiner Dichte Einzelheiten nicht mehr erkennen. Aber am oberen Bildrand sieht man trotz der Unschärfe doch noch Reste eines überquerenden Rindenstrahls. Nach der Art der Kettenparenchymzellen, die keine Dilatation zeigen, und derjenigen der Rindenstrahlen benachbarter Gewebefelder handelt es sich um normale Rindenzone II, die allerdings nicht im lebensfrischen, sondern im bereits angetrockneten Zustand zur Einbettung gelangte. Denn die Siebzellen besitzen nur noch Tüpfel l ö c h e r. —

Der Film der *F i g u r 2, T a f e l 12*, gibt lebend im Bernsteinbalsam fixierte Siebzellen in der Radialaufsicht wieder. Die Tüpfelfelder sind bei stärkerer Vergrößerung (*Fig. 3, Taf. 12*) bis in alle Einzelheiten genau zu erkennen. Sie sind ungefähr kreisrund, nehmen fast die ganze radiale Zellbreite ein und unterscheiden sich von den doppelt behöften Tüpfeln der Längstracheiden in der bekannten, ganz auffälligen Weise. Die Mittellamelle der Zellwand ist von Poren durchsetzt wie ein Sieb. Vergleicht man unter Berücksichtigung der verschiedenen Vergrößerungen die Durchmesser der Siebfelder von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. mit denjenigen von *P. palustris* MILLER und *P. silvestris* L., so ergibt sich nach der Messung und Berechnung überraschenderweise weitgehende Übereinstimmung. Diese Konstanz eines so wichtigen anatomisch-physiologischen Merkmals kann durch den für alle *Pinus*-Arten gemeinsamen xeromorphen Typus der Gesamtpflanze erklärt werden. — Es ist sehr bedauerlich, daß gerade dieses Bild die Grenzen der Lackfilmmethode so augenfällig demonstriert (Unregelmäßigkeit der auf dem Film haftengebliebenen Gewebefetzen, verschiedene Dicke der Gewebepartien und Auftreten von [weißen] Gewebebrüchen). —

In *F i g u r 4, T a f e l 12*, wird mehrfache Wechsellagerung von Siebzellenpaketen mit Kettenparenchymzellen-Lagen auf ungewöhnlich weite Erstreckung bei geringer Vergrößerung gezeigt. Nach Auszählung des Gesamtpräparats beträgt die Zahl der im Paket vorhandenen Siebzellen zwischen 7 und 10, liegt also im allgemeinen Bereich der jetztzeitlichen Föhren. Die Siebzellentüpfelung ist gut zu beobachten. Besonders eindrucksvoll ist die Überbrückung der Siebzellenpakete durch sehr gut erhaltene Rindenstrahlen. Offenbar geht der Schnitt durch eine unverhältnismäßig stark entwickelte Rindenzone II, denn am linken Bildrand sind die Rindenstrahlzellen noch sehr niedrig und langgestreckt; nach rechts hin verbreitern sie sich nur allmählich. Dieselbe Tendenz der Zellvergrößerung zeigen die Kettenparenchymzellen-Reihen. Es ist auffällig, daß die Rindenstrahlen nicht wie üblich genau senkrecht zu den achsialen Elementen verlaufen. Es müssen große Dreh- oder Scherkräfte gewirkt haben, die aber doch nicht den Gewebezusammenhalt zerstörten. Ob sie im Zusammenhang mit den Sprengkräften einfließenden Balsams standen, ist nicht zu entscheiden. Die großen, weißen Gewebelücken im Bilde können wenigstens zum Teil bei der Präparation entstanden sein, denn charakteristische Fließstrukturen des erstarrten Harzes sind nicht vorhanden. — Ein beachtliches Moment ist zudem der Farbunterschied zwischen Kettenparenchym- und Rindenstrahlzellen: während die Kettenparenchymzellen durchgängig sehr dunkel erscheinen, wobei es gleich ist, ob es klar erkennbare Zellgefüge oder verschwommen erscheinende Gewebelagen sind, sind die Rindenstrahlzellen heller. Diese Farbdifferenz ist kaum eine Begleiterscheinung der Präparationsmethode (etwa durch ein Aufreißen der Rindenstrahlzellen bedingt), sondern erklärt sich (wie bei der Besprechung der Rinden-Querschnittsbilder Seite 68 ausgeführt) durch den

verschieden hohen Gehalt der Zellen an Gerbstoffen. — Im dunklen Mittelfelde des Bildes liegt ein Gebiet dichten Gewebes. Wie die Direktbeobachtung des Präparates unter dem Mikroskop ergibt, ist es ein aus den Kettenparenchymzellen entstandenes Parenchym, das auf Grund seines geweblichen Gegensatzes zu der Umgebung auf dem Lackfilm dicht haftete.

Im Gegensatz zu der Anordnung und Ausbildung der Siebfelder bei *Pinus silvestris* (s. auch Abb. 174 im Lehrbuch der Botanik von STRASSBURGER, 23./24. Aufl. 1947, wo sie verschieden groß und unregelmäßig verteilt wiedergegeben werden), erscheinen i. a. die Tüpfelfelder bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. praktisch gleichgroß, füllen fast die ganze radiale Zellbreite aus und sind regelmäßig verteilt (s. Fig. 3, Taf. 12). Zu ähnlicher Ausbildung kommen diese Tüpfelfelder auch zum Beispiel bei *Pinus palustris*. Sie reichen auch fast regelmäßig von einer Tangentialwand zur anderen, liegen in vielen Siebzellen dicht übereinander in anderen dagegen mehr oder weniger weit voneinander getrennt. Bei *Pinus elliottii* ENGLM. sind die Siebzellen schmaler und die Verteilung der unregelmäßig großen Tüpfelfelder weniger gesetzmäßig. Stellenweise nehmen sie die ganze radiale Zellbreite ein, an anderen Stellen sind sie wesentlich kleiner. Auch die Gestalt der Felder wechselt hier stark: sie ist nicht grundsätzlich kreisförmig. Bei *Pinus oocarpa* SCHIED. sind die Tüpfelfelder gleichfalls unregelmäßig gestaltet, füllen aber die Zellbreite fast ganz aus und sind verschieden dicht verteilt. — Die Siebzellen von *Pinus strobus* sind schmal; die Tüpfelfelder trotz sorgfältiger Beobachtung nur schwer zu erkennen. Sie sind nicht so zahlreich, in ihrer Gestalt variabel und haben keine Ähnlichkeit mit den typischen Feldern von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Diese geben demnach ein sehr bezeichnendes Bild. —

Ein tief von einer Wundwirkung beeinflusstes Gewebe der Rindenzone I konnte in einem Zwieback-Präparat beobachtet werden, das in charakteristischer Weise der Verknäulung des Wundholzes entspricht. Wegen des embryonalen Charakters und der damit schwachen Konturierung der Zellen ist das Bild leider für eine Wiedergabe wenig geeignet. Unter weitgehendem Zurücktreten der so überaus zarten Rindenstrahlen fällt besonders die vertikale Schlängelung (Verknäulung) der noch sehr schmalen achsialen Elemente auf. Da in dem weit ausgedehnten, vollkommen intakten Film nicht ein einziger Rindenstrahl in der nicht mißzudeutenden tangentialen Richtung zu beobachten ist, läuft der Schnitt wirklich genau radial. Es fehlen auch alle Anzeichen postmortalen Zersetzungsprozesse. Die Inkluse ist — bezeichnend für einen echten „Zwieback“ — lebensfrisch eingebettet worden. Bei Direktbeobachtung des Präparats im Mikroskop lassen sich deutlich noch Zellkerne in den jugendlichen Kettenparenchym- und Rindenstrahlzellen, ja sogar in den Siebzellen beobachten! Kennzeichnend ist das Auftreten säulenförmiger Calciumoxalat-Kristalle bereits in manchen jugendlichen Kettenparenchymzellen. Sie sind hier wie auch bei rezenten Arten typische Indikatoren der lebhaft gesteigerten Stoffwechselforgänge gerade in dieser dem Kambium nahen Rindenzone. Der gleichzeitig auftretende, braune Farbstoff (von Gerbstoffcharakter) macht die Lagen der Kettenparenchymzellen besonders gut erkennbar. Die Schlängelungen der Siebzellenpakete und der Kettenparenchymzellenreihen verlaufen nur zum Teil synchron. Es ist auch keine Harzbank im Gewebe eingebettet oder eingekleilt. So ist die Verknäulung wie im Wundholz durch Wachstumsstörung (Wuchsstoffwirkung?), nicht durch sekundären Harzungsdruck entstanden. —

In Fig. 5, Tafel 12, kommt der histologische Aufbau der Rindenzone II in aller nur wünschenswerten Deutlichkeit zur Wiedergabe. Die Kettenparenchymzellenreihen am linken Rande der Aufnahme und die Brücke der Rindenstrahlen bis zur mehrschichtig getroffenen und daher sehr dunklen zweiten Lage der Kettenparenchym-

zellen sind überzeugend. Die linke Lage der Kettenparenchymzellen ist zweireihig, nur durch einige Siebzellen getrennt. Offensichtlich sind die Kettenparenchymzellen noch angenähert in ihrer ursprünglichen, nur wenig dilatierten Gestalt. Sie sind aber bereits tonnenförmig angeschwollen, nicht mehr zylindrisch. An einer anderen (nicht abgebildeten) Stelle des Präparats findet sich ein gleich gut erhaltener Rindenstrahl, der nicht weniger als 18 Zellen hoch ist. Bei ihm aber sind außer den Zellen der oberen und unteren Grenzreihe auch einige der inneren Reihen ausgebaucht. Dieser Rindenstrahl gehört also schon in den Bereich der Dilatation und es ist nicht ausgeschlossen, daß ein mehrschichtiger, harzender Rindenstrahl vorliegt. Nie ist der Inhalt der Rindenstrahlzellen dunkelbraun, wie meist derjenige der Kettenparenchymzellen, sondern hellgelb bis hellbraun. Er zeigt oft sehr kleine Gasblasen, wohl Zeugen der Zersetzung des Plasmas und seiner Inhaltsstoffe. Die kugelrunden oder elliptisch gestreckten, schwarz umrandeten Gasblasen unterscheiden sich bei stärkerer Vergrößerung auch durch ihren zentralen, glasklaren „Kern“ von den homogen schwarzen, scharfkantig begrenzten  $\text{FeS}_2$ -Kristallen und sind mit diesen nicht zu verwechseln. —

Alle Radialschnitte durch Rindenzone III ergeben eine Bestätigung und Erweiterung der Beobachtungen des Querschnittes: Auch im Bereich der Dilatation der Kettenparenchymzellen und der Rindenstrahlen bleiben die Siebzellen in ihrer Form erhalten. Es tritt kein Kollabieren ein. Selbst die Tüpfelfelder sind meist in gleicher Weise gut fixiert, wenn das Objekt nicht erst postmortal zur Einbettung gelangte. —

In mehreren Zwieback-Inklusen konnte die lebende Rinde in voller Succinose beobachtet werden. Hier hat der Druck des flüssigen Harzes die Gewebe-Elemente aus ihrem Verbände herausgedrängt. Zwischen nicht selten dicken Harzbänken liegen Siebzellen in Gruppen oder sogar vollkommen isoliert wie in einem mazerierten Präparat. Dadurch ergeben sich außer den normalen Aufsichten auf die Radialwände der Siebzellen auch Schrägbilder. Hier erscheinen die eigentlich kreisförmigen Tüpfelfelder in der Projektion als Ellipsen.

Zahlreich sind Bilder von Radialschnitten durch Rindenzonen II/III, in denen die Reihen der tief dunkelbraunen Kettenparenchymzellen dadurch besonders auffallen, daß ihr durch oxydierte Gerbstoffe gedunkeltes Plasma an den gemeinsamen Quermembranen zurücktritt. Dieser Plasmolyse-Vorgang, eine Vorstufe des Alterns, läßt sich in gleicher Weise bei rezenten Kiefern beobachten und auch experimentell auslösen. Im fossilen Material ist diese Beobachtung von großem Wert. Die sonst einheitlich dunkelbraun und in keiner Weise differenzierten Kettenparenchymzellen-Lagen können erst durch diese Plasmolysebilder in ihrem Charakter — im Radial- wie im Tangentialschnitt — eindeutig erkannt werden. Darüber hinaus gewinnen die Plasmolysebilder der Kristallzellen als frühzeitig abgewandelte und kollabierte Kettenparenchymzellen ihre eigene Bedeutung.

### b) Die Kristallbehälter

In Figur 7, Tafel 12, wird das vierte und diagnostisch wie physiologisch sehr wichtige Bauelement der lebenden *Pinus*-Rinde vorgelegt. Zwischen normalen, nicht kollabierten Siebzellenpaketen liegen lange „Kristallschläuche“ mit kristallographisch exakt ausgebildeten monoklinen Säulen von Calciumoxalat-Monohydrat. Daß es sich um dieses Salz handelt, konnte einwandfrei erwiesen werden durch:

1. genaue kristallographische Beobachtung,
2. zwei mikrochemische Reaktionen nach VON PHILIPSBORN (1952),

### 3. vergleichende quantitative Ca-Bestimmungen in Splint und lebender Rinde ein und derselben Probe (von *Pinus silvestris* L.).

Alle vier Bestimmungen erfolgten naturgemäß an jetzt lebenden Kiefern. Sie können aber ohne weiteres wegen der absoluten Homologie des Kristall-Vorkommens im Analogieschluß auf das Gewebe von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. übertragen werden.

Die Kristallbehälter lebender Föhren, die in der Literatur seit je als „Schläuche“ bezeichnet werden, erwiesen sich einwandfrei als übereinander gelagerte, kollabierte und mit nachgedunkelten Gerbstoffen gefüllte Kettenparenchymzellen. Eine Auflösung der Quermembranen, wie sie für die Bildung von „Schläuchen“ Voraussetzung wäre, war nicht nachzuweisen. Vielmehr läßt sich im rezenten Objekt in jugendlichen, noch lebenden Kristallzellen der Rindenzone I experimentell Plasmolyse auslösen. Sie legt die Querwände der Kettenparenchymzellen frei. Auch im Bernstein fanden sich Präparate der Rindenzone II, in denen während des natürlichen Alterungs- und Fixierungsprozesses diese Plasmolyse eingetreten war (Fig. 1, Taf. 13). Im schräg radial/tangential getroffenen Film (Fig. 1 u. 4, Taf. 13) sind die Kettenparenchym- und Kristallzellen in tangentialer, die Siebzellen in radialer Aufsicht erkennbar.

Das Präparat der Fig. 7, Tafel 12, an deren linken Rande die noch schwach und unscharf durchscheinenden Rindenstrahlen den Schnitt als radial ausweisen, ist von vielen ähnlichen deswegen ausgewählt, weil es in dem einen der „Schläuche“ nicht nur die typischen Säulen, sondern hier auch einen in der Zelle querliegenden Kurzkristall zeigt. An dieser Stelle ist die Kollabierung der ursprünglich großlumigen Zelle nicht erkennbar, der „Schlauch“ erscheint hier ausgebaucht. — Das Vorkommen dieser in der Vertikalachse der Kettenparenchymzellen langgestreckten Calciumoxalat-Kristalle ist von außerordentlicher diagnostischer Bedeutung:

Die Kristalle fehlen der Gattung *Picea*, sind aber für die Gattung *Pinus* charakteristisch. Bei den rezenten Arten überwiegt die Ausbildung der Kristalle in Form dieser langgestreckten Säulen. Aber es gibt auch Species (z. B. der systematischen Sektion *strobis* MAYR: *Pinus peuce* GRAB., *Pinus lambertiana* DOUGL., *Pinus strobis* L.), in denen am gleichen Ort nur würfelähnliche Kurzkristalle zur Ausscheidung gelangen.

Im Vorkommen der charakteristischen Calciumoxalat-Kristalle in besonderen Kettenparenchymzellen-Lagen der sekundären Rinde liegt das anatomische Hauptargument, die Bernsteinbäume als Kiefern und nicht als Fichten anzusprechen. Dazu kommt noch, daß in der Rinde von *Picea* tangentiale Platten von sklerenchymatischen Zellen eingebettet liegen, die ihrerseits den Föhren fehlen. Somit ist der Bernsteinspender auf histologischer Basis als *Pinus succinifera* (CONW.) emend. eindeutig festgelegt. Die noch von H. CONWENTZ bei der Namengebung eingeschlossene Möglichkeit der Gattung *Picea* wird endgültig ausgeschieden. Es muß aber betont werden, daß der Name auch nach dieser Einschränkung für eine Sammelart, nicht für eine sogenannte „gute Art“ gilt.

Von besonderem physiologischen Interesse ist noch die Tatsache, daß sowohl bei rezenten Kiefern als bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. die Abscheidung der Calciumoxalat-Kristalle bereits im jüngsten sekundären Rindengewebe erfolgt. Dies ist ein Hinweis auf Zusammenhänge mit Stoffwechselprozessen im Zellteilungs-Geschehen, wie sie sich im Bereich des Korkkambiums in ähnlicher Weise wiederholen. —

Verläuft der Schnitt durch ein Gebiet der Rindenzonen II/III mit starker Mäandrierung der Rindenstrahlen, so wird das Gewebe wenigstens stellenweise schräg radial/tangential getroffen. Das zeigt sich im Bilde in scheinbarer Häufung der Kettenparenchymzellen-Reihen und in der geringen Stärke der zwischen ihnen liegenden Siebzellenpakete.

### c) Plasma-Degeneration in den Kettenparenchymzellen

Die Figur 1, Tafel 14, gibt in einem schräg radial/tangentialen Schnitt vier Reihen nebeneinanderliegender Kettenparenchymzellen wieder. Die Zellen müssen, da noch keine Dilatation eingetreten ist, in Rindenzone II liegen. Aber ihr plasmatischer Inhalt hat schon einen beachtlichen Grad der Entmischung erreicht, vielleicht ohne durch das Stadium der Plasmolyse gegangen zu sein. Denn im ganzen großen Schnitt ist keine Kettenparenchymzelle mit der charakteristischen Abhebung des dunkelbraunen Plasmas von den Querwänden zu beobachten. Dafür aber ist durch die Bildung öligier Tropfen von meist genau kugeliger Gestalt das dunkle, erst gleichmäßig wandständige Plasma in seiner homogenen Natur derart gestört, daß zunächst helle, ungefähr kugelförmige Gebilde im Plasma entstanden sind (Fig. 5, Taf. 13). Bei genauer Betrachtung wird deutlich, daß diese Kugeln im wandständigen Plasma liegen und mit einem „Stielchen“ Kontakt mit der Zellwand halten. Da normales Plasma von wässriger Phase ist, müssen diese Tropfen nicht wässriger, sondern mit größter Wahrscheinlichkeit öligier Phase sein, also Balsamtropfen darstellen. Durch Zusammenfließen dieser wandständigen, vom wässrigen Zellsaft peripherewärts abgestoßenen Öltropfen entstehen immer größer werdende, unregelmäßig begrenzte „Fenster“. Die bei dieser Entwicklung übrigbleibenden Plasmareste werden entweder in kleine Kugeln oder unregelmäßige Fladen dispergiert oder fließen zu riesigen Gebilden, nicht selten zu richtigen Halbkugeln unter Anlehnung an die Zellmembranen zusammen. Alle vier Stadien dieser tropfigen, harzöligien Plasma-Degeneration sind in Figur 1, Tafel 14, zu beobachten und zeigen sich in der Tangential-Aufsicht der Figur 6, Tafel 15, bei geringerer Vergrößerung. Es ist kennzeichnend, daß dieser Prozeß im fossilen wie im rezenten Objekt zu verfolgen ist. In beiden Fällen aber ist er i. a. auf die Kettenparenchymzellen beschränkt und verläuft nur selten in Rindenstrahlzellen. Da diese des braunen Farbstoffs meist entbehren und in ihnen bei rezenten Arten gewisse Gerbstoffderivate nur in begrenzter Menge mikrochemisch nachweisbar sind, hat es den Anschein, als ob die ölige Plasma-Degeneration wenigstens bis zu einem gewissen Grade mit dem Auftreten des im Plasma gelösten braunen Farbstoffs in Zusammenhang steht.

Um diesen, mit dem Prozeß der Succinose vielleicht gekoppelten Vorgang weiter zu verfolgen, wurden eingehende physiologische Untersuchungen am lebenden Objekt durchgeführt. Diese Arbeiten werden an anderem Orte veröffentlicht werden. Hier sei nur das für die Bernsteinkiefern Wichtigste herausgestellt: die Stufen der Plasma-Degeneration. Die Bildung der kreisrunden, hellen „Fenster“ (Fig. 6, Taf. 15) kann zu einer großblasigen „Schaumstruktur“ des Plasmas führen. Man könnte auch von einer „Vakuolisierung“ sprechen. Aber wie Plasmolyse-Versuche ergeben, umhüllt das dünne, wandständige, braune Plasma ursprünglich die riesige Vakuole — wässrige Phase. Da die entstehenden „Fenster“ kreisrund erscheinen, die Tropfen also kugelförmig sind, muß es sich um vom Wasser abgestoßene Öltropfen handeln. Denn wären diese Neubildungen hydrophil, so würden sie, ohne die regelmäßige, genaue Kugelform anzunehmen, mit dem zentralen Zellsaft alsbald zusammenfließen. —

### d) Das histologische Bild anomalen Rindenparenchyms

Nicht so auffällig und in ihrer Entstehung nicht so unmittelbar ansprechend sind an mehreren Objekten aus Brack beobachtete Gewebefelder der lebenden Rinde, die als in Succinose begriffene Zellverbände oder (noch schwerer deutbar) als auf Ver-



wundung neu entstandenes Heilungsgewebe erkannt wurden. Zur ersten Gruppe gehören Figur 6, Tafel 12, und Figur 2, Tafel 13, während für die zweite keine überzeugende Aufnahme vorgelegt werden kann: Der Kleinzelligkeit und damit der Dichte dieser Gewebefelder wegen bleiben die Photos schwer lesbar. Bei der Direktbeobachtung der Präparate aber sind die Randbezirke jedoch meistens so gut zu erkennen, daß eine sichere Deutung möglich ist, wenn die Umgebung eine zweifelsfreie topographische Zuordnung gestattet und die Kenntnisse entsprechender histologischer Bilder rezenter Kiefern gewonnen sind. Danach ergibt sich: Eine wundnahe, von der Verletzung aber nicht unmittelbar betroffene Kettenparenchymzellen-Lage der Rindenzone I/II beginnt mit einer Folge von Zellteilungen in tangentialer Richtung. Sie greift allmählich bis zu einer Tiefe von mehreren Millimetern in die gesunde Rinde ein und gewinnt dabei unter bogiger Verkrümmung der entstehenden Zellage Anschluß an das Kambium. Nachträgliche Verkorkung unter Braunfärbung setzt von der Wunde aus ein und führt zur Entstehung einer echten Wundkorklamelle. Sie sichert das zarte und empfindliche Rindengewebe gegen Wasserverlust und Pilzbefall bereits innerhalb weniger (4—6) Wochen ab. Entsprechend der größten Zellteilungs-bereitschaft in Kambiumnähe entsteht dort ein Initialfeld scheinbar ungeordneten Wundparenchyms (SCHUBERT 1958). — Filme mit solchem kleinzelligem Parenchym konnten wiederholt auch von der jüngsten Rindenzone I von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. gewonnen werden. Ihre Deutung aber gelang erst, nachdem an mehreren jetztzeitlichen Kiefern das Bildungsgesetz von Wundkork und Wundparenchym erkannt worden war. Es ist nur bedauerlich, daß eine klare bildliche Wiedergabe eines topographisch einwandfrei bestimmten Wundgewebes noch nicht gelungen ist. Bei der Unregelmäßigkeit der im freien Leben entstehenden Wunden ist dieser Mangel erklärlich. —

In Figur 6, Tafel 12, ist ein auf den ersten Blick ungeordnet erscheinender Zellhaufen festgehalten, der im Balsam schwimmt. Bei genauer Betrachtung ist aber im Mittelfeld eine gewisse Radialanordnung der relativ sehr großen Zellen nicht zu übersehen. Das nach beiden Seiten weit über den Rahmen der Aufnahme hinausreichende Gewebefeld wird von dunklen, zum Teil stark aufgebauchten, ja selbst kugelig verformten Kettenparenchymzellen begrenzt, stellenweise durchzogen. Es liegt ein Großfeld eines in Succinose übergegangenen Rindenstrahls mit seiner Umgebung vor, wobei die Möglichkeit besteht, daß es sich um einen hohen, mehrschichtigen Strahl handelt. In den noch nicht bis zum Maximum angeschwollenen Parenchymzellen treten kleine, dunkle Punkte auf. Sie geben sich bei Direktbeobachtung und starker Vergrößerung als kugelförmig, mit hell leuchtendem „Kern“ gezeichnete Gasblasen, als Merkmal tiefreichender Plasma-Zersetzung, zu erkennen. In den größten, zu wahrhaft riesigen Dimensionen angeschwollenen, dünnwandigen, meist deformierten Zellen fehlt diese Gasentwicklung. Diese Zellen haben ganz den Charakter abnormer Sekretzellen und stehen bezüglich ihres Inhalts im Gegensatz zu den immer mit dunkelbraunem Farbstoff erfüllten Kettenparenchymzellen.

Im Photo der Figur 2, Tafel 13, ist (um die topographische Lage einwandfrei zu machen) auf das Siebzellenpaket scharf eingestellt. Damit wurde die linke Bildhälfte verschwommen. Sie läßt aber doch noch deutlich erkennen, daß es sich um die Fixierung eines ähnlichen, aber noch nicht weit genug fortgeschrittenen Stadiums der Succinose eines Rindenstrahls handelt. Zwar sind nach oben zu die Zellkonturen der durch ihre Deformation aus ihrer ursprünglichen Lage gedrückten Rindenparenchymzellen unscharf, desto plastischer aber tritt der balsamische Zellinhalt mit seinen Fließstrukturen hervor. Die parallel zum unteren Bildrand verlaufenden unteren Endzellen des Rindenstrahls ähneln in Gestalt und Inhalt (Farbe) den

normalen Kettenparenchymzellen, sind nur kleiner. Hier hat die Succinose einen einschichtigen, ursprünglich nicht auf Sekretbildung eingestellten Rindenstrahl erfaßt.

Mit diesem Befunde und seiner sicheren Deutung zeigt sich das Problem der Succinose in der lebenden Rinde unter den Gesichtspunkten:

1. ölige Plasma-Degeneration jugendlicher Kettenparenchym- und Rindenstrahlzellen,
2. Abänderung des normalen Gewebebildes durch Entstehung eines anomalen Parenchyms. Dieses kann sekundär der Verkorkung verfallen.

#### e) Zusammenfassung (Kap. III, C)

Die Bauelemente der normalen Kiefernrinde lebender Föhren konnten auch — zum Teil mit spezifischen Merkmalen — bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. identifiziert werden.

1. Die Siebzellen in nicht selten mehr als 10 Reihen starken Paketen von relativ weiter radialer Erstreckung, mit dicht übereinanderliegenden, großen, fast die ganze Zellbreite erfassenden, kreisrunden Tüpfelfeldern kollabieren auch in Rindenzone III nicht.
2. Die Kettenparenchymzellen in meist einschichtigen Lagen mit braunem, im Plasma gelösten Farbstoff zeigen gelegentlich Plasmolysebilder unter Freilegung der Querwände.
3. Die Kristallzellen, als solche bereits in der jugendlichen Rindenzone I determiniert, enthalten charakteristische säulenförmige, monokline Calciumoxalat-Kristalle als Monohydrat. Entgegen dem Augenschein handelt es sich nicht um „Kristallschlüch“, sondern um übereinanderliegende, frühzeitig kollabierte Kettenparenchymzellen, deren Quermembranen nicht aufgelöst sind.
4. Die Rindenstrahlen sind sehr unterschiedlich hoch (beobachtete Höchstzahl der Zellen: 18), aufgebaut in den mittleren Reihen aus radial gestreckten, in den Grenzreihen aus papillös vorgewölbten Zellen. Sie enthalten i. a. keinen braunen Farbstoff.

In der Richtung von Rindenzone I nach -zone III erfolgt nur geringe Dilatation der Zellen, die zudem durch die gleichzeitig eintretende Streckung in radialer Richtung kompensiert wird, so daß die Zellformen erhalten bleiben.

In Beziehung zum Prozeß der Succinose der jüngsten Rindenregion stehen folgende Befunde.

1. Die ölige Plasma-Degeneration junger Kettenparenchymzellen zeigt verschiedene Stufen:
  - a) Plasmolyse,
  - b) Aufreißen zum Teil unregelmäßiger, zum Teil in der Aufsicht kreisförmig erscheinender „Fenster“ im Plasma,
  - c) Ausscheiden großer, kugeligter Öltropfen im protoplasmatischen Wandbelag,
  - d) Dispersion des braunen Plasmas in kleine Tropfen und Fladen oder
  - e) Zusammenfließen zu großen, an die Zellwand angelehnte Halbkugeln und Fladen.

2. Das Plasma der Zellen der manchmal sehr ausgedehnten, typischen Kettenparenchymzellen-Lagen der Zwiebäcke erweckt im Intensiv-Stadium c) den Eindruck, vakuolisiert oder groß-blasig, schaumig zu sein.
3. Die Auflösung des Gewebeverbandes durch eindringenden, sprengend wirkenden Harzfluß erzeugt Bilder ähnlich einer Mazeration.
4. Im Verwundungsexperiment an rezenten Kiefern entsteht aus noch embryonalen Kettenparenchymzellen-Lagen ein dreidimensionales, kleinzelliges Wucherungsgewebe aus zartwandigen Elementen. Auch dieses anomale Gewebe konnte in Präparaten mehrerer Bernsteineinschlüsse sicher nachgewiesen werden.

Zur Artdiagnose des Bernsteinspenders gehören:

1. die Charakteristika der Siebzellen, — ihre Dimensionen, ihre gesetzmäßige Tüpfelung und ihre Resistenz gegenüber dem Kollabieren,
2. das Vorkommen monokliner Calciumoxalat-Kristalle als langgestreckte Säulen des Monohydrats. In Verbindung mit dem gleichzeitigen Fehlen von Sklerenchymplatten in der Rinde ist dies das wichtigste Kriterium für die Zugehörigkeit der Bernsteinspender zur Gattung *Pinus*.
3. Aber so wenig wie die holz anatomischen Einzelheiten eine Einordnung von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. in das System der lebenden Föhren ermöglichen, weisen diejenigen der lebenden Rinde auf eine oder die andere lebende Kiefer mit Bestimmtheit hin. So bleibt es vorläufig dabei: Die Bernsteinföhren gehören ausgestorbenen Spezies an.

#### **D. Der Tangentialschnitt durch die lebende Rinde, vornehmlich die Zwiebäcke**

Durch die Wechsellagerung von Siebzellenpaketen und Kettenparenchymzellen-Lagen im Gewebeaufbau der lebenden Rinde ist bei der Untersuchung der entsprechenden Bernstein-Inklusen die Bevorzugung der ungefähr tangentialen Spaltungsrichtung bedingt. Das zahlenmäßige Überwiegen der Tangentialfilme wird dadurch erklärt. Gerade diese Schnitte ergeben überraschend gute und aufschlußreiche histologische Bilder, aus denen besonders auch die Bedeutung beider Arten von Rindenstrahlen für den Vorgang der Succinose hervorgeht.

##### 1. Rindenstrahlen des normalen Gewebes im Vergleich zu denen in Succinose

Der Schnitt der Figur 3, Tafel 13, durch frühe Rindenzone II von *Pinus palustris* MILLER (als Modell) hat in der linken Bildhälfte eine Kettenparenchymzellen-Lage genau tangential, in der rechten ein Siebzellenpaket ein klein wenig schräg getroffen. Diese geringe Richtungsabweichung ist aber nur scheinbar, in Wirklichkeit durch die in dieser Zone bereits einsetzende Verschiebung innerhalb des Gewebes durch den Wachstumsdruck bedingt. Links sind deutlich zu unterscheiden: drei noch schmale Kettenparenchymzellen-Reihen, zum Teil aufgeschnitten (hell), zum Teil erfüllt mit Stärkekörnern (grau). Nach rechts zu folgen mehrere Lagen bereits tonnen-

förmig geweiteter Kettenparenchymzellen. Damit ist Mehrschichtigkeit der Kettenparenchymzellen-Lagen wahrscheinlich gemacht. Gegenüber diesem klaren histologischen Bau erscheint die rechte Bildhälfte wenig übersichtlich durch die perforierten Membranen der Siebzellen. Aber gerade durch diesen Gegensatz dokumentiert sich die Zusammensetzung der lebenden Rinde aus den beiden anatomisch-physiologisch so verschiedenen axialen Hauptkomponenten, zu denen noch die radialen Rindenstrahlen kommen. Diese sind in erster Linie einschichtig. Ein riesiger mehrschichtiger Rindenstrahl mit seinem großen, zentralen Harzraum wird von der unteren Bildkante durchschnitten. Bei aufmerksamer Betrachtung der linken Bildhälfte fällt eine Unmenge langer, schlanker Kristalle auf, die in genau senkrechten Reihen dicht hintereinander liegen. Wo (zum Beispiel in der oberen Mitte der Aufnahme) mehrere dieser Kristalle quer zu liegen scheinen, sind sie (beim Schneiden und auf dem Wege zum Dauerpräparat) aus ihrer primären Lage gebracht worden. Ein gut Teil der ursprünglich vorhandenen Kristalle ist ganz herausgewaschen. Auch diese Figur zeigt die Bindung der Calciumoxalat-Kristalle an die Zone der Kettenparenchymzellen und ihr Fehlen in den Siebzellenpaketen. —

Es gilt nun, in den folgenden Präparaten der Bernsteinkiefern diese Bauelemente wiederzufinden, ihre eventuellen Abweichungen zu erkennen und, wenn möglich, ursächlich zu begründen. —

Die beiden Figuren 2 und 3, Tafel 14, führen unmittelbar in das Harzungsproblem ein, denn sie geben nicht normales, sondern in verstärkter Harzbildung befindliches Gewebe wieder.

Die Figur 2, Tafel 14, von der Schichtfuge eines Zwiebacks läßt in gutem Erhaltungszustand der Rindenstrahlen die Widerstandsfähigkeit gerade dieser Zellen erkennen. Denn die reichliche Ausscheidung von groß-kristallig wie auch sphäritisch niedergeschlagenem Schwefelkies (schwarz) ist deutlicher Beweis dafür, daß die zwischen den Zwiebackhälften aufbewahrte Inkluse der lebenden Rinde gerade mit ihren Rindenstrahlen der Zersetzung durch Sickerwässer in beachtlichem Maß widerstanden hat. Die großen, i. a. bauchigen Zellen zeigen, daß Rindenstrahlen vorliegen. Ihre Elemente sind sehr viel plumper ausgebildet als die Markstrahlzellen, die im Vergleich schmal und zierlich wirken. Vornehmlich die Zellen der Strahlen mitte sind durch den Binnendruck oft kugelförmig ausgeweitet, während die Endzellen dagegen meist klein geblieben sind. Sie haben offenbar an dem Harzbildungsprozeß in diesem Falle nicht teilgenommen, entsprechend vielleicht ihrer primär nicht auf den Kohlehydrat-, sondern mehr auf den Eiweißstoffwechsel eingestellten chemischen Natur (STRASSBURGER). Die ungestörte, ursprüngliche Lage der Rindenstrahlen spricht für einen auch noch im angewitterten Zustand gut fixierten Gewebekomplex der Rindenzone I. In dem zwischen den Rindenstrahlen ausgeschiedenen Harz sind nur spärliche Reste axial gestreckter Elemente als Abdrücke sichtbar. Ihre Zuordnung zu Siebzellen oder Kettenparenchymzellen ist nicht möglich. Der bis auf Abdrücke erfolgte Schwund der Siebzellen und der gute Erhaltungszustand der Rindenstrahlzellen erklären sich dadurch, daß die Rindenstrahlzellen als der Ort der eigentlichen Harzbildung sich selbst fixiert haben und damit verwitterungs-resistent wurden. Die Siebzellen dagegen (über die Kettenparenchymzellen läßt sich aus dieser Aufnahme nichts aussagen) fielen auf der sekundären Lagerstätte der Zersetzung anheim. — Der entscheidende Formwandel der Rindenstrahlzellen ist ein deutlicher Hinweis auf die Umstellung des Stoffwechsels in Richtung auf eine außerordentlich gesteigerte, pathologische Harzbildung. Welche Ausmaße der Überdruck in diesen zu Sekretzellen gewordenen Parenchymzellen erreicht hat, ist daran zu erkennen, daß in nicht seltenen

Fällen die benachbarten Zellen des Strahls erheblich gedrückt worden sind und dadurch ihre Gestalt verändert haben. Aber auch die Plastizität der Rindenstrahlzellen hat ihre Grenzen, denn die Interzellularen bleiben grundsätzlich erhalten, wie es die beiden Figuren 2 und 3, Tafel 14, gut zeigen.

In Figur 3, Tafel 14, wird der Succinose-Prozeß an einem anderen Objekte noch augenfälliger. Wieder ist die Mittelzelle des Rindenstrahls der Schwerpunkt der Harzbildung. Aber diesmal hat auch die Endzelle wenigstens der einen Seite am Prozeß teilgenommen, wie ihre Vorwölbung unter Beibehaltung der Papillenform und die Dunkelfärbung des Zellinhalts zeigen. Die dazwischen liegenden Zellen sind nicht verändert und scheinen daher an der Harzbildung diesmal nicht beteiligt zu sein (Fig. 4, Taf. 14). —

Der Rindenstrahl einer anderen Stelle desselben Präparates (nicht abgebildet) bestand aus 5 Zellen, von denen eine jede Kennzeichen der sekundären Volumenvergrößerung trug. Dazu fanden sich in der mittleren Zelle und in den beiden Endzellen deutlich kugelförmige Tröpfchen, während die beiden restlichen Zellen von goldgelbem Harz gleichmäßig erfüllt waren. In diesem Präparat lagen zwischen den Rindenstrahlen wohlkennbare Reste von Siebzellen.

Besonders eindrucksvoll, zur Wiedergabe aber leider auch nicht geeignet, ist ein Film von demselben Objekt, der die überaus zartwandige Kambiumzone und zugleich das jüngste Spätholz erfaßt hat. Das Holz zeichnet sich durch die schmalen, normalen Markstrahlen und die engen, von einfachen Tüpfeln reich durchsetzten Spätholz-Tracheiden aus. In der Kambiumzone sind die hier nur aus wenigen Zellen bestehenden Rindenstrahlen um ein Vielfaches bauchiger als die entsprechenden Rindenstrahlzellen in einer normalen Kambiumzone. Die axialen Bauelemente sind relativ breite Siebzellen mit ihrer charakteristischen Tüpfelung. —

Auch an einer dritten Stelle desselben Präparates wird überzeugend deutlich, daß der Film durch eine Kambialzone verläuft: ein über 12 Zellen hoher Rindenstrahl enthält die vier mittleren Zellen im fast noch embryonalen Zustand. In diesem Bezirk würde der Rindenstrahl wie ein jugendlicher Markstrahl wirken, wären seine Zellwände nicht so besonders dünn. Im Strahl schließen sich nach beiden Seiten hin einige Zellen mit zunehmendem Lumen an, während die begrenzenden Endzellen jederseits die sekundäre Aufbauchung in typischer Weise zeigen.

Vom selben Präparat stammt auch Figur 6, Tafel 20. Sie gibt auf dem Hintergrund eines hauchfein erhaltenen Abdruckes aus Rindenzone I/II je einen 2- und 3zelligen, stark gebauchten Rindenstrahl wieder. Dabei scheint es, als ob die Zellen des rechten Strahls in der Ebene der Querwände getroffen sind. Dann wären die hellen Flecke einfache, relativ unregelmäßige Tüpfel. Die eine Quermembran ist zum Teil aufgerissen. Der Formunterschied dieser Rindenstrahlzellen gegenüber den normalen ist augenfällig, spricht für sehr hohen osmotischen Druck und ist offenbar ein Ausdruck eines frühen Succinose-Stadiums.

Im größten Teil der Figur 1, Tafel 15, verläuft der Schnitt durch die normal ausgebildete Rindenzone II, und zwar in der schmalen Lage der Kettenparenchymzellen. Diese Zellen sind i. a. noch prismatisch (gehören demnach dem ersten, wenig veränderten Gebiete der Rinde an) zum Teil zeigen sie aber auch bereits den Beginn der tonnenförmigen Ausbauchung als das Merkmal der Dilatation. In der rechten Bildhälfte, besonders in dem lückenhaften oberen Teil, treten deutlich die schmalen Siebzellen hervor.

Das Gesichtsfeld beherrschen aber die zahlreichen, nur einschichtigen Rindenstrahlen, deren Höhe in sehr weiten Grenzen schwankt. Ihre Zellen sind im Vergleich

zu denen der Markstrahlen wohl größer, zeigen auch die Neigung zur kugeligen oder elliptischen Verformung, aber an keiner Stelle des ausgedehnten Präparates sind Anzeichen einer so weitgehenden Deformation zu beobachten, wie sie in den beiden vorangegangenen Figuren für den Prozeß der Succinose so bezeichnend ist. So liegt hier die Wiedergabe der normalen, nicht im Zustand gesteigerter Harzerzeugung befindlichen Rindenzone II vor, in der noch die Dickwandigkeit aller Bauelemente besonders auffällt.

## 2. Kettenparenchym, Siebzellen und Kristallzellen

Die Figur 4, Tafel 15, stammt aus einem in harziger Degeneration befindlichen Gewebe eines anderen Objektes. Die an der rechten Bildkante liegende Kette tief dunkelbraun gefärbter Parenchymzellen enthält diese in einer erst nur wenig von ihrer ursprünglich prismatischen Gestalt durch Membranvorwölbung abgewandelten Form. Die Zellen liegen also noch nicht im Bereich der allgemeinen Dilatation. Ihre gegenseitige Zuordnung rechtfertigt die Bezeichnung Kettenparenchymzellen, wobei es sich im Raum um eine tangentiale Schicht dieser Ketten handelt. Den linken, oberen Bildteil beherrschen die riesigen Zellen eines mehrschichtigen, harzenden Rindenstrahls. Es sind nicht die der Anlage nach zur Harzbildung bestimmten Zellen des zentralen Feldes, die eigentlichen Sekretzellen eines waagerechten Harzganges, sondern, wie die direkte mikroskopische Beobachtung des Präparates ergibt, die zwischen diesen und den Rindenstrahl-Endzellen liegenden Parenchymzellen. Damit ist erwiesen, daß für den Harzbildungsprozeß in der lebenden Rinde in erster Linie die Zellen der mehrschichtigen Rindenstrahlen in Betracht kommen, wobei die Funktion der Sekretzellen auch von den übrigen Parenchymzellen übernommen wird. In dem vorliegenden Bilde haben die Kettenparenchymzellen einen Funktionswechsel in erkennbarem Maße noch nicht durchgemacht. Das zwischen Kettenparenchymzellen und Rindenstrahl gelegene Gewebe ist ein Paket von Siebzellen. Wohl sind Anzeichen einer Mazeration, nicht aber eines Siebzellen-Kollaps' zu beobachten. Am auffälligsten ist die selbst bei geringer Vergrößerung schon gut sichtbare Tüpfelung der Radial-Membranen. Im übrigen zeigt die Figur, daß auch dieser Schnitt nicht absolut tangential verläuft. Es ließen sich aber auch noch Filme von anderen Objekten gewinnen, die auf lange Erstreckung das einheitliche Bild des Tangentialschnittes durch ein sicherlich mächtiges Siebzellenpaket wiedergeben. An ihnen sieht man häufig die gewebsprennende Wirkung des Harzflusses, die vielleicht auch auf Wundrinde deutende Schlängelung (Verknäulung) mancher Siebzellen, ihre auffällige Breite — ein Kennzeichen des Fehlens eines echten Kollaps — und die bemerkenswerte Tüpfelung. Diese ist bei nicht mehr in lebensfrischem Zustand eingebetteten Objekten der Anlaß zu einer Membrandurchlöcherung und damit zu einer „Punktierung“ der Zellwand. —

In der Figur 5, Tafel 15, der Rindenzone II werden mehrere nebeneinanderliegende Kettenparenchymzellen vorgewiesen, von denen einige als „Kristallschläuche“ ausgebildet zu sein scheinen. Im oberen Bilddrittel ist ein Paket breiter Siebzellen angedeutet; eine Siebzelle zeigt herrlich erhaltene, einseitig vorgewölbte Tüpfelfelder. Es handelt sich gewiß nicht um eine Perforation der Zellwand durch eine „Zersetzung“ oder einen „Membranzerfall“. Vielmehr legen diese echten Tüpfelfelder Zeugnis davon ab, daß die Einbettung nicht postmortal erfolgte. Es ist ein zusätzlicher Beweis für die Entstehung der Zwiebacke. Bei mikroskopischer Direktbeobachtung und auch in der Farbaufnahme erscheinen die in der unteren Bildhälfte der Figur schwarzen Kettenparenchymzellen braun, nicht anders als in rezenten Präparaten. Die Betrachtung im

polarisierten Lichte bei gekreuzten Nicols deckt einen scheinbaren Unterschied zu den entsprechenden rezenten Kristallbildungen auf: Während auch Dauerpräparate jetztzeitlicher Föhren im polarisierten Licht in der erwarteten Weise den charakteristischen Dichroismus zeigen, fällt dieser in den Bernstein-Präparaten aus! Eine Erklärung für diese Erscheinung wird vorläufig in der Tatsache gesucht, daß die Kristalle der tertiären Kiefern in drei amorphe Medien eingebettet sind: Bernsteinharz, Filmlack und Kanadabalsam. In ihrer Gesamtheit wirken diese Amorphen der Beobachtung nach depolarisierend. —

In einem Präparat eines anderen Objektes (nicht abgebildet) ist eine Lage von Kettenparenchymzellen getroffen, von denen die eine zu einem sehr langen „Kristallschlauch“ umgewandelt scheint. Während in ihm das braungefärbte Plasma ohne erkennbare Veränderung konserviert ist, enthalten die begleitenden kristallfreien Zellen das Plasma in tropfiger Degeneration. Diese Beobachtung erklärt sich durch die Tatsache, daß in den Kristallzellen sehr frühzeitig, bereits schon in Kambiumnähe bald nach ihrer Anlage, mit der Kristallausscheidung das Plasma als Ganzes kollabiert und nicht (wie in den normalen Kettenparenchymzellen) längere Zeit funktionstüchtig bleibt, erst unter Umständen spät altert und dabei tropfig degeneriert. —

Von einem anderen Objekt gibt Figur 2, Tafel 21, im Farbbild einen Tangentialschnitt durch eine ausgedehnte Kettenparenchymsschicht der fast intakten Rindenzone II wieder. An den größeren, unregelmäßigen, hellen Feldern hat der Lackfilm leider nicht gefaßt. Die braunen Kettenparenchymzellen sind stellenweise aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben. Das geht aber nicht auf Rechnung der Präparation, sondern muß durch Druckkräfte bei der Fossilierung erfolgt sein. — Bei Lupenbetrachtung fällt auf:

1. Ein „Schlauch“ mit charakteristischen, hoch säulenförmigen Calciumoxalat-Kristallen. Seine im Vergleich zu den benachbarten Kettenparenchymzellen bezeichnend geringe tangentielle Breite dokumentiert deutlich, daß das Zellwachstum mit der bereits frühzeitig erfolgten Kristallausscheidung schon in der Rindenzone I eingestellt wurde.
2. Kettenparenchymzellen am rechten Bildrand, deren braunes Plasma kleine helle Flecken zeigt. Es sind die ersten „Fenster“-bildungen. Sie kennzeichnen das Zerreißen des plasmatischen Wandbelages durch Ausscheidung von zunächst kleinen Öltropfen. Dieser Beginn der öligen Plasma-Degeneneration ist ein Anfangsstadium der Succinose.

### 3. Die Succinose in der Safthaut

Sind in den vorhergegangenen Ausführungen die vier Gewebekomponenten der lebenden Rinde in ihrem Aufbau und in ihrer gegenseitigen Zusammengehörigkeit erkannt, so sollen die nächsten drei Figuren den Succinose-Prozeß in seiner ausgeprägtesten Form wiedergeben. Eine sehr große Anzahl entsprechender Präparate wurde gefunden, die allerdings meist nur auf kleineren Feldern zur photographischen Wiedergabe geeignet sind. Auf Grund des individuellen Schicksals jedes Objektes läßt sich hier im Bereich der Succinose eine Typisierung in der lebenden Rinde nicht durchführen. Die Prozesse

der normalen Dilatation,  
der bauchigen Ausweitung der Rindenstrahlzellen,

der schon durch diesen Druck verursachten Verschiebung der Zellen innerhalb des Gewebes und

des Harzflusses zwischen die Bauelemente der Rinde mit ihrer sprengenden Wirkung

laufen bereits im lebenden Zweig, Ast oder Stamm ab. Dazu gesellen sich noch in der nicht voll abgeschlossenen Inkluse sekundäre Veränderungen durch Verwesung und Verwitterung im Anschluß an geologisch-mineralogische Vorgänge. Es ist also kein Wunder, daß gerade diese anatomisch eindrucksvollen und physiologisch so charakteristischen Bilder zu ihrer Deutung der sicheren Kenntnis des Aufbaus der normalen und der harzenden Rinde lebender Kiefern bedürfen.

In Figur 3, Tafel 15, verläuft der Film — wie das Fehlen von Kettenparenchymzellen ausweist — durch ein Siebzellenpaket. Bedenkt man die relative Mächtigkeit dieser Pakete in radialer Richtung und dagegen die Einschichtigkeit der Kettenparenchymzellen-Lagen, so ist gut verständlich, daß die meisten Tangentialschnitte gerade nur diese Siebzellenpakete treffen. Ein Film durch die Kettenparenchymzellen-Zone, wie er in Figur 1, Tafel 15, vorliegt, gehört zu den Seltenheiten. In der aus verschiedenen Gründen nicht ganz scharfen Figur 3, Tafel 15, fallen zunächst die Rindenstrahlen auf. Wenn es auch einzelne unter ihnen gibt, die zwar großlumige aber nicht wesentlich veränderte Parenchymzellen besitzen, so gibt es zahlreiche andere, deren dilatirte Zellen aus dem ursprünglichen Verbande herausgewachsen oder herausgedrückt worden sind.

Dazu sind mehrere besonders breite, in ihrem Aufbau aber unscharfe Rindenstrahlen zu beobachten, bei denen es sich um mehrschichtige, harzende oder ursprünglich einschichtige, sekundär auch der Harzbildung verfallene Rindenstrahlen handeln kann. Besonders interessant ist ein an anderer Stelle desselben Präparates erhobener Befund: Es gibt Rindenstrahlen, die, ohne eigentliche Sekretzellen und damit ohne einen zentralen Harzkanal zu besitzen, im mittleren Teile mehrschichtig sind. Das heißt sie sind (nicht selten gruppenweise in größeren Gewebefeldern) in der Mitte aus wenigstens zwei nebeneinanderliegenden Parenchymzellen aufgebaut. Damit ist, wie unter physiologischem Aspekt (Fig. 2 u. 3, Taf. 14) so auch unter anatomischem, ein Übergang vom einschichtigen zum mehrschichtigen Rindenstrahl erwiesen. —

An einer dritten Stelle des Präparates (Fig. 1, Taf. 21) ist offenbar der Prozeß der Succinose noch nicht so weit fortgeschritten wie in der Figur 3, Tafel 15. Die Anzahl der Rindenstrahlen in derselben Flächeneinheit ist scheinbar größer als im Succinose-Gewebe; jeder einzelne Strahl in seiner ursprünglichen, unveränderten Ausbildung und der Druck innerhalb des Gewebes sind noch gering. In der Aufnahme noch zeigen die allermeisten Rindenstrahlzellen zahlreiche, hell leuchtende, mittelgroße Einschlüsse. Wahrscheinlich handelt es sich um Stärkekörner, nicht um Öltröpfchen. Auf Grund gewisser mikrochemischer Reaktionen an Rindenpräparaten rezenter Kiefern ist es naheliegend, anzunehmen, daß die während des Succinose-Prozesses eintretende Volumenvergrößerung der Rindenstrahlzellen ursächlich mit der Umwandlung dieser Stärkekörner in lösliche oder emulgierte Stoffe verbunden ist. Denn in verharzten Rindenstrahlzellen fehlen die geformten Einschlüsse. —

Eine genaue Durchmusterung zahlreicher Aufnahmen der ergiebigsten Präparate läßt keine auffällige Vermehrung der Zahl der mehrschichtigen Rindenstrahlen erkennen. Im Vergleich zu den einfachen Rindenstrahlen bleibt ihre Zahl immer niedrig. Allerdings ist im Zustand der Succinose in den meisten Fällen ihre außerordentlich gebauchte Form festzustellen. Nur selten finden sich solche mehrschichtigen Rindenstrahlen, welche den zellulären Aufbau dieser in starker Succinose



befindlichen Strahlen wiedergeben. Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß der Harzbildungsprozeß i. a. nicht in den Kambiumzellen mit einer vermehrten Anlage mehrschichtiger Rindenstrahlen beginnt, wie man erwarten könnte; die erhöhte Harzproduktion erfolgt vielmehr in beachtlichem Maße im Plasma der Zellen der einschichtigen Rindenstrahlen. Allerdings bleibt noch die Frage offen, ob die so überaus große Anzahl dieser Strahlen, zwischen denen oft nur noch einige wenige Siebzellen liegen, ein Ausdruck der physiologisch-anatomischen Reaktion auf einen Wundreiz darstellt. Auch in der Figur 3, Tafel 15, treten die Siebzellen als nur sehr schmale Schläuche sehr zurück und sind in Anlehnung an die aufgebauchten Rindenstrahlen geschlängelt. Aus der Großzahl hoher Rindenstrahlen zu schließen, liegt die Safthaut eines alten Stammstückes vor.

In derselben Richtung liegt noch eine weitere Beobachtung. Auch die mehrschichtigen, harzenden Rindenstrahlen mit zentralem Harzgang sind noch von einer sekundären Abänderung ihres zellulären Aufbaus betroffen: In ihrem Mittelfelde tritt gar nicht so selten eine starke Vermehrung der Anzahl der Parenchymzellen derart ein, daß unter Beibehaltung der Einschichtigkeit der Strahlenenden die Parenchymzellen der Mitte eine sehr starke, 5—6 Zellen umfassende Ausbauchung bilden. Dieses Gebiet kann das 3—4fache des Normalen erreichen. Also auch hier liegt derselbe Funktionswechsel vor: Die Parenchymzellen der Rindenstrahlen vermögen, ohne an die Entwicklung eines spezifischen Harzkanals gebunden zu sein, zur Harzbildung überzugehen. — Die Figur 5, Tafel 16, zeigt die gehäufte Umwandlung der Rindenstrahlen in Harzungsorgane, ohne daß es in ihrer Mitte zur Ausbildung der für die mehrschichtigen Strahlen primär charakteristischen zentralen Harzgänge gekommen ist. Alle Zellen — einschließlich der an den Strahlenenden — sind unter kugelig oder elliptischer Verformung zu Riesenzellen angeschwollen, lösen sich immer mehr aus ihrem ursprünglichen Gewebeverbande, schwimmen in dem von ihnen selbst ausgeschiedenen Harz und der starke Harzungsdruck preßt die umgebenden Siebzellen zu strukturlosen Bändern zusammen. Daß zugleich die ursprünglich relativ starken Zellmembranen dünner werden und damit die Zellen das Wesen von Sekretzellen immer mehr annehmen, ist wohl verständlich.

#### 4. Das großzellige Parenchym vom Typ des Sekretionsgewebes aus Kambiumnähe

Die Figur 4, Tafel 16, scheint auf den ersten Blick in unmittelbarem Zusammenhang mit der vorangegangenen zu stehen. Man könnte zunächst sehr wohl annehmen, daß es sich auch hier, wie in vielen ähnlichen Fällen, um Schwemmgut von Parenchymzellen aus stark der Succinose unterliegenden Rindenstrahlen handele. Aber in diesem Präparat liegen doch andere Zusammenhänge vor. Direkte mikroskopische Beobachtungen und Mikrophotos, die hier nicht wiedergegeben werden konnten, zeigen unter dieser so unregelmäßigen und aufgelockerten Anordnung dünnwandiger, relativ großlumiger Zellen die Tracheiden des allerjüngsten Holzes und die unverkennbaren, sehr schmalen und hohen Markstrahlen. Damit gehört das strittige, lockere Parenchym aus ungefähr kugeligen Elementen, deren Größe aber unter derjenigen der harzenden Rindenstrahlzellen bleibt, der eigentlichen Kambiumzone an! Diese erscheint in der so abnormen Ausbildung eines für diese Stelle ganz überraschend großzelligen Parenchyms und erstreckt sich in tangentialer Richtung bemerkenswert weit. Seine Elemente zeigen im Präparat in anderen, größeren Zell-

gruppen gemeinsame, ebenflächige Wände, ursprüngliche Teilungsmembranen, als einen letzten Hinweis auf ihre mit den kugeligen Zellen geschwisterliche Herkunft.

Die Dilatation der Zellen ist verständlicherweise vornehmlich nach der Seite des geringsten Widerstandes in tangentialer Richtung erfolgt. Die dünnen Zellhäute weisen auf den Charakter von Sekretzellen hin, und es darf angenommen werden, daß das hellbraune Harz, in dem die Zellen schwimmen, von ihnen selbst vor der Auflösung des ursprünglichen Gewebeverbandes ausgeschieden wurde. Der Zellinhalt ist verschieden braun getönt und zeigt auch manchmal geformte Elemente und erstarrte Fließstrukturen. Nicht selten finden sich auch Zellen im Zustand des Kollabierens.

Dies kambiales Parenchym-Gewebe ist in seinem histologischen Bilde anders als das kleinzellige Wundparenchym (s. S. 77), das seinen Bildungsherd in den jugendlichen Kettenparenchymzellen-Lagen (der Rindenzone I) besitzt und experimentell nachweisbar auf Wundreiz entsteht. Die verschieden tiefbraune Färbung der Zellen des Wucherungsgewebes, die allerdings nicht häufige, tropfige Plasma-Degeneration und die stellenweise noch charakteristische Lagerung im ursprünglichen Zellverband lassen mit gutem Grund vermuten, daß es sich bei der Entstehung des Parenchyms der Figur 4, Tafel 16, um eine Bildung der kambialen Anlage von Kettenparenchymzellen handelt. Damit wäre trotz der anfänglich so different erscheinenden anomalen Gewebebildung letztlich doch die gemeinsame Wurzel gefunden, aus der großzelliges Sekretions- und kleinzelliges Wundgewebe entstehen: jugendliche Kettenparenchymzellen. Das leuchtet auch durchaus ein, wenn man bedenkt, daß selbst in vorgeschrittenem Alter gewisse Kettenparenchymzellen-Lagen als Korkkambium (Phellogen) wieder embryonal werden können. Dagegen ist den bereits bei ihrer Anlage funktionell spezifizierten Siebzellen eine Rückentwicklung in den meristematischen Zustand verwehrt. Gemäß dieser Erkenntnis sind außer den eigentlichen, schon primär in der Anlage als Sekretzellen determinierten innersten Zellen der eigentlichen Harzgänge auch alle anderen Parenchymzellen der sekundären Rinde imstande, die Funktion der Harzbildung zu übernehmen. Mengenmäßig fallen in dieser Hinsicht aber die normalen Kettenparenchymzellen-Lagen wegen ihrer geringen Mächtigkeit im Vergleich zu den Parenchymzellen der Rindenstrahlen wenig ins Gewicht. Der Chemismus in den Rindenstrahlzellen und den Kettenparenchymzellen ist vielleicht auf Grund des unterschiedlichen Gerbstoffgehaltes nicht ganz der gleiche. Oder ermöglicht nur der im Plasma der Kettenparenchymzellen gelöste, braune Farbstoff ein besseres Sichtbarwerden der entstehenden Öltröpfchen? An dieser Stelle müssen experimentelle Untersuchungen an rezenten Föhren weiterführen. Sie sind bereits seit längerem im Gange, haben aber bislang wegen der immer wieder auftretenden neuen Schwierigkeiten, die im Harzcharakter der entstehenden Stoffe liegen, noch zu keinem abschließenden Ergebnis geführt. — Aber es besteht noch die Möglichkeit einer anderen Deutung des Bildes, des eigenartigen großzelligen Parenchyms der Figur 4, Tafel 16: Es könnte sich um das eigentliche Sekretionsgewebe eines ausgedehnten Harzungsfeldes des Holzes im jüngsten Stadium handeln. Dafür würde die unmittelbare Unterlagerung dieses Parenchyms durch Tracheiden sprechen. Eine Entscheidung dieser Frage ist leider auch bei gründlichster Durchforschung des ausgedehnten Originalpräparates nicht möglich. Es kann aber als sicher gelten: Dieses Sezernierungsgewebe gehört in die allernächste Nachbarschaft der Kambialzone. Seine Bildung ist also bereits hier determiniert und ist nicht erst aus einer älteren Kettenparenchymzellen-Lage erfolgt. —

Die Figur 6, Tafel 15, stammt von einem Tangentialfilm durch eine jugendliche Kettenparenchymzellen-Lage der Rindenzone I. Die einzelnen Bezirke über-

raschend gut erhaltener, in ihrer tangentialen Ausdehnung noch unverändert prismatischen Zellen dokumentieren die kambiumnahe Zone. In ihr ist jedoch in anderen Feldern des Films auf sekundärer Lagerstätte Verwitterung erfolgt, wie große, gewebe-frei gewordene Gebiete und die Ausscheidung riesiger Schwefelkies-Sphärite (schwarz) erkennen lassen. Aber die intakt gebliebenen Gewebeteile zeigen in überzeugender Eindringlichkeit die auf Seite 76 an Radialschnitten geschilderten Erscheinungen der Plasma-Degeneration in Form der Öltropfenbildung und ihres Zusammenfließens zu großen, unregelmäßigen „Fenstern“. Dieser, hier in jugendlichen Kettenparenchymzellen herrlich fixierte Prozeß der Vakuolisierung ist ganz gewiß verschieden von der durch Alterungsvorgänge bedingten Plasma-Zersetzung, die zur Bildung kleiner oder großer brauner Kugeln oder Fladen des Plasma-Koagulates geführt hat (s. Fig. 1, Taf. 14). —

In Figur 2, Tafel 15, geht der Schnitt genau tangential durch eine Lage sehr jugendlicher Kettenparenchymzellen im Bereich der jüngsten Rindenzone. Das braun gefärbte Plasma zeigt an mehreren Stellen deutlich Plasmolyse an den Querwänden und darüber hinaus eine ganz ungewöhnliche dunkle Punktierung, die sich bei stärkerer Vergrößerung als eine Gasblasenbildung erweist. Es ist eine andere charakteristische Art der Plasma-Zersetzung. Sie liegt aber nicht in der Richtung der Kristallbildung, denn es konnte nirgends ein Calciumoxalat-Kristall beobachtet werden. Sie steht vielmehr mit dem Harzungsprozeß in Verbindung. Der sonst streng achsiale Verlauf der Kettenparenchymzellen-Lagen ist offenkundig durch Harzungsdruck gestört. An welche Stelle der physiologischen Entwicklungsreihe der harzigen Degeneration des Kettenparenchymzellen-Plasmas diese Stufe einzuordnen ist, ist zur Zeit noch nicht zu entscheiden.

## 5. Verkiente Rinde

Bei Betrachtung dieser nach der sicheren Deutbarkeit ausgewählten Abbildungen besteht für den Leser die Gefahr, einen falschen, nämlich einen viel zu günstigen Eindruck von dem Erhaltungszustand der Gewebe zu bekommen. Um dem wenigstens in einer gewissen Grenze entgegenzuwirken, sei noch Figur 3, Tafel 21, vorgelegt, die zugleich für eine Großzahl von Präparaten spricht. Diese waren zwar zunächst wegen ihrer Häufigkeit begrüßt, wegen ihrer schweren Deutbarkeit aber dann bald wenig geschätzt. Nur vereinzelte, kleine Stellen der oft sehr ausgedehnten Gewebefelder ließen die topographische Einordnung und das Ansprechen als verkiente und später noch mineralisierte Rinde zu. Die rotbraunen Bänder sehr schmaler Zellen sind zusammengepreßte Siebzellenpakete. Sie erscheinen an manchen Stellen fast schwarz, denn die spätere  $\text{FeS}_2$ -Ausscheidung im Faulschlamm folgte vornehmlich dem Laufe der Siebzellen und berührte nicht die intakten Bernsteinadern der früheren Rindenstrahlen. Nur durch den Umstand, daß sich in manchen Gebieten kleine, isolierte Einzelkristalle gebildet haben, ist die Deutung des Schnittes einwandfrei. Die Verbiegung der Siebzellenpakete wurde seinerzeit durch einen sehr starken Harzungsdruck aller Rindenstrahlen bedingt. Von ihnen sind jetzt im tangentialen Schnitt nur die von gelbem Harz erfüllten Räume als i. a. nicht sehr hohe aber breite, meist beiderseits zugespitzte Ellipse geblieben. Sie kontrastieren zu den fast schwarzen, meist strukturlosen Bändern der zusammengedrückten Siebzellenpakete und zeigen, daß in diesem Endzustand der Succinose kein Rindenstrahl der Verharzung entgangen ist. So wird auch ein solches, zuerst nicht sicher lesbares Präparat nunmehr sowohl zu einem Dokument für die Verkientung der lebenden Rinde wie für den Erhaltungszustand der Inkluse. —

## 6. Die lebende Rinde einer zweiten, gutwüchsigen Kiefernart?

Das Kapitel der lebenden Rinde kann nicht abgeschlossen werden, ohne nicht noch in Figur 6, Tafel 16, einen Film vorzuzeigen, der einen weiteren Hinweis auf die Möglichkeit einer zweiten *Pinus*-Art (oder Modifikation) in den Bernsteinwäldern darstellt. Es wäre ein Fund, der sich sehr gut in das Bild von einem Holze mit ausnahmsweise weiten Jahresringen und mächtigen Siebzellenpaketen einordnete. Die am linken Bildrand relativ gut erhaltenen Siebzellen mit ihren Tüpfelfeldern erscheinen zwar auf den ersten Blick bereits großlumiger als sonst. Aber beim Vergleich mit den Siebzellendurchmessern anderer Objekte unter Berücksichtigung der Vergrößerungen ist ein sicherer Beweis für die Richtigkeit des Augenscheins doch nicht zu erbringen. Vielmehr bestätigen Messungen auch an anderen Stellen des Präparats die bereits früher festgehaltene Tatsache, daß artspezifische Siebzellen-Weiten nicht bestehen. Der Siebzellen-Durchmesser in der Gattung *Pinus* unterliegt nur bemerkenswert geringen Schwankungen.

Aber in augenfälliger Weise tritt ein Unterschied gegenüber der Mehrzahl der Rindenfunde bei den Kettenparenchymzellen hervor. In der Bildmitte und am rechten Bildrand sind diese Zellen — auch wenn ihre tangentiale Schnittrichtung besonders hervorgehoben wird — gut doppelt so breit wie normal. So ergibt sich die bedeutungsvolle Folgerung: Es ist nicht nur möglich, sondern in Verbindung mit den bisher untersuchten Ausnahmefunden sehr wahrscheinlich, daß dieses Objekt einer frohwüchsigen, vielleicht einer tropisch-subtropischen Föhrenspezies eines feuchtwarmen, jedenfalls nicht ariden Klimas zugehört. Aber ehe dieser Schluß endgültig gezogen werden kann, muß noch die Frage geklärt werden, ob nicht in der Figur ein Schnitt durch die Rindenzone III vorliegt. Hier müßte mit beachtlicher Dilatation der Kettenparenchymzellen gerechnet werden. Gewiß wird dieser Einwand durch die Feststellung unterstützt, daß der Film in der Tat aus der Nähe der ersten Korklamelle stammt (im Bildausschnitt nicht mehr erfaßt). Aber trotzdem ist die Art der Großzelligkeit der Kettenparenchymzellen und der Rindenstrahlzellen kein Kennzeichen der allgemeinen Dilatation in Rindenzone III, denn die Kettenparenchymzellen liegen ohne jede gegenseitige Verlagerung genau übereinander, haben ihre primäre prismatische Gestalt und zeigen keinerlei Merkmal für eine auch nur beginnende tonnenförmige Vorwölbung. Dies alles bestärkt die Erklärung des Befundes im Sinne des Vorliegens einer zweiten Kiefernart. Sie wird auch nicht durch die Nachbarschaft der ersten Korklamelle geschwächt. Diese kann, wie bereits früher entwickelt wurde, auf Grund eines Wundreizes im Rindengewebe sehr weit vorverlegt worden sein (s. Seite 69).

Noch bedeutsamer wird diese Beobachtung, wenn berücksichtigt wird, daß die Inkluse einem spröden Stück Bernstein, dem Gedanit, entstammt. Damit lebt die alte Streitfrage wieder auf: Ist dieser Gedanit eine besondere Abart des Bernsteins? Darüber soll in einem Sonderkapitel (S. 110) berichtet werden.

## 7. Zusammenfassung (Kap. III, D)

Die frische Schichtfuge der Zwiebäcke liefert sehr zahlreiche, zum Teil besonders gut erhaltene Tangentialschnitte durch die lebende Rinde. Sie bestätigen das durch Quer- und Radialschnitt gezeichnete Gewebebild, ergeben darüber hinaus aber noch einen vorzüglichen Einblick in den Succinose-Prozeß durch den Umstand, daß das

hauptsächlich harzende Gewebe durch sein eigenes Sekret in mustergültiger Weise lebend fixiert worden ist.

Dadurch konnten folgende anatomische und physiologische Beobachtungen sichergestellt und in ihrem Zusammenhang erklärt werden:

#### Die Rindenstrahlen:

1. Im stark harzenden Rindengewebe ist die Zahl der mehrschichtigen Rindenstrahlen im Verhältnis zu den einfachen (einschichtigen) kaum verändert.
2. Die mehrschichtigen, harzenden Rindenstrahlen bauchen sich auch durch Vermehrung der Zahl der mittleren Parenchymzellen gegenüber dem Normalzustand stark aus.
3. Einfache Rindenstrahlen finden sich, deren mittlerer Teil, ohne einen Harzkanal zu entwickeln, aus mehreren nebeneinanderliegenden stark harzenden Zellen besteht.
4. Auch die einschichtig gebliebenen Rindenstrahlen bauchen sich durch starke Anschwellung mancher oder aller ihrer Parenchymzellen unregelmäßig weit aus. Diese oft braun gefärbten Zellen füllen sich unter starker Erhöhung des Binnendrucks mit Harzöl, in dem man noch manchmal Fließstrukturen erblicken kann.
5. Die Gesamtheit dieser bauchigen, zusätzlich harzenden Rindenstrahlen bestimmt nicht nur das histologische Bild, sondern gewiß auch die Menge des ausfließenden Harzes. Dieses führt zur Verdrängung der nicht harzenden Elemente der Rinde (besonders der Siebzellen) und zu ihrer Lossprengung aus dem Gewebeverband.
6. Das Harzungsproblem in der lebenden Rinde stellt sich nach den bisherigen Untersuchungen folgendermaßen dar:
  - a) Der eigentliche Harzbildungsprozeß innerhalb der zu Sekretzellen gewordenen Parenchymzellen beider Arten von Rindenstrahlen ist eine Reduktion löslicher Kohlehydrate.
  - b) Die Ausscheidung des dünnflüssigen Harzöls erfolgt als Diffusion durch die feinen Zellhäute in das ausgedehnte Interzellulärsystem.
  - c) Damit wird durch Verhinderung des normalen Gasaustausches der Stoffwechsel in den jetzt zu Sekretzellen gewordenen Parenchymzellen noch mehr in anaerobe Richtung gedrängt: Sauerstoffmangel begünstigt bzw. ermöglicht erst die Reduktionsprozesse, zu denen die Terpenbildung gehört.
  - d) So steigert sich die Harzbildung selbst („autokatalytisch“) immer mehr und wird zu einem typisch anomalen physiologischen Prozeß.
  - e) Der zunehmende Harzungsdruck führt zur Lockerung und dann zur Lösung des Gewebeverbandes.
  - f) Ist die Möglichkeit eines freien Harz a u s flusses gegeben, so folgt ein Ausschweben der Zellen aus dem Raum der Rindenstrahlen durch das von ihnen selbst erzeugte Sekret—Exkret. (Zu diesem Punkte wird die Untersuchung der toten Borke noch Beobachtungen beisteuern.)

#### Die Kettenparenchymzellen:

1. In der kambiumnahen Region der lebenden Rinde können Felder von Kettenparenchymzellen mit den deutlichsten Bildern der öligen Plasma-Degeneration (ergänzend und bestätigend zum Radialschnitt) beobachtet werden. Es wird eine schaumige Vakuolisierung vorgetäuscht. Diese Zellen geben einen ganz anderen

Vorgang als den des normalen Alterns mit seinem tropfig-fladigen Zerfall des braungefärbten Plasmas wieder.

2. Gerade die Gegenwart des braunen, im Plasma gelösten Farbstoffes — der den Gerbstoffen nahesteht — in den Kettenparenchymzellen macht den sonst schwer erkennbaren Ablauf der Harzbildung hier sichtbar. Im Grunde genommen wird aber der *innere* Succinose-Prozeß nicht viel anders auch in den benachbarten Rindenstrahlzellen vor sich gehen, wo er jedoch wegen des fehlenden Farbindikators nicht zu verfolgen ist.
3. Es gibt aber auch große Kettenparenchymzellen-Felder in Kambiumnähe, in denen das Plasma von kleinsten Gasblasen durch und durch zersetzt ist. Ein Zusammenhang mit dem in öligler Entartung begriffenem Plasma benachbarter Zellen konnte noch nicht ermittelt werden.
4. Dem jüngsten Holz unmittelbar anliegend folgt nicht selten eine zu einem großzelligen Sekretparenchym ausgeartete embryonale Zone, deren Zugehörigkeit zur Rindenzone I oder zu einem bereits zum Holz zu rechnenden embryonalen Harzungsfeld nicht entschieden werden konnte.
5. Diese Gewebereaktion des Kambiums ist grundsätzlich anders als die in unmittelbarer Wundnähe, wo das gleiche meristematische Gewebe mit der Bildung eines *klein* zelligen Wundparenchyms antwortet.

#### Die Kristallzellen:

1. In den tangentialen Bändern der Kettenparenchymzellen-Lagen sind häufig reihenweise übereinanderliegende Kristallbehälter eingestreut. Besser als im Radialschnitt läßt sich hier im Tangentialschnitt die Gestalt der Kristalle erkennen, da die tangentielle Breite der Zellen wie der Kristalle größer als die radiale ist.
2. Entgegen den entsprechenden Kristallen im homologen Gewebe der rezenten Kiefern geben die Kristalle der Bernsteinföhren im polarisierten Lichte unter gekreuzten Nicols nicht die Farbspiele des Dichroismus'. Dieser Ausfall der Reaktion wird mit einer depolarisierenden Wirkung der drei amorphen Einbettungsmittel erklärt (Bernsteinharz, Filmlack und Kanadabalsam).

## IV. Die tote Borke

### A. Borkenfunde im Brack

Ein sehr viel größerer (und in seiner Vielfältigkeit der interessanteste) Teil des Bracks führt mehr oder weniger große Borkenschuppen und -splitter. Sehr oft handelt es sich um Handstücke, die deutlich aus zwei verschiedenen Bernsteinarten bestehen. Der den Einschluß nach außen überlagernde Teil ist oft eine Schlaube. Eine solche ist charakterisiert durch mehrere über- und nebeneinander geflossene, im Freien erstarrte Harzergüsse. Nicht selten ist diese Decke schier klar. Der unter der Inkluse lagernde Teil dagegen ist meist dicht, bankig, in der Regel auch viel mächtiger, meistens flomig oder gar knochig, nur in den seltensten Fällen klar. Aus diesen Betrachtungen und der mikroskopischen Beobachtung dieser Inklusen ergibt sich der Schluß:

Die Hauptmenge des Harzes hat sich als Keil zwischen das bereits tote Gewebe der Borke und das der noch lebenden Rinde ergossen und damit eine ganz erhebliche Sprengwirkung bedingt. Ausgedehnte Untersuchungen der lebenden Rinde rezenter *Pinus*-Arten erwiesen immer wieder, daß der in den radial verlaufenden harzenden Rindenstrahlen nach außen drängende Harzstrom an der Grenze zur 1. Korklamelle immer außerordentliche Volumenvergrößerung der Rindenstrahlzellen innerhalb der Rindenzone III hervorruft. Hier wird die Sprengwirkung des Harzflusses augenscheinlich, und es ist unschwer vorzustellen, daß sie beim Vorhandensein sehr zahlreicher harzender Rindenstrahlen zu Gewebezerrissen, zu einer Absprengung von Borkenschuppen und anschließend zum freien Ausfluß des Harzes führte. So erst ist Anlaß zur Schraubenbildung gegeben. — Zahlreich sind jene Stücke, in denen eine dicke, nach außen gewölbte Borkenschuppe ein nicht selten bis faustgroßes Stück dichten Bernsteins teilweise überdeckt. Das häufigste, ganz in eine Schlaube eingebettete Borkenvorkommen zeigt diese starke Krümmung der Inkluse nicht. In Figur 4, Tafel 21, ist die schraubige, tropfige Oberfläche eines solchen Brackstücks und in Figur 5, Tafel 21, der polierte Querschnitt eines entsprechenden Einschlusses zu sehen. Deutlich tritt die Verschiedenheit der beiden Bernsteinarten hervor. Die Blaufärbung des Borkenquerschnitts ist — wie noch entwickelt werden muß — keine Eigenfärbung, sondern beruht auf der optischen Wirkung des Bernsteins und des Untergrundes in Zusammenklang mit der Borkenfarbe.

In manchen Handstücken kann die Art der Inkluse bereits nach dem Anschleifen und Polieren als Borke erkannt werden. Den sicheren Nachweis aber erbringt meist erst der Lackfilm — am besten derjenige der freigelegten tangentialen Oberfläche. Seine Herstellung wird allerdings mit dem (wenigstens teilweisen) Verlust der Inkluse bezahlt.

Um eine Vorstellung von der Art größerer Borkenschuppen-Einschlüsse im allseitig geschliffenen und polierten Brack zu geben, sei noch die Figur 6, Tafel 21, vorgelegt. (Das Objekt befindet sich nunmehr im Besitz von Frau Dr. O. SCHUSTER, Frankfurt/M. Senckenberg-Museum.)

Im dunkelbraunen Mittelteil der Inkluse erfolgte der unregelmäßig tief ins Gewebe eingreifende, gestaffelte, muschelige Bruch beim Loslösen der Borkenschuppe vom Stamm zum Teil im dunkelbraunen Gewebe des Korkparenchyms, zum anderen

Teil in der gleichfarbigen sekundären Rinde. Diese gibt sich aus ihrem Aufbau aus parallel verlaufenden, achsialen Elementen zu erkennen. Nur in kleinen, unregelmäßig begrenzten Feldern von silbergrauer Farbe zerriß der Bruch den Buchtenkork der Korklamelle.

Der obere Teil des Einschlusses ist gleichmäßig silbergrau. Hier zieht sich der sehr großflächige, nur schwach muschelrig gewölbte Bruch ganz durch den Buchtenkork. Der untere freie Anbruch der Inkluse wie auch der bei der Bearbeitung entstandene frische tangentialer Anbruch am unteren, linken Rande des Objektes sind im Original schwarz. Damit wird ganz deutlich, daß die braune Färbung der tangentialen Aufsicht der Vollinkluse keine Eigenfarbe ist, sondern durch den überlagernden Bernstein bedingt wird.

Auf der hier nicht wiedergegebenen Rückseite der Borkenschuppe ist die Bruchfläche auf der ganzen Erstreckung von mehr als 10 Quadratcentimetern heller braun, fast ebenflächig begrenzt und achsial längsstrukturiert. Der Bruch ist also hier vollkommen durch sekundäre, nicht durch Korklamellen zerlegte Rinde (Rindenzone III) gegangen.

Das zweifelsfreie Erkennen des Wesens der Felderung der Borkenstücke gelingt nur in den seltensten Fällen unter Auflichtbeleuchtung ohne weiteres. Aber die an sehr reichlichem Material angewandte Lackfilmmethode hat es nunmehr ermöglicht — allerdings unter Aufopferung der zur Erstuntersuchung dienenden Objekte — auch an intakt bleibenden Inklusen die verschiedenen Gewebepartien zu unterscheiden.

In einem zweiten, für eine bildliche Wiedergabe nicht geeigneten Objekt handelt es sich um drei windschief zueinanderliegende Einschlüsse, von denen der eine eine dicke Borkenschuppe, die beiden anderen aber stellenweise sehr dünne, ausgedehnte Korkhäutchen mit freiem Anbruch an den plangeschliffenen Begrenzungsflächen des Handstücks darstellen. Ganz offensichtlich hat ein druckgewaltiger Harzstrom an Ort und Stelle den ursprünglichen Gewebeverband der Borke so zerrissen, daß drei getrenntliegende, allseitig von Harz umflossene Inklusen entstanden sind. Sie sind nicht auf einen noch fängigen Harzfluß aufgeweht worden. Die durch das Schleifen des Objektes freigelegten Austrittsstellen und ein großer, tangential verlaufender Aufbruch der dicken Borkenschuppe am Rande des Objektes zeigen die Eigenfarbe des Gewebes: dunkelbraun, fast schwarz. Die Vollinkluse hat dagegen in Abhängigkeit von der Dicke der überlagernden Bernsteinschicht scheinbar hellere Farbe. Das hauchdünne Korkhäutchen ist am Rande in Schollen zerlegt und entstammt einer Korklamelle, von der es durch tangentialer Aufblätterung losgelöst worden ist. Es entspricht auch (von der Farbe abgesehen) ganz den Korkhäuten junger Zweige rezenter Kiefern, zum Beispiel derer von *Pinus silvestris* L. und *Pinus canariensis* L. —

Bei unmittelbarer mikroskopischer Beobachtung der Gesamtinkluse läßt sich am Rande des Korkhäutchens die für die Gattung *Pinus* charakteristische Korklamelle in tangentialer Aufsicht in Gestalt des Buchtenkorks, des Phelloids, erkennen, wie es v. HOEHNEL (1877) bezeichnete (Fig. 3, Taf. 1). Die relative Unschärfe des Auflichtbildes erklärt sich zum Teil aus der Dicke des Häutchens, zum Teil aus der Stärke des auf und unter ihm liegenden Harzes und aus den Lichtbrechungs- und Lichtbeugungserscheinungen an den Grenzflächen zwischen Gewebe und Harz sowie innerhalb des pflanzlichen Gewebes selbst. Daher scheint es geraten, von einer genaueren Besprechung der Korklamelle an dieser Stelle noch Abstand zu nehmen und sie auf später zu verschieben, wenn die Tangentialfilme der Borkenschuppe klarere Bilder ergeben (s. zum Beispiel Fig. 1 u. 2, Taf. 19). Ein Vergleich dieser Figuren mit der Auflichtaufnahme zeigt aufs deutlichste die Überlegenheit des Bildes der durch den Lackfilm gewonnenen Präparate. Hier sei bereits folgendes hervorgehoben:



Vor allem im Mittelfelde der Figur 3, Tafel 1, ist die starke Verzahnung der Membranen deutlich und dazu die kugelförmige Gestalt der großen Zellkerne zu erkennen. Damit wird diese Schicht des Korks ganz offenbar als noch jugendlich — also dem Phellogen naheliegend — ausgewiesen. Wie Kontrolluntersuchungen an rezenten *Pinus*-Arten ergeben haben, wird die Verzahnung bereits in den jugendlichen Buchtenkorkzellen angelegt. Sie ist keine nachträgliche Differenzierungserscheinung. Zudem ist sie auf die Mitte der radialen Zellwände beschränkt und fehlt der Basis- und Deckennähe. Es soll noch hervorgehoben werden, daß der Begriff „Phelloid“ auf die Tatsache Bezug nimmt, daß es v. HOEHNEL mit Hilfe der Phloroglucin-Reaktion an rezenten Kiefern gelang, zusätzliche Verholzung der verkorkten, verzahnten Zellen nachzuweisen. Auch an den vorliegenden Buchtenkorkzellen der Bernsteinkiefern bleibt diese Reaktion wenigstens stellenweise dort nicht aus, wo eine Zellwand-Imbibition mit Harz fehlt und damit das Reagens anzugreifen vermag. Wie zu erwarten, hat der spezifische Fossilierungsprozeß im Bernstein die Verholzung der Phelloid-Membranen nicht geändert. Was die Namengebung dieses Gewebes anbetrifft, erscheint es angebracht, bei einer anatomischen Betrachtung, wie sie im vorliegenden Fall zunächst nur durchgeführt werden kann, statt eines mikrochemisch-physiologischen Begriffes einen rein anatomischen zu gebrauchen. Daher wird vorgeschlagen, „Buchtenkork“ an Stelle von „Phelloid“ zu setzen. Die räumliche Gestaltung dieser Korkzellen — das wesentlichste Merkmal — konnte nur im Studium jetztzeitlicher *Pinus*-Arten klargestellt werden und wird am besten mit dieser Bezeichnung getroffen. Die Begriffe „Phelloid“ und „Buchtenkork“ geben zwei verschiedene, jeweils ganz charakteristische Kennzeichnungen der Zellen dieser Korkhäutchen wieder und können entsprechend der Betrachtungsweise stellvertretend gebraucht werden.

Die eigentliche Borkenschuppe des vorliegenden Objekts ist an ihrer dicksten Stelle ca. 4 mm stark und besteht aus mehreren Lagen von Korklamellen, die ihrerseits aus Buchtenkorkhäutchen und dazwischenliegenden Korkparenchymlagen aufgebaut sind. Zudem werden diese Korklamellen stellenweise durch im Korkparenchym eingeschaltete Harzbänke voneinander getrennt. Am Aufbau stärkerer Borkenschuppen sind außerdem noch Teile der sekundären Rinde beteiligt.

Zwischen dem einen Korkhäutchen und der dicken Borkenschuppe liegt ein ungefähr 2 mm starkes, im freien Anbruch gleichfalls fast schwarzes Stück Borke, das in der Längsrichtung deutlich gestreckte Zellelemente erkennen läßt. Den größten Teil der Inkluse stellt aber ein feines Korkhäutchen dar. Demnach gehört nur die freie Oberflächenschicht dem eigentlichen Kork, das übrige Gewebe der ursprünglichen sekundären Rinde an. Bezeichnend ist auch die Zweifarbigkeit der Oberfläche: Neben dem großen, schokoladenfarbenen Teil befindet sich ein kleineres Feld von silbergrauer Tönung. Diese Erscheinung des felderweisen Farbunterschieds findet sich an frisch freigelegten Borkenoberflächen rezenter Kiefern ebenso wie die charakteristisch bogige seitliche Begrenzung der abblätternden Korklamellen. Die silbergrauen Felder des tangentialen Korkanbruchs entstehen, wenn der steinharte Buchtenkork streckenweise innerhalb seiner oft vielen Zellagen aufgebrochen ist. Der regelmäßige Luftgehalt der toten Buchtenkorkzellen bewirkt durch Totalreflexion des Lichts die silbergraue Färbung. Verläuft der Bruch aber durch das lockere Korkparenchym, so ist die Farbe der Borke braun. Über den Mechanismus der Loslösung der Korkhäutchen und den Aufbau des Trennungsgewebes soll später genauer berichtet werden.

Als ein sehr wesentliches Ergebnis dieser Beobachtungen muß festgehalten werden, daß der histologische Bau der Borken-Vollinklusen nicht durch exogene postmortale Prozesse beeinflusst worden ist. Insbesondere ist die Schwarzfärbung keinesfalls in Verbindung mit einer Kohlung durch Brandwirkung zu bringen.

Nirgends zeigte sich auch nur eine Spur eines solchen Prozesses. Die noch von CONWENTZ (1890) ausgesprochene Annahme von großen Waldbränden in der Bernsteinzeit, hervorgerufen durch Blitzschlag, mag wohl von der Schwarzfärbung mancher Brackinkluden ihren Ausgang genommen haben, entbehrt aber jeder genauen Beobachtungsunterlage. Trotzdem bleibt jedoch die Frage nach der primären Eigenfarbe der Borke noch immer offen. Denn sehr wohl kann die Schwarzbräunfärbung auf einen endogenen Inkohlungsprozeß zurückzuführen sein. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei der Untersuchung freipräparierter, dickerer Borkenstücke neben der Hauptmasse tief dunkelbrauner, fast schwarzer Teile auch größere von hellbrauner Farbe freigelegt werden können. Leider war bislang eine exakte Identifizierung dieses hellbraunen Gewebes noch nicht möglich.

Unter den dem Verfasser bislang zur Untersuchung zugänglich gewordenen rezenten *Pinus*-Arten fand sich noch keine mit so ausgesprochen braunschwarzer Borkenfarbe. Selbst bei *Pinus nigra* ARNOLD, die ihren Namen von der Farbe ihrer Borke erhielt, ist diese nur schwarz-grau, felderweise silbergrau, nicht eindeutig braunschwarz. —

Bei einem dritten, dem letzten hier zu besprechenden Objekt von mehr als 20 cm<sup>2</sup> Oberfläche handelt es sich ausschließlich um eine sehr dünne, dunkelbraune, fast schwarze, unregelmäßig verbogene und durch große Löcher gekennzeichnete Korklamelle. Die Begrenzung des ganzen Einschlusses wie die der Löcher ist unregelmäßig bogig, eingerissen, und auch an den freien Anbruchs- und Anschliffstellen tritt die Zartheit der Korklamellen überzeugend in Erscheinung. Von den freien Anbrüchen aus sind die Agentien der Verwitterung eingedrungen (bei der Lagerung des Stückes im Waldboden der primären Lagerstätte oder während des Transportes zur späteren Lagerstätte der Blauen Erde, im großen und in die Tiefe reichend vielleicht erst hier). Dabei ist oft das pflanzliche Gewebe stellenweise vollkommen oder bis auf geringe Reste vernichtet worden, und der im entstandenen Spalt freigelegte Bernstein ist oberflächlich mit den charakteristischen Rissen in der über orangerot bis rotbraun verfärbten Oberfläche durchzogen<sup>8)</sup>. Auf der Rückseite des Stückes ist die Natur der Inkluse schwer zu erkennen; denn große Felder weißflomigen Steins bzw. die orangerote Verwitterungskruste an den Rändern stören die Beobachtung sehr. —

Diese wenigen Beschreibungen einiger typischer Borkeneinschlüsse vermögen nicht mehr als einen ersten Eindruck vom Wesen dieser Inkluden zu geben. Die Mannigfaltigkeit der Schuppenformen und die Variationsbreite der jeweils vorliegenden Bernsteinsorte ergeben unerschöpfliche Kombinationen, so daß jedes Stück für sich auch ästhetisch etwas Einmaliges ist.

## B. Quer- und Radialschnitte durch Borke

Im abschließenden Kapitel über die Anatomie von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. soll nunmehr die Borke, der charakteristische und zugleich hauptsächliche Anteil des Bracks, beschrieben werden. Auch die sorgfältigst mit der Lackfilmmethode hergestellten und ausgewählten Quer- und Radialschnitte erbringen unmittelbar nicht

<sup>8)</sup> Von G. KIRCHNER (1950) werden diese eigenartigen, rotbraunen, oft in einer Unzahl sehr kleiner, silberner Lichtflecke brillierenden Gebilde in phantasievoller Weise als tierische, marine Einschlüsse gedeutet und mit nicht weniger originellen Namen belegt. In einer an anderem Orte erscheinenden Abhandlung soll genau dargetan werden, daß es sich bei diesen Stücken um Borken- und Korkeinschlüsse und ihre Verwitterungsprodukte handelt. KIRCHNER'S Ansichten beruhen nur auf Analogieschlüssen.

neue histologische Tatsachen, welche eine systematische oder physiologische Sonderstellung der Bernsteinkiefern innerhalb der Gattung *Pinus* rechtfertigen könnten. Vielmehr sind gerade diese Gewebebilder nur gelegentlich und dann auch nur in kleinen Feldern zu deuten und ergeben keine wesentlichen Unterschiede gegenüber rezenten Arten. Die Unterschiede der physikalischen Eigenschaften zwischen dichten und lockeren, sehr lückigen Gewebelagen sind so groß, daß Filme auf größere Erstreckung kaum zu gewinnen sind. In beiden Schnittrichtungen können wohl dünne Zellagen charakteristischer Korklamellen gewonnen werden — sie bauen die dichteste Gewebelage auf —, aber neue Einzelheiten und vor allem größere Zusammenhänge sind nicht zu erschließen. Die anderen Bauelemente der toten Borke waren durch sekundäre Dilatation während der Zugehörigkeit zur Rindenzone III und noch zur 1. Borkenschicht so großlumig geworden — ein besonders hervortretendes Merkmal der Kiefernborke —, daß sie eines gegenseitigen Haltes entbehren und beim Sägen des Bracks i. a. zerkrümeln.

### 1. Die Borke von *Pinus palustris* MILL. als Modell

Es ergibt sich zunächst die Notwendigkeit eines gründlichen Studiums der Borke von rezenten Kiefern. Dieses ist um so dringlicher, als unsere Kenntnisse der Anatomie der Borke noch sehr lückenhaft sind. Die unter systematischen wie physiologischen Gesichtspunkten durchgeführte vergleichende anatomische Untersuchung liefert dann aber die sichere Unterlage für die Deutung der fossilen Gewebebilder. In Figur 2, Tafel 17, liegt ein Querschnitt durch eine noch junge, erste Borkenschuppe von *Pinus palustris* MILL. bei nur geringer Vergrößerung vor.

Die Aufeinanderfolge der verschiedenen Gewebezonen umfaßt von innen (links) nach außen (rechts) (die Numerierung der Rindenzonen schließt auch diejenigen der vorhergehenden lebenden Rinde I—III ein):

- a) am linken Bildrand die Reste der ersten (jüngsten) Korklamelle aus Buchtenkorkzellen (Phelloid).
- b) die schmale Zone des jugendlichen 3. äußeren Korkparenchyms, dessen Zellen im einzelnen im Bilde nicht scharf hervortreten aber dadurch gekennzeichnet sind, daß sie sehr dünnwandig und in radialer Richtung angeordnet sind. Sie sind relativ nicht groß und von ungefähr gleicher prismatischer Gestalt.
- c) Rindenzone IV. Zwischen den meistens noch gut erhaltenen, nicht zusammengepreßten Siebzellenfeldern liegen die riesig dilatierten Kettenparenchymzellen in noch erkennbaren tangentialen Schichten. Ihre Membranen sind verkorkt.
- d) Das sehr breite, meist aus ca. 4 Zellagen aufgebaute 4. innere Korkparenchym besteht (wiederum) aus sehr dünnwandigen, jetzt aber großlumigen, in Radialreihen angeordneten, mit wachsendem Alter auffällig gestreckten Elementen. Sie — wie die Zellen des 4. äußeren Korkparenchyms — treten erst sinnfällig in Erscheinung, wenn das Präparat (z. B. mit Anilinblau) gefärbt wurde. Sonst ist der Aufbau des Korkparenchyms leicht zu übersehen. Es gehört entwicklungs geschichtlich zur 4. Korksicht und ist als 4. inneres Korkparenchym zu bezeichnen. Unter dem Gesichtspunkte der Entstehung betrachtet, müßte eine Borkenschicht von einem Korkkambium bis zum nächsten gerechnet werden. Aus Gründen des mechanischen Gewebezusammenhaltes ist es aber zweckmäßiger, die verschiedenen Zonen vom inneren Korkparenchym bis zum folgenden zusammenzufassen. Eine

Korkschiicht ist eine reine folgermeristematische Bildung und umfaßt jeweils alle von ein und derselben Phellogenschicht erzeugten Gewebeteile. — Eine Borkenschicht wird von einem Phellogen zum nächsten gerechnet und schließt auch Teile der sekundären Rinde, zum Beispiel Siebzellenpakete, ein. Wie das eigentliche Kambium in seiner Tätigkeit eine ausgesprochene Polarität (Bildung von Holz und Rinde) zeigt, so — aber in gewissen Grenzen modifizierbarer Form — arbeitet auch das Korkkambium bipolar. —

In der Mitte des Gesichtsfeldes scheint sich auf den ersten Blick der Aufbau einer zweiten, gleichen Borkenschicht zu wiederholen. Aber bei genauer Betrachtung ist hier doch noch mehr zu unterscheiden:

- Zwischen den beiden 3—4zelligen, schmalen Korkzonen der 2. Korklamelle aus Buchtenkork liegt das dünnwandige Korkkambium.
- Die Zone des 4. äußeren Korkparenchyms ist ungefähr so stark wie die des 3. äußeren Korkparenchyms im Anschluß an die 1. Korklamelle.
- In Rindenzone V sind die ursprünglichen Korkparenchymzellen noch weiter deformiert und die Siebzellenpakete zu meist strukturlosen, dunkelbraunen Bändern verquetscht.
- Auch im 5. inneren Korkparenchym ist starke Dilatation und damit gegenseitige Verschiebung der Parenchymzellen eingetreten, so daß nur noch stellenweise die ursprüngliche Anordnung in radialer Richtung zu sehen ist.

Mit zunehmendem Alter der Korkschiicht treten zunehmend stärkere Druckwirkungen ein, die es immer schwerer machen, den primären Aufbau wiederzuerkennen.

Nach dem rechten Bildrand zu schließt die dritte Korkschiicht an, in der vor allem die zu sehr dichten, strukturlosen Zonen zusammengedrückten, schwarzen Siebzellenpakete auffallen. — Dieser sich im Grunde genommen wiederholende, und doch in gewissen Grenzen sich etwas ändernde Aufbau einer Borkenschuppe aus mehreren Borkenschichten aus Phellogenbildungen und Resten der sekundären Rinde kann selbst bei ein und demselben Untersuchungsobjekt abgewandelt werden. Bei manchen Föhren-Arten erfährt er auch wesentliche Veränderungen, die ihrerseits schon äußerlich erkennbare Borkenbilder bedingen, ihre letzte Ursache aber in einer abweichenden Rhythmik des Korkkambiums haben. Aus der Großzahl der beobachteten Bilder dieser Borkenschuppen sei folgendes Schema (entsprechend der Figur 2, Tafel 17 einer normal entwickelten Borkenschicht) zusammengestellt:

← Innen		1. Borkenschuppe			Außen →
1. Borkenschicht (in der Anlage aus Rindenzone III entstehend)	voll entwickelte 2. Borkenschicht				
	inneres Korkparenchym	Korkkambium erzeugt 1. u. 2. Buchtenkork. Das Ganze bildet eine zweiteilige Korklamelle.	äußeres Korkparenchym	Rindenzone IV besteht aus Kettenparenchymlagen und Siebzellenpaketen.	3. Borkenschicht

Es gibt aber auch Borkenschichten, in denen die Art der Ausbildung des inneren und äußeren Korkparenchyms vertauscht ist. Der normale Aufbau der Borkenschicht

vereinfacht sich an den scheinbaren Verzweigungsstellen des Phellogens und wird abgeändert in Wundnähe. Hierauf kann aber an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden.

Betrachtet man noch einmal die Figur als Ganzes, so fallen die Riesenzellen des jetzt unregelmäßigen Kettenparenchyms und die breiten Bänder des zartwandigen Korkparenchyms auf. Beide geben der Borke die geringe Widerstandsfähigkeit und dafür die leichte Brüchigkeit. Im schroffsten Gegensatz zu diesen Gewebe-Elementen stehen die streckenweise parallel zueinander verlaufenden, schmalen Bänder des steinharten Buchtenkorks.

## 2. Der Querschnitt von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Durch diese mechanische Gegensätzlichkeit erklärt sich eine ganze Reihe von Beobachtungen an der Borke von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

1. Trotz der Großzahl dieser Borken-Brack-Einschlüsse finden sich nur selten solche von „gutem“, das heißt sicher deutbarem Erhaltungszustand. Hat die Inkluse auch nur einen kleinen freien Anbruch besessen, durch den die Verwitterung beginnen konnte, so haben sich bei der leichten Vergänglichkeit der zum Teil zarten Gewebeteile bald sehr große Gewebelücken gebildet, in denen die Verwitterung fortschreiten und die Mineralisierung einsetzen konnte.
2. Nur die widerstandsfähigen, meist nur wenige Zellenlagen starken Lamellen des Buchtenkorks sind gut erhalten geblieben. So ist verständlich, daß gerade diese es waren, welche bei ihrem Auffinden die Vermutung stützten, diese Stücke des Bracks seien Borke.
3. Von diesen Korklamellen abgesehen, sind auf Querschnittsfilmen nur kleine Felder von Siebzellen in Rindenzone IV einwandfrei neben diesen Buchtenkorklamellen zu identifizieren.
4. Daß in Querschnitten die Zonen erst riesig erweiterter und dann deformierter Kettenparenchymzellen nur in den seltensten Fällen und der charakteristische Aufbau des radial gestreckten Korkparenchyms kaum je sicher zu beobachten sind, nimmt nicht wunder.

Aus alle dem ergeben sich die große Schwierigkeit und die nur geringe Möglichkeit, aus Querschnitt- und Radialschnittfilmen der Bernsteinkiefernborke wesentliche Zusammenhänge zu erkennen. Und doch konnten einige Beobachtungen gemacht werden, die der Wiedergabe und Diskussion wert sind. —

In Figur 2, Tafel 16, wird der Querschnitt durch eine Korklamelle vorgelegt. Typisch ist die reihenweise Anordnung der Korkzellen in radialer Richtung mit den verschwommenen Konturen der so verschieden geformten, dunklen Zellinhalte. Es liegen also gewiß nicht einfache, prismatische Zellen vor, sondern es handelt sich — in gleicher Weise wie bei rezenten Kiefern — um Buchtenkorkzellen (Phelloidzellen). Der Zellraum ist mit Plasma-Zerfallsprodukten und Gerbstoffderivaten erfüllt. Dagegen erscheinen die stellenweise in ihrer Dicke wechselnden, steinharten Membranen in der Figur grau, im Original hellbraun. Sie lassen keine weiteren Strukturen erkennen. Am unteren Bildrand schließt sich das großzellige Korkparenchym an. Auf der Gegenseite zeigt ein tangential verlaufender, unregelmäßiger Spalt die Begrenzung des Buchtenkorks in radialer Ausdehnung. Im Material des Bernstein-

bracks wurden bislang erheblich mächtigere Korklamellen nur selten — und dann nur im Spröden! — gefunden. Dagegen gibt es unter den rezenten Föhren mehrere Arten, die mehr als doppelt so dicke Buchtenkorklamellen zur Ausbildung bringen.

Im Brack fanden sich aber nicht selten mächtige Korkschichten von ganz abweichendem Bau: in radialer Richtung wechseln auf sehr weite Erstreckung parallel bzw. synchron verlaufende, nur 1—3 Zellen starke, tief dunkelbraune Lagen von Buchtenkork mit 4—8mal so mächtigen, hellbraunen, regelmäßig aus kleinen Zellen aufgebauten Schichten eines Korkparenchyms ab (SCHUBERT 1953, Fig. 6, Taf. 31). In diesen Fällen muß das Korkkambium eine ungewöhnliche Zellbildungskraft besessen haben. Ob diese wiederum die Folge einer besonders reichlichen Versorgung der ursprünglichen Kettenparenchymzellen-Lagen der Rindenzone III mit Reservestoffen (Stärke) war, ist nicht zu klären, nur zu vermuten. Für diese Stücke würde eine erhöhte Assimilationsleistung auf einen günstigeren Standort und bessere Klimabedingungen hinweisen, als sie sich nach den xylotomischen Befunden ergeben hatten. — Überblickt man die ganze Breite des Untersuchungsmaterials, so ist das zahlen- und gewichtsmäßige Überwiegen der den Brack vornehmlich zusammensetzenden Borken-Inklusen gegenüber den eigentlichen Holzeinschlüssen auffällig. Das ist gewiß kein Zufall, sondern ein beachtenswerter Hinweis auf eine intensive Phellogentätigkeit. Sie hat zur Bildung großflächiger, relativ dichter Borkenschuppen und überaus zahlreicher, hauchdünner Korklamellen geführt, die dank ihrer Härte und Widerstandsfähigkeit für die Fossilierung besonders geeignet waren und darum heute einen sehr großen und gestaltlich mannigfaltigen Anteil der Brack-Inklusen ausmachen. Es kann an dieser Stelle bereits hervorgehoben werden, daß die so starke Borkenbildung ein Charakteristikum der Bernsteinkiefern darstellt.

Die Bilder normaler Borke werden komplizierter und schwerer deutbar, wenn die Korklamellenbildung und Verkorkung eine verharzende Rinde erfaßte. Dann ergriff der Harzbildungsprozeß in der Rinde bereits die Rindenstrahlen, die Zellen wurden ausgebaucht und die Rindenstrahlen durch den Harzungsdruck geschlängelt. Dadurch wurde der primäre Schichtenaufbau der Rinde mehr oder weniger stark gestört. Nur die nicht dem Harzbildungsprozeß verfallenen, meristematisch gebliebenen Kettenparenchymzellen konnten zum Phellogen werden und damit zur Bildung von Korklamellen führen. So verhindert eine starke Harzerzeugung in der lebenden Rinde letztlich physiologisch den Korkbildungsvorgang. Das scheint auf den ersten Blick mit der Tatsache nicht übereinzustimmen, daß der weitaus größte Teil des Bracks alte Borke ist. Dieser Widerspruch klärt sich aber, wenn man bedenkt: Der Harzfluß in der lebenden Rinde führt zum **A b s p r e n g e n** großer, gesunder Borkenschuppen. Ein Eindringen des flüssigen Harzes in die schon gebildete Borke ist wegen des hermetischen Abschlusses durch die Korklamellen unmöglich. Finden sich also Borkenschichten, in deren großzelligen Gewebe Harz angesammelt ist, so war dies hier bereits gebildet oder schon eingedrungen, als sich das Gewebe noch im Zustand der lebenden Rinde befand. Es ist kein Zweifel, die interessantesten Bilder versprechen Filme einer vor der Verkorkung verkienten Borkenschuppe. Sie zeigen zwischen den durch den Harzgehalt verschieden braungetönten Kettenparenchymzellen und Rindenstrahlzellen mehr oder weniger große Felder intakter Siebzellen.

Besonders schwer sind Querschnittsbilder durch alte Borke zu klären, wenn sie keine Inseln von Siebzellen, sondern nur ein Parenchym verschieden großer Zellen enthalten. Die durch die Verkorkung spröde gewordenen Zellmembranen bröckeln bei der Präparation, und damit verlieren Konturen und Zellgrößen ihre ursprünglichen Formen und Werte. Eine sichere Zuordnung zur sekundären Rinde durch Ketten-

parenchymzellen bzw. zur Borke durch eine unmittelbar benachbarte Korklamelle ist eine wesentliche Bedingung zur zweifelsfreien Deutung des Gewebebildes. —

In einem aufschlußreichen Präparat eines Querschnittes durch junge Borke konnte eine riesige Harzbank angeschnitten werden. Sie erschien als in tangentialer Richtung gestreckte und dabei hohe Ellipse. In Richtung der kleinen Achse wies diese Ellipse noch ein größeres Feld langgestreckter, dünnhäutiger Parenchymzellen auf, die in der Radialrichtung der Borkenschuppen lagen: Es sind zweifelsfrei Zellen des Korkparenchyms. Da diese nicht kollabiert und auch nicht aus ihrer ursprünglichen Lage verdrückt oder geschwemmt sind, muß das Harz wenigstens teilweise in ihnen im Zusammenhang mit der lebenden Rinde entstanden sein. Dieses anatomisch-topographische Übergreifen der Harzbildung aus der lebenden Rinde in die Grenzzone zur jüngsten Borke ist verständlich; denn man kann den Harzbildungsprozeß und den Korkbildungsvorgang in der jungen Borke sehr wohl als gleichzeitig ablaufend ansehen, ohne daß eine kausale Koppelung vorzuliegen braucht. —

### 3. Der Radialschnitt von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Die Figur 3, Tafel 16, eines anderen Objektes gibt einen Radialschnitt durch jüngste, aber wohl anomale Borke wieder. Am rechten Bildrand fallen die in tangentialen und radialen Reihen angeordneten Buchtenkorkzellen der 1. Korklamelle auf. Ihre auch hier unregelmäßigen, fast schwarzen Zellumina sind in der radialen Richtung stärker als im Querschnitt der Figur 2, Tafel 16, ausgebildet. In manchen Zellen — in der Abbildung nicht erfaßt — ist der frühere Inhalt als Ganzes kollabiert und hat sich ringsum von der gelbbraunen Membran abgehoben, wobei sich ein feiner Spalt gebildet hat. Charakteristischer aber noch ist das Auftreten von dunkleren, verzweigt-fädigen Zeichnungen in der dicken, gelbbraunen Zellwand. Diese Membranbildungen sind (wie die Tangentialbilder des Buchtenkorks noch genauer erweisen werden) feine Plasmodiesmen, die mit den typischen Zellwandbuchten in Verbindung stehen.

Im Anschluß an die jüngste Lage dieser Buchtenkorkzellen folgen große, zum Teil riesige Hohlräume. Sie enthalten (im Bilde nicht wiedergegeben) zum Teil krümelige, hellbraune Harzreste, die bei der Präparation aus der ursprünglichen Harzmasse herausgelöst wurden. In dem diesem Film folgenden nächsten Abzug vom selben Präparat liegt an dieser Stelle ein breiter Spalt, in dem Zellwandreste als Trümmer regellos verstreut liegen. Die Frage nach dem histologischen Werte dieser Gewebepartie müßte unbeantwortet bleiben, lägen nicht noch zwei besondere Beobachtungen vor: a) In beiden Filmabzügen findet sich an der entsprechenden Stelle in der Gegend des linken Bildrandes (in der Aufnahme aber nicht erfaßt) ganz sicher erkennbar ein relativ hoher Rindenstrahl. Seine Zellen sind nicht mehr lang gestreckt, sondern gestaucht und die Zellmembranen unverhältnismäßig dick. Da das an den Buchtenkork anschließende, oben beschriebene Feld großzelliger Elemente ganz genau in der Verlängerung dieses Rindenstrahls liegt und auch seine Höhe besitzt, ist zu folgern, daß diese Riesenzellen Endzustände der Dilatation eines Rindenstrahls sind. Diese Vorgänge haben — hervorgerufen durch den starken Binnendruck und begleitet von intensiver Harzung — an der Grenze der neu gebildeten, vollkommen undurchlässigen Korklamelle zu einer bauchigen Deformation des Rindenstrahlendes geführt.

b) Das sehr zartwandige Gewebe zwischen der Buchtenkork-Lage am rechten und dem Siebzellenpaket am linken Bildrand ist bei der Präparation auf der längsten

Erstreckung meist zerstört und hat nur einen Spalt hinterlassen. Nur an besonders gut erhaltenen Stellen kann man die radiale Anordnung der Korkparenchymzellen erkennen. Es haben daher zusammengewirkt: die Sprengkraft des harzenden, durch die Korklamellen abgesperrten Rindenstrahls und die Bildung des sehr zartwandigen, zur Spaltbildung neigenden Korkparenchyms. So ist in diesem Präparat der jugendliche Entwicklungszustand der Borkenbildung dank des fixierenden Bernsteinharzes so gut wie nur möglich festgehalten.

Es ist nicht schwer, an jetztlebenden Föhren entsprechende Gewebebilder in verschiedenen Stadien der beiden Prozesse (der Korklamellenbildung und der Deformation der Rindenstrahl-Endigungen) in überzeugender Klarheit zu gewinnen. Sie geben die Grundlage, um die sonst wegen ihrer Lückenhaftigkeit nur schwer deutbaren fossilen Objekte zu entziffern.

Im linken Randfelde der Figur 3, Tafel 16, liegt ein mächtiges Siebzellenpaket; es besteht zum Teil aus zerdrückten Elementen, läßt aber noch die charakteristische Tüpfelung erkennen. Über diesem Paket ist der Rindenstrahl im Film nicht erfaßt. Die direkte mikroskopische Beobachtung des Präparates zeigt auch das zweite Bauelement der sekundären Rinde, die Kettenparenchymzellen, als schmale (!), genau übereinandergelagerte Zellen ohne Dilatationserscheinungen. Damit gehört dieser Gewebebezirk der jungen Rindenzone II an. Daraus würde zu folgern sein, daß die beobachtete I. Korklamelle sehr weit in die lebende Rinde vorverlegt worden ist. Nach allen Befunden an rezenten Kiefern hat hier eine tiefgreifende benachbarte Wunde zur frühzeitigen Korkbildung geführt. —

Der Film der Figur 1, Tafel 17, verläuft etwas schräg-radial durch eine junge Borkenschicht. Von der Mitte nach dem rechten Bildrand zu liegt ein mächtiges Siebzellenpaket, dessen einzelne Zellen zum Teil gut erhalten sind und bei scharfer Einstellung die regelmäßige Ausbildung und Anordnung der Tüpfelfelder zeigen. — Bei der vorliegenden Aufnahme ist jedoch auf das Gewebefeld am linken Bildrand scharf auf den charakteristischen Buchtenkork mit seiner in radialer Richtung reihenweisen Anordnung der Zellen mit dunklem Inhalt eingestellt. In ihren hellbraunen Membranen sind die Plasmodesmen wie verzweigte Fäden sichtbar. Die unscharf begrenzten hellen Flecke am linken Bildrand sind bei der Präparation entstandene Gewebelücken, wie sie sich in ganz anderer Gestalt auch im Siebzellenpaket in der rechten Bildhälfte finden. Anderer Herkunft aber sind die sehr großen bzw. sogar riesigen Löcher zwischen Buchtenkork und Siebzellen. Sie sind ursprünglich in der Rindenzone III entstanden und kennzeichnen die Kiefernborke. Sie gehen hervor aus dilatierten Kettenparenchymzellen, deren Wände infolge der starken Dehnung schließlich reißen. Es kommt zu Zellfusionen.

Das Korkparenchym in einem Präparat der Bernsteinkiefern gut und in größerer Erstreckung zu erfassen, ist wegen der Feinheit der Zellmembranen recht schwer. Fast unmöglich erscheint es, eine überzeugende Aufnahme wiederzugeben. Die Festigkeitsunterschiede zwischen dem Korkparenchym und den relativ dicken und harten Buchtenkork-Lagen sind so groß, daß auch der Lackfilm diese Schwierigkeiten nur in den seltensten Fällen zu überbrücken vermag. Nur, wenn auch die Zone des Korkparenchyms mit an Ort und Stelle autochthon entstandenem Harz erfüllt und damit fixiert worden ist, gibt es sicher deutbare Bilder, in denen vor allem die radial angeordneten und in radialer Richtung dilatierten Zellen des Korkparenchyms zu identifizieren sind. Aber nicht zuletzt wegen des Umstandes, daß die Borkenschichten im Raume niemals übersichtlich erkennbar orientiert sind (wie lebende Rinde und Holz), die Korkelemente vielmehr immer bogig verlaufen, sind die allermeisten Filme durch das



Korkparenchym nicht radial getroffen. Nur in einem seltenen, genau radial orientierten Schnitt ist die charakteristische Anordnung der Korkparenchymzellen bei gutem Erhaltungszustand zu erkennen.

### C. Der Tangentialschnitt durch Borke

#### 1. Die parenchymatischen Elemente des Korks

In der *Pinus*-Rinde III haben die letzten, ungefähr tangential verlaufenden Kettenparenchymzellen-Bänder in mehr oder weniger ausgesprochenem Maße die Neigung, zum Korkkambium (Phellogen) zu werden. Entsprechend der in den Rindenzonen II/III durch die Dilatationsvorgänge erfolgten Störung des Gewebeaufbaues liegen aber die gebildeten Korklamellen nicht mehr genau tangential wie die ursprünglichen Kettenparenchymzellen-Lagen, sie sind vielmehr meist schalig, holzwärts konkav gekrümmt. Sie stoßen unter fast immer sehr spitzem (bzw. sehr stumpfem) Winkel aneinander bzw. scheinen sich zu gabeln. Dieser entwicklungsmäßig bedingte schuppige Aufbau der toten Borke hat zur Folge, daß Tangentialschnitte in genauer Orientierung und auf größere Erstreckung nur äußerst selten gelingen, aber auch dann noch wegen der projektiven Verzerrung nur schwer deutbare Bilder ergeben. Nur wenn der Lackfilm zufällig einen Gewebeschnitt parallel zum ursprünglichen Phellogen abgehoben hat, sind einwandfrei lesbare Bilder zu erwarten. Ist es bei diesem Sachverhalt verwunderlich, daß sich selbst aus der Großzahl der gewonnenen Präparate nur ganz allmählich und unter ständiger Kontrolle mit den Gewebebildern rezenter Kiefern der histologische Aufbau der toten Borkenschicht von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. ermitteln ließ? Hält man sich das Modellbild des Querschnitts (vgl. Fig. 2; Taf. 17) vor Augen, so sind grundsätzlich nur zwei Arten von Gewebebildern des Tangentialschnittes zu erwarten; denn vom dünnen Phellogen mit seinen überaus zarten Wänden ist kaum zu erhoffen, daß es erhalten geblieben sei.

1. Auf dem Tangentialfilm kann der steinharte Buchtenkork haften (in der überwiegenden Mehrzahl der Präparate).
2. Es können sich parenchymatische Gewebepartien finden. Sind sie dünnwandig, so wird es sich um Korkparenchym handeln. Haben die Zellen jedoch stärkere Membranen, so kann Parenchym der ehemaligen Rindenzone III vorliegen. Die Zellwanddicke allein wird aber kein hinreichendes Kriterium sein, wenn nicht die Beobachtung benachbarter Gewebefelder die topographischen Verhältnisse klärt.

Ist die einwandfreie Zuordnung einer parenchymatischen Zellage zu dieser oder jener Zone der Korkschicht schon nicht leicht, so wird sie durch andere Tatsachen noch weiter erschwert. Die natürliche Trennung innerhalb der Borkenschicht wie auch die künstliche Loslösung durch den Lackfilm erfolgt aus mechanischen Gründen vornehmlich in der Grenzregion des Buchtenkorks gegen das Korkparenchym bzw. gegen das Phellogen oder gegen die Elemente der ehemaligen Rindenzone III, vornehmlich die Siebzellenpakete. Auf den meisten Filmen haften also gleichzeitig Reste verschiedener Gewebeteile der Borke. Das alles behindert das Aufdecken der wahren histologischen Verhältnisse.

Tangentialschnitte durch echtes Korkparenchym sind durchaus nicht selten, ihrer Einfachheit wegen aber nicht in einer Abbildung wiedergegeben. Sie zeigen das typische Bild: gleich große, in gleichem Sinne orientierte, dünnwandige, an den meisten

Stellen nicht mehr polyedrisch begrenzte, sondern abgerundete Zellen. Der gelbbraune Inhalt läßt noch oft Fließstruktur erkennen; im Harz schwimmen kleine, dunkelbraune Schollen und Körner verschiedener Größe. Jede Andeutung eines Merkmals des Buchtenkorks fehlt. Es gibt aber auch Präparate, in denen die tangentielle Schnittfigur der Korkparenchymzellen genaue, gleichgroße Kreise sind. Hier treten auch die Interzellularen regelmäßig und deutlich als tief dunkelbraune, fast schwarze Zwickel hervor. Es ist kein Zweifel, daß es sich um die in radialer Richtung gestreckten Korkparenchymzellen handelt. —

Mit Anilinblau gefärbte Präparate rezenter Föhren lassen erkennen, daß alle in radialer Richtung gestreckten, dünnen, sonst leicht zu übersehenden Membranen der Korkparenchymzellen besonders deutlich angefärbt werden. Die tangentialen Membranen aber, die mit der letzten Zellenlage des Buchtenkorks verwachsen sind, und die unmittelbar an sie anstoßenden Teile der Radialwände (die Basis) sind verdickt und verkorkt und werden durch Anilinblau nicht gefärbt. Ergreift im Bernsteinmaterial der Lackfilm diese Zone der Borkenschicht (und das ist aus Gründen des mechanischen Zusammenhaltes meistens der Fall), so ergibt die Borke histologische Bilder wie *Figur 1, Tafel 18*. Sie unterscheiden sich grundsätzlich von denen der Tangential-schnitte durch das *Innere* des Korkparenchyms.

Der Schnitt kann sowohl durch die Basis der Korkparenchym-Grenzzelle wie auch durch die Basis des Buchtenkorks gehen. Eine Entscheidung ist nur in günstigen Fällen bei mikroskopischer Direktbeobachtung dann möglich, wenn Nachbarfelder das eine oder andere Gewebe sicher erkennen lassen.

## 2. Der Buchtenkork

Soweit die *Figur 1, Tafel 18*, die Zellkonturen scharf wiedergibt, erscheinen die Zellen polyedrisch und dickwandig. Ein normaler, aus prismatischen Elementen aufgebauter Plattenkork kann es nicht sein, denn er müßte genau orientierte Elemente besitzen. Da die Nachbarfelder (im Bilde nicht wiedergegeben) aus gut erhaltenem Buchtenkork bestehen, handelt es sich im vorliegenden Falle um die Basisflächen dieser eigentümlichen Korkzellen.

Die charakteristischen Gewebebilder des Buchtenkorks (Steinkork), wie sie an hauchdünnen Bernstein-Inklusen und auch an den Korkhäutchen der Äste rezenter Kiefern schon bei Lupenbetrachtung auf quadratzentimetergroßen Flächen zu beobachten sind, geben *Figur 3, Tafel 1*, bei Auflichtbeleuchtung und geringer Vergrößerung und die *Figur 2, Tafel 19*, eines Lackfilmpräparates bei stärkerer Vergrößerung wieder. In beiden Figuren fällt zunächst die unregelmäßige Anordnung der Zellen, ihr dunkler Inhalt und ihre verschieden starke Verzahnung der Membranen auf, welche an bezeichnenden Stellen im Vergleich mit derjenigen der typischen Dikotylen-Laubblatt-Epidermis viel ausgeprägter sein kann. Da aber auch andererseits in benachbarten Zellfeldern die Membran-Ausbildung nur buchtig-wellig erscheint, hat es immer wiederholter Beobachtungen bedurft, um den räumlichen Aufbau dieser Buchtenkorkzellen klarzustellen. Bei der Betrachtung dieser Gewebebilder spielt zudem noch ein sinnesphysiologisches Moment eine Rolle: je nachdem, ob sich das Auge des Beschauers auf den dunklen Zellinhalt oder auf die helle Membran eingestellt hat, erscheint das Raumbild anders. Nur eine Kombination beider läßt die richtige Deutung zu. Doch ehe sie besprochen wird, muß noch erwähnt werden, daß es in dem riesig ausgedehnten dünnen Korkhäutchen zahlreiche kleine Gebiete gibt, in denen die Zellen in konzentrischen Kreisen bzw. in deutlichen Spiralen angeordnet sind. Man

hat den Eindruck, daß hier eine sehr hohe Zellteilungsintensität des Korkkambiums geherrscht hat, daß hier ein Initialfeld vorliegt, welches besonders in tangentialer Richtung Zellneubildungen hervorbrachte. Die feinen Korkhäutchen jetztzeitlicher Föhren zeigen diese Initialfelder auch. Sie treten eindrucksvoll hervor, wenn das Objekt vor der Einbettung im ansteigenden Vakuum entlüftet wurde. —

Im allgemeinen sind die Membranverdickungen und Buchtungen so ausgeprägt wie die Figur 1, Tafel 19, zeigt. Beide Kennzeichen können aber einen so hohen Grad erreichen, daß ein ganz ungewöhnliches Gewebebild wie in Figur 2 derselben Tafel entsteht. Das Plasma hat überaus starke Auflagerungen auf die Mittellamelle der Radialwände gebildet. Sie fehlen nur an den Stellen der Plasmodesmen, die auf diese Weise als Kanäle die Plasmaverbindung von Zelle zu Zelle herstellen. An manchen Orten ist ihr Plasma geschwunden, und nur noch ein heller Kanal ist geblieben. Von der mächtigen Zellmembran hat sich nicht selten das braune Plasma im Plasmolyse-Prozeß synchron zurückgezogen, so daß eine noch hellere Randzone zwischen Plasma und Membran gebildet wurde. Das Ganze ist ein überaus eindrucksvolles Mosaik von in der Form sehr inkonstanten Korkzellen. Im Vergleich zu den normalen Buchtenkorkzellen (Fig. 1, Taf. 19) muß man annehmen, daß mit der gestaltlichen Verschiedenheit der Zellen auch eine physiologische Differenzierung besteht. Es ist wenig wahrscheinlich, daß die so große Mächtigkeit der Membranen und ihre tiefe Verzahnung nur der Ausdruck des Alters sein sollen. Die für eine Korkkambiumbildung ganz unwahrscheinlich große Veränderlichkeit der Zellgestalt zeigte sich bereits im Querschnitt der Figur 2, Tafel 16. Ob sie schon in der Anlage verschieden gestalteter Kambiumzellen vorgezeichnet ist, oder ob sie der Ausdruck sekundärer Prozesse des Plasmas, besonders der Membranbildung ist, kann nur durch eine systematische Untersuchung an günstigen, rezenten Objekten entschieden werden.

Die Sonderstellung des Buchtenkorks im System der Korkbildung wird noch in chemischer Hinsicht betont: Wie schon v. HOEHNEL (1877) bei *Pinus silvestris* L. fand, ist die Membran dieser Buchtenkorkzellen nicht nur verkorkt, sondern zudem noch verholzt. Dabei folgt zeitlich wahrscheinlich die Verkorkung der Verholzung. Denn auch Siebzellen-Membranen erfahren zum Teil in Rindenzone II Verholzung, normalerweise lange bevor die ersten Verkorkungserscheinungen des Gewebes zu beobachten sind. — v. HOEHNEL nannte diesen Kork „Phelloid“. In manchen Präparaten der Bernsteinkiefern konnte die Phlorogluzin-Reaktion, wenn auch nur in schwachem Maße so doch einwandfrei, beobachtet werden. Voraussetzung dafür ist allerdings, daß in dem Gewebe keine Verharzung und keine Durchdringung mit dem Filmlack erfolgt waren.

In anderer Art nicht weniger instruktiv, dazu besonders räumlich wirkend, ist Figur 1, Tafel 19. Die die Buchtenkorkzellen deckenden Tangential-Membranen sind zum Teil bei der Präparation fortgerissen, und damit ist der Blick in den Zellraum freigelegt. Nur bei wenigen Zellen — so besonders bei der in der Mitte der Aufnahme liegenden — verläuft der Gewebe-„schnitt“ zufällig sehr dicht über der deckenden Tangential-Membran und zeigt das Zelleninnere uneröffnet schwarz. Diese Zellen erscheinen nicht plastisch. — Die in ihrem Innern aber freigelegten Zellen geben ein nicht zu überbietend eindrucksvolles Bild von der räumlichen Gestalt der Buchtenkorkzellen: Die Wellung (oder Buchtung) der Radialwände ist nicht formstarr wie etwa die von Wellpappe, sondern jede „Welle“ hat mit dem zunehmenden Abstand von der ebenen Tangentialwand eine sich dauernd ändernde Weite. So entstehen ganz unregelmäßig gekrümmte Radialflächen von intensivster Verzahnung. Nach der Zellbasis und -decke zu aber wird die Wellung immer flacher, um in der Tangential-Ebene

selbst (siehe Zellen der rechten oberen Bildecke) ganz zu fehlen: hier sind die Zellkonturen im Schnitt unregelmäßig vieleckig. Das entspricht dem Bildungsmodus aus den flachen, ungefähr prismatischen Korkparenchymzellen. Die Verzahnung der Radialwände ist also ein sekundärer Prozeß und als solcher auch in den verschiedenen Korklamellen verschieden intensiv. — Die Figur zeigt aber noch eine andere Besonderheit: verschieden große, zum Teil sehr große und dann kristallographisch überzeugend schön ausgebildete Kristalle von Calciumoxalat-Monohydrat. Es handelt sich einwandfrei um echte Membran-Kristalle, wie sie im Pflanzenreich nicht häufig sind. Nach A. FREY (1925) entsteht dieses Salz (und nicht das Trihydrat) lokalisiert in Zellen mit hohem osmotischen Druck, namentlich in solchen intensiver Lebensvorgänge. Dies würde nach den vorliegenden Beobachtungen durchaus für das Rinden- und Borkengewebe der Föhrenarten, einschließlich der Bernsteinkiefern zutreffen: Die Calciumoxalat-Kristalle entstehen in den Kettenparenchymzellen der lebenden Rinde alsbald bei ihrer Bildung durchs Kambium und in den Buchtenkorkzellen bei ihrer Anlage im Phellogen! Wenn auch heute noch Kenntnisse über die Kausalzusammenhänge, die zur Ausscheidung des Salzes gerade in den Membranen führen, fehlen, so liegt doch sicherlich kein isolierter Vorgang vor. Er ist vielmehr hier mit der Betonung der Zellwand als Wirkraum der ernährungsphysiologischen Prozesse (Buchtung, Stärke, Plasmodesmen; Verholzung und Verkorkung) gekoppelt. —

Nicht unwichtig ist, noch zu erwähnen, daß sich diese Kristallbildungen nicht in jeder Buchtenkork-Lage finden. Wenn sie aber auftreten, so ist das nicht vereinzelt und zerstreut, sondern in ausgedehnten Feldern. Da die Entstehung dieser Zelllagen von ein und derselben Phellogenschicht aus in mehreren rhythmischen Schüben (s. SCHUBERT 1953, Abb. 6), unterbrochen von der Bildung von Korkparenchymzellen abläuft, die Intensität der im Jahre erstmalig plötzlich einsetzenden Zellteilungsvorgänge aber wohl zu Beginn der Korkbildung am größten ist, darf angenommen werden, daß gerade die zuerst gebildeten Buchtenkorkzellen als der Ort der plötzlichen Stoffwechsellumstellung die Träger der Kristallausscheidung sind. Ein Beweis an rezenten Kiefern konnte allerdings bislang noch nicht erbracht werden. —

Die nächste Gruppe von 4 mikrophotographischen Belegen — die Figuren 4 bis 7 der Tafel 18 — sind von ganz besonderem Wert, da sie entgegen aller Erwartung phellogen-nahe Schichten oder sogar diese Gewebelage selbst in bestem Erhaltungszustand mit schönen zytologischen Feinheiten zeigen. Den vier von drei verschiedenen Objekten stammenden Aufnahmen ist je Zelle u. a. ein relativ sehr großer, dunkler, kugelförmiger Inhaltkörper eigen, den als Zellkern anzusehen, recht nahe liegt. Dafür sprechen seine Gestalt, die kaum jemals von der Kugel abweicht, und sein regelmäßiges Vorkommen in der Einzahl in nichtbeschädigten Zellen. Er gehört gewiß zur zytologischen Struktur der Zellen. Die auffallende Größe kann allerdings nicht bedenkenlos hingenommen werden, läßt sich aber mit der so bedeutungsvollen Funktion der Mitose in Zusammenhang bringen. Gelegentlich finden sich auch zwei benachbarte Zellen, die noch eine zarte Zellteilungswand in bezeichnender Lage gemeinsam haben. Jedoch die Figur einer Kern-,teilung“ zu beobachten, ist noch nicht gelungen. Dies ist auch zuviel verlangt, bedenkt man die Geschwindigkeit des Zellteilungsablaufes (auch im letzten Stadium) im Verhältnis zu dem notwendigen Zeitaufwand bei einer evtl. Konservierung durch den Bernsteinbalsam.

Aber die Aufnahmen zeigen noch andere zytologische Einzelheiten. Die wohl jüngsten phellogen-nahen Zellen sind diejenigen der Figur 5, Tafel 18. Die (wie im vollentwickelten Buchtenkork) nicht gesetzmäßig orientierten und in ihrer Gestalt sehr wechselnden Zellen lassen ihre Membranen nur selten erkennen. Diese

sind noch sehr zart, wie es embryonalen Geweben entspricht. Das hellbraun getönte Plasma füllt die Zellgrenzen ganz aus, ohne Plasmolyse oder Kollabierungs-Erscheinungen zu zeigen. Es wurde also selbst während der Fixierung nicht erkennbar verändert und besitzt in einer feinen Punktierung mit heller Hofbildung eine allerdings nicht deutbare Feinstruktur. Sie ist um so schwerer erklärlich, als dieser Vorgang bei jetztzeitlichen Kiefern weder im natürlichen Objekt noch im künstlichen Einbettungsverfahren zu beobachten gelungen ist. Die nächstliegende Annahme möchte die sein, daß der plasmatische Inhalt der Zellen selbst fixierende Eigenschaften gehabt habe. Dafür könnten die weiter unten dargelegten Beobachtungen der Figuren 2 u. 3, Tafel 18, sprechen. —

Unter stärkerer Vergrößerung — bei Direktbeobachtung besser als in der Figur 6, Tafel 18 — kann man in manchen Zellkernen noch den dunkleren Nucleolus und um den Kern einen helleren Hof erkennen. Sehr eindrucksvoll ist auch Figur 4, Tafel 18. Hier ist die gesamte Zellschicht vom Vorgang der Plasmolyse erfaßt. Diese ist in manchen Zellen (zum Beispiel links oben und rechts unten) im Normalstadium der konvexen Protoplasten-Begrenzung konserviert, in den meisten anderen Zellen mit einer Schollenbildung des Plasmas verbunden. Die auch hier noch vorhandenen Zellkerne sind unverändert; die nur gering gewellten Membranen in ihrer doppelten Konturierung und in ihrer Linienführung treten besser hervor. Es ist also die phellogen-nahe Schicht in einem bereits etwas älteren Zustand fixiert.

In der Figur 7, Tafel 18, die leider durch eine bei der Präparation entstandene weiße Gewebelücke ungefähr in der Bildmitte gestört wird, ist die postmortale Braunfärbung des wandständigen Plasmas weiter fortgeschritten und schränkt die Beobachtungen zytologischer Einzelheiten ein. Aber eine Zelle am unteren Bildrand enthält noch den charakteristischen Zellkern (wie Zellen benachbarter Felder) und weist damit die Gewebeschicht als zwar noch phellogen-nahe aber doch schon älter als die der Figur 4, Tafel 18, aus. Die Zellmembranen sind noch immer nur wenig gewellt aber bereits weiter verdickt, und die deckenden tangentialen Membranen sind übersät mit kleinen, zum Teil kristallographisch gut ausgebildeten Calciumoxalat-Kristallen.

An anderen Stellen dieses Großpräparates weicht die Kristallausbildung etwas ab. Kleinste körnige, formunbeständige, aber auch nadelförmige und bogige Ausscheidungen sprechen dafür, daß ihre Ausscheidung überstürzt erfolgte und es an Zeit zum Wachstum gut ausgebildeter Kristalle fehlte.

Mit der Gruppe dieser vier Aufnahmen sind drei verschiedene Stufen einer phellogen-nahen Zone in überzeugender Weise festgehalten. — Es fehlt nur noch die Parallele im rezenten Material. — Ein sehr bedeutsamer Fund gelang in einer anderen (hier in einem Mikrophoto nicht belegten) Schicht bereits ausdifferenzierter, junger Buchtenkorkzellen aus Phellogen-Nähe. Wohl war die Verzahnung der Membranen schon voll ausgebildet, aber noch enthielten die Zellen den großen Kern, und das Plasma war von scheinbar schaumiger Natur, entsprechend der bei den Kettenparenchymzellen (Seite 76) gegebenen Erklärung. Das Plasma befindet sich in ölig-balsamischer Degeneration. Hier liegt der Beweis für die Selbstfixierung der Korklamellen im Bernsteinbalsam und damit auch eine Erklärung für den guten Erhaltungsgrad der zarten und sonst so vergänglichen phellogen-nahen Schichten.

Der weitere Alterungsvorgang dieser zu Buchtenkorkzellen sich entwickelnden Elemente der Korklamellen ist in den Figuren 2 u. 3, Tafel 18, festgehalten. Er zeigt aufs deutlichste die Übereinstimmung mit dem der öligen Plasma-Degeneration der Kettenparenchymzellen im Endstadium (und im geringeren Maße mit dem der Rindenstrahlen): die „Fensterbildung“ im braunen, wandständigen Plasma durch

Ausscheidung öliger Tropfen, die im fortgeschrittenen Zustand eine „Schaumstruktur“ vortäuscht, und schließlich das Zusammenfließen der Plasmareste zu  $\pm$  großen Tropfen.

In der Tatsache, daß prinzipiell alle lebenden Zellen mit Ausnahme der jugendlichen Siebzellen zur balsamigen Degeneration neigen, ist ein weiterer Hinweis auf die Richtigkeit der Vermutung zu sehen: „Die so gesteigerte Harzölbildung ist keine nur örtlich begrenzte Krankheitserscheinung, etwa eine solche nach Wundsetzung, gewesen, sondern sie hat als Stoffwechselumstellung die gesamte Pflanze erfaßt.“

### 3. Der Reihenbuchtenkork, ein Charakteristikum der Wurzel

Mehrere Hunderte von Präparaten allein der Tangentialfilme der Korklamellen wurden hergestellt. Unter ihnen befanden sich auch einige mit deutlicher Längsorientierung der Buchtenkorkzellen, wie sie in Figur 3, Tafel 19, wiedergegeben ist. In großen Feldern sind diese Zellen langgestreckt und — von der buchtigen Verzahnung abgesehen — im Schnitt oft ungefähr rechteckig begrenzt. An günstigen Stellen können auch alle die Feinheiten beobachtet werden, die am Gewebe der nicht orientierten Buchtenkorkzellen festgestellt wurden (vgl. Fig. 2 dieser Tafel).

In Figur 4, Tafel 19, ist ein Bezirk mit zum Teil dicht über der Deck- bzw. Basisfläche abgedeckten Zellen festgehalten. Das Bild entspricht der Figur 1 dieser Tafel und läßt noch in der verstärkten Radial-Membran das feine System der reichen Tüpfelung gut erkennen.

Die Deutung dieses „Reihenbuchtenkorkes“ hat große Schwierigkeiten bereitet und war lange Zeit Anlaß zu den verschiedensten Vermutungen, bis sich eines Tages die Erklärung so einfach wie beweisend fand: Es ist der Buchtenkork des Wurzelholzes bzw. derjenige des Übergangs vom Stamm zur Wurzel! Er ist in gleich typischer Weise zum Beispiel bei *Pinus silvestris*, *P. strobus* und *P. montana* ausgebildet. Im Gegensatz zur Borke des Astes oder Zweiges ist diejenige der Wurzel regelmäßig recht dünn und besteht der Hauptsache nach aus blattfeinen Korklamellen, die bei mechanischer Beanspruchung sehr leicht absilfern.

Besonders bedeutungsvoll wird dieser Fund des Reihenbuchtenkorks bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. durch den Umstand, daß er häufiger gemacht wurde und darüber hinaus dadurch, daß auch H. CONWENTZ selbst bei der geringen Anzahl seiner Untersuchungsobjekte echtes Wurzelholz beobachtete. Aus diesen, voneinander vollkommen unabhängigen Tatsachen geht aber hervor: Auch Wurzeln der Bernsteinkiefern müssen in nicht vereinzelt Fällen, sondern häufiger stark geharzt haben, denn sonst wäre dieses Pflanzenorgan im Succinit nicht so relativ regelmäßig. Es wäre also nach den Bedingungen zu forschen, unter denen auch Wurzeln zur vermehrten Harzbildung kommen; davon im zusammenfassenden Schlußkapitel.

## D. Zusammenfassung (Kap. IV)

1. Die aus der lebenden Rinde hervorgegangene tote Borke ist aus entwicklungsgeschichtlich verschiedenwertigen Zonen sehr unterschiedlicher Festigkeit zusammengesetzt. Daraus erklärt sich ihre Sprödigkeit und die große Schwierigkeit der Untersuchung.

2. An der Borkenschuppe von *Pinus silvestris* L. wird der typische histologische Aufbau entwickelt.
3. Jede Borkenschicht einer Borkenschuppe besteht aus verkorkten und zum Teil dilatierten, zum Teil kollabierten Elementen der sekundären Rinde und aus den Bildungen des Korkkambiums (Phellogen): locker aufgebautem Korkparenchym und Zonen von steinhartem Buchtenkork (Phelloid) in Wechsellagerung.
4. In Quer- und Radialschnitten von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. sind am ehesten die aus Buchtenkorkzellen bestehenden Korklamellen zu erkennen: in radialen Reihen angeordnete, flache Bauelemente mit außerordentlich variablen Zell-Lumina und dicken, von Plasmodesmen durchsetzten Membranen.
5. In mehr als 1 cm dicken, alten Borkenschuppen ließ sich im Radialschnitt eine gesetzmäßige Wechsellagerung schmaler Zonen von 1—3 Zellen Dicke des Buchtenkorks mit 4—8mal so mächtigen Korkparenchymzonen aber auch solche umgekehrter Gestaltung beobachten.
6. Hat die Korkbildung eine Rinde im Zustand der Succinose erfaßt, so sind gute Filme zu gewinnen. In Verbindung mit einer Verwundung wird die Entstehung der ersten Korklamelle in die Rindenzone II, ja bis Rindenzone I vorverlegt, die Dicke der Korklamelle bleibt jedoch geringer. Diese anomale, jugendliche Borke weist größere Festigkeit auf und liefert daher klarere Gewebebilder.
7. Nicht selten sind Borken mit wahrhaft riesigen Harzinseln. Diese sind bereits in der noch lebenden Rinde und nicht erst in der toten Borke ausgeschieden worden. Denn die Bildung der Buchtenkorklamelle verhindert jeden Stoffaustausch und damit auch ein sekundäres Eindringen von Harz in die tote Borke.
8. Auch im Radialschnitt sind in den Membranen der Buchtenkorkzellen Plasmodesmen zu erkennen.
9. In besonders günstigen Radialschnitten durch normale Borke sind erhalten geblieben:  
nicht kollabierte Siebzellen mit Tüpfelfeldern,  
nicht dilatierte Kettenparenchymzellen in unveränderter Lage,  
Rindenstrahlen und  
mehrschichtiges, dünnwandiges Korkparenchym aus radial angeordneten Zellen.
10. Tangentialfilme durch Borke enthalten am häufigsten Gewebebilder der eigentlichen Korklamelle in Form des resistenten Buchtenkorks. Die ganz charakteristische Gestalt mit der Verzahnung der Radial-Membranen und der stellenweisen Plasmodesmenbildung konnte gedeutet und damit zugleich auch ein Beitrag zur weiteren Kenntnis des rezenten Buchtenkorkes geliefert werden: Die Tangentialwände der Zellen sind — entsprechend der Anlage dieser Buchtenkorkzellen als Phellogenderivate — polygon begrenzt, die Radial-Membranen in der Nähe der Tangentialflächen nur buchtig geschwungen, in ihrer größeren Ausdehnung aber (in ungefähr mittlerer Höhe) in sehr verschieden starkem Maße verzahnt.
11. An weiteren Einzelheiten dieses Buchtenkorks wurden beobachtet:
  - a) In den Tangentialwandungen sehr jugendlicher Buchtenkorkzellen in Phellogen-Nähe liegen sehr große Zellkerne im nicht selten im Zustande der Plasmolyse befindlichen Plasma.

- b) In anderen Zellen wird das Plasma häufig mit scheinbar blasig-schaumiger Struktur, in Wirklichkeit aber mit Emulsionsstruktur, eindrucksvoll sichtbar.
  - c) Die balsamige Degeneration des Plasmas der phellogen-nahen Zone ist von derselben Art wie diejenige der Kettenparenchymzellen und hat allein den guten Erhaltungszustand dieser so vergänglichen Gewebe-Elemente bedingt.
  - d) Die Tangential-Membranen sind durch Plasmodesmendurchtritte dunkel punktiert.
  - e) In die Tangential-Membranen sind stellenweise kleine, gerade oder gekrümmte Stäbchen oder größere, gut definierte Kristalle von Calciumoxalat eingebaut (Membran-Kristalle).
12. Tangentialschnitte durch das Korkparenchym lieferten Bilder eines einfachen Parenchyms aus ungefähr gleich großen, gleich orientierten Zellen. Sie sind der relativen Zartheit wegen nicht sehr häufig auf den Filmen erhalten.
  13. Aus dem Radialschnitt ergibt sich die Sonderstellung der Grenzzellenschicht zwischen Buchtenkork und Korkparenchym: Ihre gemeinsame tangentielle Bodenfläche und die auf sie unmittelbar aufsetzenden Radial-Membranen sind noch dick, ehe die letzten weiterhin fein und zart werden und daher sehr leicht reißen. Im rezenten Objekt werden diese Radial-Membranen leicht übersehen. Sie treten erst nach Färbung, zum Beispiel mit Anilinblau, deutlich hervor. Es ist gut möglich aber nicht beweisbar, daß gerade diese Grenzzone im Tangentialschnitt durch das Auftreten der „Schaumstruktur“ des Plasmas (Bildung einer Emulsion von Harzöl in wäßriger Phase des Plasmas) ihre Natur als Korkparenchym dokumentiert.
  14. Zwischen einer normal ausgebildeten und einer evtl. durch Wundreiz in Rindenzone II vorverlegten Borkenschicht besteht ein Unterschied in dem Sinne, daß in dem normalen Gewebe eine mächtige, manchmal über 1 cm starke Wechselagerung dünner Korklamelle mit sehr starkem Korkparenchym charakteristisch ist. Anomale Borkenschichten dagegen setzen sich vornehmlich aus mehreren dünnen Korklamellen mit nur dünnen Lagen dazwischengeschalteter Korkparenchymzellen zusammen.
  15. Innerhalb der Borke geben die Inkluden das beste Untersuchungsmaterial, bei denen die Korkbildung in eine Rinde eingriff, die vorher der Succinose unterlegen hatte. Oder die phellogennahe Schicht hat selbst der balsamigen Degeneration unterlegen. Hier erlaubt die Verfestigung des Gewebes die Gewinnung größerer Gewebefelder.



## V. Untersuchung besonderer Bernsteinvarietäten

### A. Der Beckerit

Ein kleiner Teil der Brackstücke erscheint durch dunklen, feingriesigen Inhalt auf weite Ausdehnung hin homogen braun. Hat ein solches Handstück keine Verbindung mehr mit Holz, Rinde oder Borke, so ist es selbst bei stärkerer Vergrößerung unmöglich, im Dünnschliff wie im Lackfilm für diese Wolken feinsten, staubartiger Partikelchen eine Deutung zu finden. Diese aber wird zweifelsfrei, wenn sich dieser „Mulm“ innerhalb eines sicher ansprechbaren Pflanzenrestes befindet:

Es ist der durch den Harzfluß aus einem Fraßgang von Insekten oder ihrer Larven ausgespülte und dann im Harz feinst verteilte Kot.

Er war zunächst zu charakteristischen Ballen geformt, „löste“ sich aber allmählich im Harzfluß gleichmäßig zu mehr oder weniger dichten Wolken oder in Schüben auf. Diese Entwicklung des Mulms konnte in zahlreichen Präparaten immer wieder einwandfrei verfolgt werden.

Figur 1, Tafel 1, zeigt einen Querschnitt durch Holz von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. mit unregelmäßig begrenztem Fraßgang, meist noch gut geformten Kotballen und zum Teil bereits im Harzfluß fein aufgeschwemmtem Mulm aus zersetzten Ballen. Benachbarte Bohrgänge mit dunkelbraunem, homogenen Inhalt lassen den Kot in vollkommener Auflösung zu griesigem Mulm erkennen.

Figur 2, Tafel 1, stellt ein zersägtes Stück Bernstein dar, dessen linke Hälfte angeschliffen wurde und damit die schalenförmige Anordnung des Mulms als Schwemmgut des flüssigen Harzes aus einem Bohrgang zeigt. Die unbearbeitet gebliebene rechte Hälfte des Handstücks läßt die oberflächliche Verwitterungskruste mit ihren Spannungs- und Verwitterungsrissen erkennen. Das Objekt beweist, daß erst Anschliff und Politur den Inhalt eines Brackstücks ansprechbar machen. — Unzerstörte Kotballen finden sich am häufigsten in Bohrgängen durch trockenes, altes Holz. Hatte sich aber seiner Zeit die Insektenlarve durch frisches, feuchtes Holz durchgesägt, so unterlagen die Kotballen in der feuchten Kammer des Bohrganges leichter dem Zerfall und der Zersetzung zu Mulm. Hier konnte der Bohrgang durch flüssiges Frischharz ausgespült werden. Sind mulmhaltige Fraßgänge im Bereich der lebenden Rinde und des Splints bereits zu Lebzeiten des Baumes angelegt worden, so fallen die gesteigerte Harzkanalbildung und die Verkleinerung des umgebenden Gewebes auf. Es ist jedoch unmöglich, zu entscheiden, ob der Schädlingsbefall Ursache oder Folge der intensiven Harzerzeugung ist.

Die Beobachtungen dieser Kotballen und ihrer Auflösungserscheinungen im fließenden Harz legten es nahe, die schokoladenbraune Abart des Bernsteins, den Beckerit, der Untersuchung mit Hilfe der Lackfilmmethode zu unterwerfen. Zwölf größere, typische Beckeritstücke (alle untersuchten) gaben von ihren Sägeschnitten an den Film die charakteristischen Mulmwolken ab, in die nicht selten noch Fraßsplitter aus Holz und Borke eingestreut waren. Damit ist der Beckerit als ein durch Schwemmgut der Bohrgänge verunreinigtes, sonst aber normales Bernsteinharz erkannt. Keinesfalls stammt es von einem spezifischen Harzbaum, und es ent-

fällt die Berechtigung, den Beckerit in Hinsicht auf seine Herkunft weiterhin als ein besonderes Harz anzusprechen.

## B. Der marmorierte Bernstein

Ganz abweichend von den Hauptvarietäten des Bernsteins (des klaren, des flomigen und des knochigen) zeigt sich nach seinem Aussehen und nach seinen Eigenschaften der marmorierte Stein. In mehr oder weniger ausgedehnten Feldern finden sich weiße, gelbe und braune Gebiete der verschiedensten Tönungen, die beim Anschleifen und Polieren farbenprächtige und wegen der zum Teil erhalten gebliebenen Fließstruktur herrliche Bilder ergeben, die an Marmor erinnern. Sind die Stücke so, daß sie Übergänge zu einer bestimmten Bernsteinvarietät enthalten, so liegt es nahe, die weißen oder gelblich-weißen Felder als flomig oder knochig anzusprechen. Es bleibt aber die Frage nach der Entstehung dieser so charakteristischen Marmorierung offen. Die Lackfilmmethode sollte nun auch diese Frage lösen. Auf genügend dünnen Filmen zeigen sich bei geringer (ca. 40facher) Vergrößerung braune bis grünbraune Nagesplitter vornehmlich aus Holz zwischen großen bis sehr großen, an Ausdehnung die Pflanzenreste oft weit übertreffenden, im durchfallenden Lichte schwarzen Feldern von unregelmäßiger Begrenzung und verschiedener Dichte. Mit steigender Vergrößerung (Fig. 5 u. 6, Taf. 19) werden diese schwarzen Bezirke optisch immer mehr aufgelöst und erweisen sich schließlich als isolierte, kleine, schwarze Bläs'chen mit hellem „Kern“. Es liegt also eine Unsumme von kleinen und kleinsten Gasbläs'chen vor, die im durchfallenden Lichte dunkel begrenzt und im auffallenden Lichte in ihrer Gesamtheit durch Totalreflexion milchig-weiß erscheinen. Diese Bläs'chen waren ehemals in Form eines Schaumes zunächst in wäßriger Flüssigkeit verteilt, und die Nagesplitter mit ihren meist unscharfen Zellkonturen schwammen in dieser Grundflüssigkeit gemeinsam mit den Schaumflocken. Diese Aufschwemmung geriet in einen Zufluß frischen Balsams, durchmischte sich fließend innig mit ihm und gab so den Anlaß zur Bildung des flomigen Steines mit seiner charakteristischen Textur. War der Anteil der Nagesplitter aus Holz und brauner Borke besonders groß, so kam es zur Entstehung des „marmorierten“ Steins. An besonders günstigen Stellen eines Präparates kann man mit fortschreitender Vergrößerung die allmähliche Auflösung der erst schwarzen Bläs'chenwolken verfolgen. Da die bislang untersuchten marmorierten Steine in keinem Falle einen Kotballen, sondern immer nur in Zersetzung begriffene Nagesplitter als organisierte Einschlüsse erkennen ließen, liegt die Wirkung des Mundspeichels bohrend-nagender Insekten oder ihrer Larven vor. Die gärende Zersetzung des Pflanzengewebes — vor allem des Holzes und der lebenden Rinde — wird durch den aus dem Munde auslaufenden Speichel auch außerhalb des Insektenkörpers an den nichtgeschluckten Nagespänen fortgesetzt. So erklärt der Lackfilm den marmorierten Stein als das Ergebnis ökologisch-physiologischer Zusammenhänge — als ein Konglomerat aus Nagesplittern des Holzes i. w. S. mit Schaumwolken des Insektenspeichels und der Zersetzungsgase, beides eingebettet und fixiert durch frischen Fluß des Bernsteinharzes.

## C. Der Gedanit

Die Frage nach der Natur des Spröden, des wegen seiner für die Schmuckindustrie wenig geeigneten Eigenschaften und nicht geschätzten Gedanits, ist im Verlaufe dieser Ausführungen bereits gestreift worden, bedarf aber noch einer zusammen-

fassenden Betrachtung und Diskussion. H. CONWENTZ hat von dieser Bernsteinvarietät nur kleinere, zur Untersuchung ungeeignete Inkluden in der Hand gehabt. Die Vermutung über die Ursachen für die Bildung dies von der Norm abweichenden Harzes bewegen sich seit langem in zwei Richtungen: Entweder nimmt man einen zweiten Harzspender an oder man versucht, besonderen Umweltbedingungen die Entstehung zuzuschreiben. Für keine der beiden Annahmen liegen bisher konkrete Beobachtungen vor.

Schon kurze Zeit nach der Aufnahme der vorliegenden Untersuchungen mit der Lackfilmmethode fanden die allerdings seltenen Einschlüsse der Bernsteinföhren im Spröden besondere Beachtung. Die Herstellung der Präparate und ihre Untersuchung erfolgte sogleich in der Reihenfolge der übrigen des normalen Steins und ließ zunächst keine auffälligen Besonderheiten erkennen. Bei der Wiederaufnahme der Arbeit und ihrer Kontrolle nach dem Kriege wurden aber die geretteten Präparate aus Gedanit zusammengestellt und wiederholt mit dem nunmehr geschärften Blick kontrolliert. Dabei ergaben sich einige Beobachtungen, die geeignet sind, das Problem des Spröden etwas zu klären.

Im ganzen waren 16 sicher als Gedanit erkannte größere Einschlüsse im Gesamtmaterial, eine erstaunlich geringe Zahl im Hinblick auf die vielen Hunderte von untersuchten Brackstücken. Bei dieser geringen Anzahl der Gedanit-Inkluden — von jeder wurden mehrere Filmabzüge hergestellt — ist naturgemäß bei der Deutung der Ergebnisse gebotene Zurückhaltung am Platze.

In 7 Objekten unterschied sich das Holz-Rinden-Borken-Gewebe vom normalen nicht. Dagegen waren in den anderen 9 Einschlüssen zum Teil erhebliche Abweichungen vom Typus nicht zu übersehen. Daß der Holzkörper im engeren Sinne keine wesentlichen Besonderheiten zeigt, nimmt bei der relativen Monotonie des anatomischen Aufbaus in der Gattung *Pinus* nicht wunder. Bemerkenswert ist die sehr regelmäßige Entwicklung der Jahresringe über 25 Jahre hinweg mit einem durchschnittlichen Verhältnis der Frühholzzelllagen zu denen des Spätholzes wie 12:2,5. Im Tangentialfilm desselben Objektes fand sich ein 7zelliger Markstrahl mit einer Quertracheide mit Zackenmembran, gerade für einen Tangentialschnitt ein kritisch zu beachtendes Vorkommen! Im Kreuzungsfeld von Fraßsplittern treten in drei Objekten vier, vereinzelt sogar sechs(!) Tüpfel auf. Es ist damit ein betontes Hinneigen zum piceoiden Tüpfelungstyp nicht zu übersehen.

Noch entscheidender aber sind Befunde aus der lebenden Rinde: Im Radialfilm des einen Objektes war die 1. Korklamelle in die junge Rindenzone II vorverlegt. Die radiale Breite der Siebzellen war ungewöhnlich groß, die Kettenparenchymzellbänder mit Kristallzellen genau einschichtig gegen die Siebzellpakete abgesetzt, und die Rindenstrahlzellen enthielten ganz deutlich erkennbare Zellkerne. Den Abschluß nach außen machte ein typisches Korkparenchym mit seinen radial gestellten Zellen.

In Tangential- und Radialschnitten von drei anderen Objekten waren die Kettenparenchymzellen von außergewöhnlicher Größe, lagen dabei aber noch in ihrer ursprünglichen Anordnung und zeigten keine Andeutung einer sekundären Dilatation.

Auch wenn man den geringen Abweichungen der anatomischen Feinheiten im Holz gegenüber der Norm zunächst berechtigterweise weniger Gewicht beilegen möchte, so sind die Abweichungen im Bau der Rinde doch beachtlich. Es ist nicht zu übersehen, daß beide nur im Spröden vorkommen. Nicht ohne ein gewisses Recht könnte man zunächst besonders günstige Boden- und Klimabedingungen als Ursachen der Großzelligkeit der Rinden-Elemente annehmen und damit diesen Beobachtungen keine weitere Bedeutung beimessen. Bedenkt man aber, daß sich in dem sehr großen Material des untersuchten normalen Bernsteins ähnliche Verhältnisse nicht

ein einziges Mal gefunden haben, sie vielmehr nur streng an den Gedanit gebunden sind, so gewinnt die Vermutung, im Spröden liege das Harz einer anderen Kiefernart vor, eine beachtliche Basis. Es soll aber ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Breite des bisherigen Untersuchungsmaterials noch nicht groß genug ist, um einen endgültigen Schluß zu erlauben. Hier müssen weitere Arbeiten durchgeführt werden. Doch schon allein unter pflanzengeographischen Gesichtspunkten betrachtet, ist es mehr als wahrscheinlich, daß in den Bernsteinwäldern verschiedene Kiefernarten wuchsen und harzten. Den schlüssigen Beweis zu erbringen, ist aber sehr schwer. So ist die vorliegende Arbeit über die Einschlüsse des Gedanits in diesem Punkte nur ein erster Beitrag.

Die (rein) chemische Paralleluntersuchung vom gewöhnlichen Bernstein (Succinit) und dem Spröden (Gedanit) durch A. Tschirch und Mitarbeiter (1923) führte zu dem Ergebnis, daß ein erkennbarer Unterschied dieser beiden fossilen Harze nicht besteht. Diese Erkenntnis ist aber kein Argument gegen den einwandfreien histologischen Befund. Denn daß jenseits der Elementar-Analyse Differenzen zwischen Succinit und Gedanit vorhanden sind, zeigen bereits die physikalischen Eigenschaften, die zur Unterscheidung der beiden Harze geführt haben. Dabei bleibt allerdings die Frage offen, ob diese Unterschiede primärer oder sekundärer Natur sind. Bezieht man aber die ungewöhnlichen Gewebebilder der lebenden Rinde im Gedanit in die Betrachtung ein, und bedenkt man die Tatsache, daß bis heute der Harzbildungsprozeß, soweit er überhaupt erkannt ist, bei allen untersuchten Kiefernarten derselbe physiologisch-chemische Vorgang zu sein scheint, so verliert das Ergebnis der chemischen Analyse an Beweiskraft. Bei den bekannten großen Schwierigkeiten analytischer Untersuchungen makromolekularer Substanzen ist diese Tatsache keine Überraschung.

## VI. Zusammenschau

### A. Die Anatomie des Achsenorgans von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Die an vielen Hunderten von Objekten des Holzes, der Rinde und der Borke vornehmlich des Bernsteinbracks mit der Lackfilmmethode E. VOIGT's im Laufe von zwei Jahrzehnten durchgeführten Untersuchungen haben ein exaktes, lückenloses Bild des zellulären Aufbaues des Stammes und der Zweige des hauptsächlichsten Bernsteinharzspenders ergeben.

Durch genauesten Vergleich mit dem anatomischen Aufbau verschiedener rezenter Kiefern konnte auf Grund des histologischen Bildes der primären und besonders der sekundären Rinde der einwandfreie Beweis erbracht werden, daß alle bisher untersuchten Bernstein-Inklusen dieser Art der Gattung *Pinus* zuzurechnen sind.

Damit wird der von H. CONWENTZ geprägte Sammelbegriff der „Bernsteinkiefern“, der ausschließlich auf holz-anatomischen Befunden aufgebaut war, und welcher bislang Föhren und Fichten umfaßte, auf die eigentliche Gattung *Pinus* eingeengt. Immer noch aber bleibt der Begriff *Pinus succinifera* (CONW.) emend. die Bezeichnung für eine fossile Sammelart innerhalb der Gattung.

Zu dem Schluß, die Bernsteinspender wegen ihrer großen Ähnlichkeit mit den rezenten Föhren als *Pinus*-Arten anzusprechen, gelangte durch den morphologischen Vergleich der allerdings zahlenmäßig nur sehr geringen Nadel- und Kätzchenfunde bereits auch R. KLEBS (CASPARY-KLEBS 1906). Da aber bei dieser Schlußfolgerung die Tatsache außer Betracht blieb, daß nicht viel weniger Nadelfunde vorlagen, die auch *Picea*- und selbst *Abies*-Arten zugeordnet wurden, war diese Namengebung bislang durch die Beobachtung nicht gestützt.

Die Bernsteinkiefern einer mit „*Pinites*“ anzusprechenden Gattung zuzurechnen, ist nunmehr bei der so weitgehenden Übereinstimmung dieser tertiären Föhren mit den rezenten Arten auch hinfällig. Selbst der Hinweis auf den fossilen Charakter der Bernsteinkiefern berechtigt nicht, von nur *pinus*-ähnlichen Arten zu sprechen. So wird auch mit dem Ergebnis vorliegender Arbeit wenigstens auf einem Teilgebiet inhaltlich und formal der innige Zusammenhang zwischen der Tertiärflora und der rezenten Pflanzenwelt im mikroskopischen Bereich sichergestellt. Auf große gesehen, ist das nicht weniger bedeutungsvoll, als wenn dieser Beitrag zur Paläohistologie eine isolierte Lebensform betreffen würde.

Auf den Lackfilmen von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. konnten dank des vorzüglichen Konservierungsmittels, des Bernsteins, alle für rezente Föhren charakteristischen Einzelheiten des Gewebeaufbaues bis in unwahrscheinliche Feinheiten wiedergefunden werden.

### 1. Das Holz

Die Markkronen sind typisch wie bei den jetztzeitlichen Kiefern. Die Jahresringe sind charakteristisch eng mit besonders schwach entwickeltem Spätholz, dieses mit auffällig dünnen Membranen. Die Tüpfelung der Längstracheiden ist normal, doppelt

behöft. Im Splint auch Tüpfelung der Tangential-Membranen. Die Kreuzungsfelder der Markstrahlen (Frühtracheiden gegen Markstrahlparenchymzellen) sind nur an intakten Fraßsplintern einwandfrei zu beobachten und besitzen i. a. zwei kleine bis höchstens mittelgroße, kreisrunde Tüpfel von piceoidem Typ.

Quertracheiden sind ohne Zackenmembranen.

Besonders gut fixiert sind die papillösen Sekretzellen und die prismatischen Geleitzellen der senkrechten Harzkanäle (beide oft mit Zellkern).

Anomales Holzparenchym, wie es für Stamm und dicke Äste der jetztzeitlichen *Pinus*-Arten nach schwerer Verwundung kennzeichnend ist, wurde dagegen im *Brack* nur selten gefunden.

## 2. Die primäre Rinde

Im Querschnitt zum Beispiel eines 17jährigen, dünnen Zweigleins lagen in der primären Rinde 16 riesig-große, in tangentialer Richtung gestreckte (nicht erkennbar durch sekundäres Dickenwachstum verzogene!), senkrechte Harzkanäle. Diese hohe Zahl sehr großer, senkrechter Harzkanäle der primären Rinde ist ein beachtlicher Hinweis auf eine ihrem Wesen nach recht harzungswillige Föhrenart (wie es zum Beispiel *Pinus resinosa* AIT. ist) und auf die Tatsache, daß nicht nur ausschließlich Verwundungen die Menge der Harzproduktion beeinflussen, sondern daß auch art-spezifische Bedingungen und ernährungs-physiologische Ursachen für die gesteigerte Harzbildung in Betracht kommen.

## 3. Die Kambialzone, einschließlich der jüngsten sekundären Rinde

Das beste Untersuchungsobjekt ist die frisch aufgeschlagene Schichtfuge der Bernsteinzwiebäcke. Zwischen oft relativ starken Siebzellenpaketen liegen schmale tangentielle Bänder meist brauner Kettenparenchymzellen. Sie zeigen im Tangential-schnitt nicht selten Plasmolysebilder. Enthalten diese Zellen charakteristische, säulenförmige, monokline Calciumoxalat-Monohydrat-Kristalle, so sind diese bereits in Kambiumnähe, in der ersten, jüngsten Rindenzone, entstanden. — Die älteren Rinden-zonen II/III sind durch die Dilatation der Kettenparenchymzellen gekennzeichnet. Sie führt zur fortschreitenden Störung des primären histologischen Bildes. Die mit sehr großen und dicht beieinanderliegenden Tüpfelfeldern der Radial-Membranen ausgestatteten Siebzellen behalten selbst noch in Rindenzone III ihre ursprüngliche Gestalt und kollabieren nicht.

## 4. Die systematische Untersuchung der toten Borke

Ihr sind wegen der großen Sprödigkeit enge Grenzen gezogen, nicht zuletzt durch die Festigkeitsdifferenzen der verschiedenen Zonen dieses Gewebes. In den Inseln verkorkter, sekundärer Rinde sind (sehr oft stark dilatierte) Kettenparenchymzellen und zu strukturlosen, dichten Bändern zusammengedrückte ehemalige Siebzellenpakete charakteristisch. Die sehr dünnwandigen Korkparenchymzellen treten (in ihrer typischen Anordnung als zum Teil radial gestreckte Zellen) vornehmlich im Radialschnitt deutlich hervor. Die Zellen des steinharten Buchtenkorks zeigen be-

sondere Einzelheiten: In Quer- und Radialschnitten fallen die außerordentlich verschieden gestalteten, dunklen Zellräume des in radialen Reihen aufgebauten, dickwandigen Buchtenkorks auf.

Im Tangentialschnitt tritt die zum Teil starke Verzahnung der oft mächtig dicken Radial-Membranen mit Plasmodiesmenbildungen hervor. In Boden- und Deckennähe der Zellen sind die Radial-Membranen nur gewellt oder geschwungen und bilden in der eigentlichen Tangential-Ebene annähernd Polygone. In den Tangential-Membranen der Mehrzahl der Buchtenkork-Lagen finden sich feinste dunkle Punktierungen: Plasmodiesmen-Durchtrittsstellen. In manchen Buchtenkork-Lagen sind diese Tangentialflächen mit kleinen, stäbchenförmigen oder flächigen, oft kristallographisch gut ausgebildeten Membrankristallen besetzt.

Die Zellen der Grenzschicht zwischen Buchtenkork und Korkparenchym werden fast regelmäßig wegen der feinen Radialwände in tangentialer Richtung aufgerissen (abgedeckt). Dann wird in ihnen das fixierte, tropfig-schaumige oder blasig-schaumige Plasma und der oft an der Tangential-Membran anliegende Zellkern sichtbar.

Trotz dieser Großzahl von Einzelbeobachtungen im histologischen Aufbau der Zweige, Äste und Stämme ist eine Einordnung der *Pinus succinifera* (CONW.) emend. in das auf den anatomischen Verhältnissen rezenter Kiefern beruhende System nicht möglich: Das Fehlen von Zackenmembranen der Quertracheiden und das gleichzeitige Auftreten der piceoiden Tüpfelung der Kreuzungsfelder machen eine Einordnung unmöglich. So scheint es zur Zeit, daß der Bernstein von ausgestorbenen Föhren geliefert worden ist.

*Pinus succinifera* (CONW.) emend. ist durch diese Untersuchungen das erste fossile Objekt, von dem der histologische Aufbau der Achsenorgane bis in alle Einzelheiten bekannt geworden ist. Damit liefern die Bernsteinkiefern einen beachtlichen Beitrag zur Paläohistologie. Die weitgehende Übereinstimmung mit dem Gewebeaufbau rezenter Kiefern zeigt eine überraschende histologische Konstanz innerhalb der Gattung *Pinus* über ungefähr 50 Millionen Jahre hinweg und berechtigt dazu, die Bernsteinföhren als echte *Pinus*-Arten (nicht mehr als *Pinites*) zu bezeichnen oder sie zur Gruppe *Pinuxylon* GOTHAN 1905 zu rechnen.

## B. Der Harzungsprozeß

Es liegt in der Natur der Aufgabenstellung, daß mit der Frage nach der Anatomie der Achsenorgane und derjenigen nach der systematischen Stellung der Bernsteinkiefern auch zugleich die Frage nach der Ursache und dem Wesen des Harzungsprozesses, der Succinose, eingehend behandelt wurde. Dabei stellte es sich heraus, daß die zweifelsfreie Deutung vieler pathologischer Gewebebilder von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. nicht ohne unmittelbaren Vergleich mit rezenten Objekten möglich war. Aber auch die Untersuchung stark harzender, frischer bzw. im Heilungsprozeß befindlicher älterer Wunden, wie sie in ihrer Unregelmäßigkeit in der freien Natur entstehen, erbrachte wohl ähnliche Gewebebilder, vermochte aber nicht, ohne große Unsicherheitsmomente zu belassen, bis zur Klärung des Fragenkomplexes vorzudringen. Erst das planvolle Verwundungsexperiment sollte zur Lösung führen. Zunächst wurden vertikale, später horizontale Wunden an Stämme sonst gesunder Versuchsbäume gesetzt und die Gewebereaktion im mikroskopischen Bild im Laufe längerer Zeit — mehrere Jahre — verfolgt. Dabei zeigte es sich, daß besonders die

zweite Art der Verwundung geeignet ist, experimentell klare Gewebebilder der Succinose und der anschließenden Wundheilung zu geben. Diese erst führten zum Erkennen und richtigen Deuten des anomalen histologischen Aufbaus der Rinden- und Borkengewebe der Bernsteinkiefern. Die genaue Schilderung dieser Versuche an rezenten Föhrenarten und ihrer Gewebereaktionen erfolgt an anderer Stelle, beginnend mit *Pinus nigra* ARN. (SCHUBERT 1958). Hier kann nur insoweit auf diese Untersuchungen eingegangen werden, wie sie in unmittelbarem Zusammenhang mit den Harzungsverhältnissen bei *Pinus succinifera* (CONW.) emend. stehen. —

Wird ein lebensächtiger Kiefernstamm bis ins jüngste Holz verwundet, so treten bekanntlich nach kürzester Zeit aus diesem freigelegten Holz zunächst kleine, dann sich vergrößernde, honig-gelbe, klare Harztröpfchen aus. Die aus der lebenden Rinde hervorquellenden Tröpfchen sind oft milchig-trübe, gelb-weiß. Dieser Harzaustritt erfolgt in mehr oder weniger großer Menge, ist stark abhängig von der Jahreszeit der Wundsetzung und versiegt nach einiger Zeit, wobei nicht selten das austretende Harz zu einer halbfesten, amorphen Masse verhärtet. Man ist geneigt, diese Harztropfenbildung als ein einfaches Ausfließen vorgebildeten Harzes nach dem Anschlagen senkrechter und vor allem waagerechter Harzkanäle (in den mehrschichtigen Markstrahlen) anzusehen. Gewiß ist der Beginn des Harzflusses durch diesen Vorgang gekennzeichnet. Aber schon bald geht dieser Prozeß über in einen sehr komplizierten, gesteuerten Ablauf des Geschehens, bei dem Harzbildung und Harzfluß ineinander greifende Teilvorgänge sind. Der eigentliche Harzbildungsprozeß ist an lebensächtige parenchymatische Elemente gebunden. Es sind besonders die Kambialzone und die jüngste Rindenzone I, im Holz auch die begleitenden Parenchymzellen der eigentlichen Harzkanäle und diejenigen der Markstrahlen. Diese Erkenntnis wurde durch die Gewebebilder von *Pinus succinifera* (CONW.) emend. in ihrer wahrhaft idealen Fixierung eingeleitet und in fortgesetztem Vergleich mit dem Experiment an rezenten Kiefernarten ausgebaut. Diese wechselweise Arbeit am fossilen und am jetztzeitlichen Objekt hat sich als ungemein befruchtend erwiesen und verhindert, daß die Deutung der Bilder der frühtertiären Föhrenarten auf nicht kritikfestem Boden erwuchs.

Der augenfälligste Reaktionsort auf einen Verwundungsreiz ist das Kambium. Bei Verwundung in der Vegetationszeit setzt eine abnorme Gewebebildung sogleich in beiden Richtungen ein — holzwärts und rindenwärts. Im Holz nimmt die Zahl der Harzgänge schlagartig zu. Ihr Aufbau erfolgt vielfach nicht mehr aus exakt differenzierten eigentlichen Sekret- und Geleitzellen mit einem nicht selten beachtlich weitem, schizogen entstandenen Interzellulargang, vielmehr bilden sich oft zahlreiche anomale Harzkanäle, eingebettet in mehr oder weniger ausgedehntes Holzparenchym. Dabei verkleinert sich der eigentliche, zentrale Interzellulargang nicht selten bis zum vollständigen Schwund. So kann ein im Querschnitt sichelförmiges Harzungsfeld, räumlich gesehen eine mehrere Zentimeter hohe bogig gekrümmte Gewebepatte, entstehen, von der aus das umgebende Tracheidengewebe durch Imbibition der Membranen und der Zellumina verkient. Mit dem Fortschreiten des Wundheilungsprozesses klingt auch die Bildung anomaler Holzelemente des Harzungsfeldes ab.

Zum Studium des Verharzungsvorganges des Holzes erwies sich das fossile Material des Bernsteins demjenigen der jetztzeitlichen Föhren überlegen. Es hat die einzelnen Stadien der Harzdurchdringung in einmalig guter Fixierung bewahrt. Lebendes, frisch verkientes Holz verschmiert beim Schneiden und kann erst nach konservierender Entharzung untersucht werden. Dadurch werden allerdings die rein histologischen Zusammenhänge klar, aber die differenzierenden Feinheiten des



eigentlichen Harzungsprozesses, wie sie sich im Chemismus der Zellen darstellen, gehen verloren.

Ein zweiter, vielleicht wichtigerer Schwerpunkt der Harzbildung liegt in den mehrschichtigen, der Anlage nach harzkanalführenden Markstrahlen. In ihnen kommt es im Zustand der Succinose zu einem echten Harzfluß, der nicht selten Sekret- und Parenchymzellen nach ihrer Lösung aus dem Gewebeverbande so radikal ausschwemmt, daß im Tangentialschnitt nur noch eine von den begrenzenden Längstracheiden gebildete, harzerfüllte, ellipsenähnliche, zellfreie Figur verbleibt. Der physiologische Prozeß der Harzbildung greift — entsprechend seiner für alle Parenchymzellen geltenden Gesetzmäßigkeit — auch auf die Markstrahlparenchymzellen der normalen, einschichtigen Markstrahlen über. Auch ihr Zellinhalt verfällt der harzigen Degeneration unter sehr starker Erhöhung des Binnendruckes, so daß die ursprünglich prismatisch gestreckten Zellen nunmehr ellipsoidische oder kugelige Gestalt annehmen. Wenn im Endzustand der Succinose auch diese Markstrahlen im Tangentialfilm des Bernsteinpräparates als zellfreie, mit gelbem bis rotbraunem Harz erfüllte Figuren erscheinen, so müssen die ursprünglichen Markstrahlen durch Verletzung oder Lösung des Gewebeverbandes von Holz und Rinde geöffnet worden sein. Dabei wird es zu einer ökologisch-physiologisch sehr wichtigen Frage, ob diese Öffnung der Markstrahlen ausschließlich durch einen Wundreiz verursacht ist.

Will man nunmehr den Harzbildungsprozeß in der Kambialzone und in der (bei rezenten Kiefern maximal ca. 6 mm mächtigen) lebenden Rinde, der Safthaut beobachten, so erscheint das Studium der Succinose, in diesem Gebiet der *Pinus succinifera* (CONW.) emend. wenig erfolgversprechend. Da für diese Untersuchung jede Vorarbeit an rezenten Kiefern fehlte, waren ausgedehnte, grundlegende, eigene Untersuchungen durchzuführen. Neben dem Entwicklungs- und Alterungsprozeß der normalen, gesunden Rinde (und Borke) mußte die Gewebereaktion in der Safthaut nach einem experimentell gesetzten Wundreiz ermittelt werden. Dabei zeigte sich als erstes eine im Vergleich zum Holzkörper sehr viel größere Plastizität der lebenden Rinde, genauer gesagt, ausschließlich ihrer parenchymatischen Elemente. Die Siebzellen sind bei ihrer Anlage und Ausbildung bereits anatomisch und physiologisch festgelegte und spätestens in Rindenzone II ausdifferenzierte Gewebebestandteile. Sie werden von einer ölig-harzigen Plasmaentartung nicht betroffen. Aber die Reaktion der in tangentialen Lagen angeordneten Kettenparenchymzellen und der in radialer Richtung verlaufenden Rindenstrahlen ist mannigfach.

Die eindrucksvollsten Bilder der Succinose lieferten die in tangentialer Richtung oft weit ausgedehnten, in radialer Erstreckung aber nur wenige Zellreihen umfassenden Reste der Safthaut auf der Schichtfuge von Zwiebäcken. Diese Bernsteinstücke bestehen aus meist knochigem oder stark flomigem, kaum je aber aus klarem Stein. Sie sind als meist flache Harzausscheidungen im Innern des Astes oder Stammes innerhalb der Safthaut entstanden. Es erfolgte harzige Degeneration der gesamten Kambialzone. Diese bedingte durch Trennung des Holzes von der Rinde Harzausfluß aus den Markstrahlen. Zudem entarteten in gleicher Weise die jugendlichen Kettenparenchymzell-Lagen der Rindenzone I/II und schieden Harzöl aus. Dadurch wurde eine starke Sprengwirkung im Gewebe ausgelöst, so daß der Gewebeverband gerade dieser zartwandigen Elemente zerstört wurde. Besonders die Tangentialfilme dieser Zwiebackspaltfugen geben Aufschluß über den Prozeß der Succinose. In den jugendlichen Kettenparenchymzellen kann man die verschiedenen Stufen der Plasma-Degeneration verfolgen:

Ausscheidung von zum Teil großen, hellen, kugeligen Öltröpfen im plasmatischen Wandbelag,  
 Aufreißen von unregelmäßigen „Fenstern“ im Plasma,  
 Dispersion des braunen Plasmas in kleine Tropfen und Fladen,  
 Zusammenfließen zu großen, zum Teil riesigen, an die Zellwand angelehnten Halbkugeln und Fladen.

Es ist nicht anzunehmen, daß in den farbstofffreien und ebenfalls der öligen Plasma-Degeneration unterliegenden Rindenstrahlzellen dieser Prozeß anders verlaufen sein wird, auch wenn er hier nicht so sinnfällig zu verfolgen ist wie in den Kettenparenchymzellen. Die Ölbildung braucht aber grundsätzlich durchaus nicht mit dem Absterben des Plasmas verbunden zu sein. Denn in den spezialisierten Sekretzellen und unter Umständen in den Geleitzellen der Harzkanäle entsteht das Öl als „normales“, das heißt regelmäßiges Stoffwechselprodukt, ohne daß die Lebensfähigkeit selbst auf viele Jahre hinaus beeinträchtigt wird. Im Stadium der maximalen Ölbildung befindet sich das Plasma der Kettenparenchymzellen (oft in langen Reihen und in großer Fläche) scheinbar in Vakuolisierung oder von blasig-schaumiger bzw. tropfig-schaumiger Struktur, in Wirklichkeit im Zustand der Emulgierung des Harzöls.

Die Häufigkeit und Ausdehnung dieser Zwiebäcke über die Größe einer Hand und ihre nicht selten mehrere Zentimeter erreichende Mächtigkeit sprechen für die Intensität der inneren Harzausscheidung. Diese beiden Tatsachen erwecken aber auch Bedenken: Kann diese Art der Bernsteinharzbildung die Antwort auf einen äußeren Wundreiz sein? Selbst bei sehr tiefreichender Verwundung der harzungswilligen subtropischen Kiefern Floridas (*P. palustris* MILLER und *P. elliottii* ENGLM.) konnte in über drei Jahre fortgesetzten Verwundungsexperimenten eine derartige Harzung nicht beobachtet werden.

So zeigt sich in diesem Prozeß der „inneren Harzung“ das erste und bisher einzige eigentliche Spezifikum der Succinose der Bernsteinkiefern.

Seine kausale Erklärung stellt somit nunmehr das Kardinalproblem des Bernsteins dar. Nach dem heutigen Stande unserer Erkenntnisse ist eine weitere Klärung durch ein vertieftes Studium der Zwieback-Inklusen und zugleich durch ernährungs-physiologische Experimentaluntersuchungen an rezenten Föhren-Arten zu erwarten. Die bisher verfolgten Gedankengänge, die gesteigerte Harzbildung der Bernsteinkiefern ausschließlich oder doch vornehmlich als Ausdruck einer Wundsetzung zu betrachten, erscheinen vor allem im Falle der Zwiebäcke nicht mehr hinreichend.

Besonders in Tangentialfilmen zeigen die Rindenzonen II/III im Zustand der Succinose weitgehende Veränderungen. Einmal ist die Anzahl der Rindenstrahlen, hauptsächlich der einschichtigen gegenüber dem normalen Zustand stark vermehrt. Dann aber wird mit der kugeligen Anschwellung der Rindenstrahlzellen der Strahl selbst im Schnitt sehr bauchig, und die angrenzenden Siebzellen bzw. Kettenparenchymzellen sind in ihrer ursprünglichen Anordnung wegen ihrer geringen Widerstandsfähigkeit verschoben. Hier in den Rindenstrahlen wirkt sich der Binnendruck intensiver als in den Markstrahlen des Holzes aus, so daß recht gestörte Gewebebilder entstehen. Nicht selten führt der Harzungsdruck zur Auflösung des Gewebeverbandes, und so erscheinen vornehmlich im Radial- und Querschnitt nur schmale Gewebereste zwischen mächtigen Harzbänken.

Unter den sehr zahlreichen Präparaten der in Succinose befindlichen Rinde mit ihren bis ins feinste fixierten Einzelheiten hat sich weder in den primären Sekretzellen

der senkrechten wie waagerechten Harzgänge noch in den sekundär zu Sekretzellen gewordenen Parenchymzellen der Rindenstrahlen auch nur einmal eine Beobachtung machen lassen, die eine ölig-tropfige Entartung der feinen Zellhäute auch nur andeutete. So konnte auch an dem so unübertrefflich fixierten fossilen Material kein Hinweis auf eine „resinogene Schicht“ der Zellwand, wie sie von A. TSCHIRCH (1889) rein hypothetisch angenommen wurde, gefunden werden. Die Beobachtungen an Rindenstrahlen in Succinose lassen vielmehr deutlich erkennen, daß aus den sehr aufgebauchten Rindenstrahlen das Sekret in die ursprünglichen Interzellularräume eingedrungen ist (aller Wahrscheinlichkeit nach durch Diffusion im dünnflüssigen Zustand). Damit wurde hier die „Luft“ verdrängt, die weiteren Lebensbedingungen für die Rindenstrahlzellen ausgesprochen anaerob. Es trat eine weitere Begünstigung der Reduktionsprozesse ein, zu denen die Terpenbildung aus Kohlehydraten gehört. Ist also einmal die harzige Plasma-Degeneration eingeleitet, so ist weiterhin der eigentliche Harzbildungsprozeß ein autokatalytischer Vorgang.

In direkter Abhängigkeit von einer Wunde, aber nur in mittelbarer Beziehung zum Harzbildungsprozeß finden sich Gewebebilder der Bernsteinkiefern, die in der jüngsten, sonst noch embryonal verbliebenen Kettenparenchymzellen-Reihe ein kleinzelliges Wundparenchym bzw. ein großzelliges Wucherungsparenchym zeigen. Aus dem Verwundungsexperiment an verschiedenen Föhrenarten ergab sich einwandfrei, daß es sich im zweiten Falle um eine durch plötzlichen Stau des normalen Saftstromes hervorgerufene hypertrophe Bildung handelt. Im ersten Fall dagegen liegt die Bildung eines durch die Wundnähe sehr weit nach den Rindenzonen I/II vorverlegten Folgermeristems vor, wie es normalerweise erst als Phellogen aus alten Kettenparenchymzellen der Rindenzone III entsteht. Dieses Wundparenchym wird aber nur manchmal zu einer vorverlegten 1. Korklamelle. Oft jedoch degenerieren diese Zellen der jugendlichen Kettenparenchymzellen-Lage vollkommen unter Bildung milchiger Harzprodukte; sie tragen zu ihrem Teil zur Bildung der Zwiebäcke des Bernsteins bei.

In anderen Bernstein-Inklusen scheint der Succinose-Prozeß auch noch in der schon abgestorbenen jüngsten Borke verlaufen zu sein. Doch dies ist eine Täuschung. Vielmehr hat in den Objekten solcher Präparate die Harzbildung mit ihren charakteristischen Folgeerscheinungen auch die Zonen II/III der sekundären Rinde erfaßt, ehe die Vorverlegung der Bildung der Korklamellen die äußeren Lagen aus dem Stoffwechselgeschehen ausschied. Mit dem hermetischen Abschluß durch die zwar dünnen aber absolut undurchlässigen Buchtenkork-Schichten blieb das Bild der verharzten und dann verhärteten Rindenbezirke so gut erhalten, daß gerade von ihnen noch am ehesten Präparate der sonst bröckelnden und daher so schwer zu behandelnden Borke zu gewinnen sind.

### C. Vom Leben und Sterben der Bernsteinwälder

#### 1. Betrachtung der Bernstein-Inklusen unter pflanzengeographischen Gesichtspunkten

Die paläobotanische Seite des Bernsteinproblems würde nicht genügend durchleuchtet werden, bliebe sie auf die Diskussion der anatomischen und physiologischen Fragen der eigentlichen Harzspender beschränkt. H. CONWENTZ (1890) hat sich bereits bemüht, eine Kombination seiner holzanatomischen Untersuchungen mit den

damals bekannten Nadel- und Kätzchenfunden herzustellen, um eine genaue Art-diagnose zu gewinnen. Es ist ihm nicht gelungen — nicht zuletzt wegen der nur geringen Zahl der zur Verfügung stehenden Inkluden. Bei der Nachlaßbearbeitung des von R. CASPARY in Jahrzehnten gesammelten und untersuchten Materials hat R. KLEBS auch alle bis zum Jahre 1906 bekanntgewordenen Nadeln und Blütenstände nochmals kritisch durchforscht und — soweit das möglich war — eine Artscheidung versucht. Das Bemühen, eine Zusammengehörigkeit von Nadeln und Blütenkätzchen zu erkennen, ist auch hier gescheitert. Dem letzten großen Sammler und Kenner der Bernstein-Inkluden A. BACHOFEN-ECHT (1949) fällt auf: „Die Nadeln der Koniferen sind im Verhältnis zu den sicher sehr großen Beständen nicht häufig“. Sie stellen deshalb, so eigenartig es erscheint, für die Bernsteinforschung ein Objekt nachgeordneter Bedeutung dar, könnten aber bei genügender Anzahl von außerordentlichem Werte sein.

Ein Kabinettstück eines Nadelpaares aus des Verfassers Besitz ging mit dem genauen Untersuchungsprotokoll im Kriegsgeschehen verloren. Es war ein vollkommen unversehrtes, ausgewachsenes, aber noch frisches zweinadeliges Bündel. Die intakte, ca. 1 cm hohe, waagrecht gerunzelte, silbern glänzende Nadelscheide ließ vermuten, daß sie „bleibend“ war. Die einzelne ca. 7 cm lange Nadel war kaum tordiert, hatte eine 1 mm lange, scharfe Spitze; die Nadelränder waren deutlich gezähnt. Weitere diagnostisch verwertbare Einzelheiten, zum Beispiel über Zahl und Anordnung der sehr gut erkennbaren Spaltöffnungen, sind leider nicht mehr in sicherer Erinnerung. Im ganzen hatte das Nadelpaar große Ähnlichkeit mit einem solchen von *Pinus nigra* ARN. — Der Verlust dieses Stückes ist um so schmerzlicher, als diese Inkluse im Vergleich mit den in der Literatur bislang beschriebenen in ihrer Vollkommenheit vom Nadelkissen bis zu den Nadelspitzen besonders beweiskräftig war.

Die anatomische Untersuchung des Bernsteinholzes im engeren Sinne hatte (wie ausführlich dargelegt wurde) die Frage nicht zu entscheiden vermocht, ob die hauptsächlichsten Harzspender der Gattung *Pinus* oder *Picea* angehörten oder einer Sammel„art“ mit Merkmalen beider Gattungen zuzurechnen seien. Erst die Ausdehnung der histologischen Untersuchungen auf Rinde und Borke hat eindeutig erwiesen, daß es sich bei den Harzproduzenten nur um Kiefern gehandelt haben kann. Diese Erkenntnis wiederum ist ein grundsätzliches Argument pflanzengeographisch-ökologischer Art für das Bemühen, Bilder der Bernsteinwälder zu rekonstruieren: die i. a. große Luftfeuchtigkeit liebenden Angehörigen der Gattung *Picea* meiden trocken-warme Klimatalagen.

Wie ordnen sich nun die bisherigen Funde von Nadeln und Blütenkätzchen in dieses Bild ein? Einem einzigen scheinbar sicheren *Picea*-Fund stehen 11 Inkluden von Föhren-Arten gegenüber, die von GOEPPERT, CONWENTZ, CASPARY und schließlich KLEBS auf 8 verschiedene *Pinus*-Spezies verteilt worden sind. Wenn auch die Art-abgrenzung verschiedener Nadeln bzw. Nadelbruchstücke zu einer oder der anderen Species mehr oder weniger zweifelhaft bleibt, so fallen doch zwei Punkte besonders ins Gewicht:

1. die absolut genommen so überaus geringe Anzahl von Nadeleinschlüssen der eigentlichen Harzspender,
2. das gleichzeitige Auftreten von 2-, 3- und 5nadeligen Kiefern, von denen die eine oder andere zwar größere Ähnlichkeit, nie aber Übereinstimmung mit einer rezenten Spezies hat.

Es ist jedoch auch nicht zu übersehen, daß die Gesamtzahl der geborgenen Föhrennadeln (selbst wenn man mit Recht annimmt, daß eine noch größere Anzahl der wissenschaftlichen Beobachtung entgangen sei) klein ist. Dies ist besonders auffällig, zieht man zum Beispiel die Vielzahl von mehr als 70 wohl erhaltenen Inkluden der Cupressineen in Betracht.

Faßt man die bisherigen Ergebnisse der Holz- und rindenanatomischen Untersuchungen mit denjenigen der Nadelfunde zusammen, so ist soviel gewiß:

2-, 3- und 5nadelige Kiefernarten sind in den Bernsteinwäldern vertreten gewesen. Allerdings sind Rinden einer 5nadeligen Art, insbesondere einer der Sektion *Strobus* — erkennbar an ihren spezifisch „würfel“ähnlichen Calciumoxalat-Kristallen — noch nicht nachgewiesen worden.

Damit ist die eingangs dieser Arbeit aus pflanzengeographischen Gesichtspunkten der jetztzeitlichen Flora abgeleitete Vermutung bestätigt, die Bernsteinwälder seien in bezug auf die Kiefern Mischbestände gewesen.

Erscheint schon die Aufgabe, ein möglichst vollständiges morphologisch-anatomisches Bild der Bernsteinkiefern zu entwerfen, wenigstens zur Zeit noch unlösbar, so stößt der Versuch, ein Bild der Bernsteinwälder auf Grund anderer Inkluden zu zeichnen, auf noch größere Schwierigkeiten. Aber die vorliegenden anatomischen Untersuchungen helfen doch einen Schritt weiter.

Die in der Nachbarschaft männlicher Blütenkätzchen, zum Beispiel von R. KLEBS (1906) in zwei von vier Inkluden gefundenen Pollen haben außer den für die Gattung *Pinus* charakteristischen Luftsäcken keine Besonderheit erkennen lassen. Ein seiner Zeit im Botanischen Institut der Universität Königsberg/Pr. größer angelegter Versuch einer pollenanalytischen Untersuchung ist schließlich daran gescheitert, daß definierbarer Pollen im Bernstein wider alle Erwartung nur sehr spärlich gefunden wurde. Auch im Verlauf der vorliegenden Arbeit mit ihren mehreren Tausenden von Filmen fand sich Kiefernpollen nur zweimal und dann nur in kleineren Mengen. Das kann allerdings seinen Grund in der Art des gewählten Untersuchungsmaterials (Brack) haben. Denn wie es möglich war, auf den Schichtfugen von Schrauben gelegentlich die Fladen verdrückter Wassertropfen und vom Winde verwehten anorganischen Staub mit Hilfe der Lackfilmmethode zu finden, so besteht die Aussicht, am gleichen Ort mit derselben Arbeitsweise auch häufiger Pollen zu beobachten. Eine neue systematische Untersuchung unter diesem Gesichtspunkte dürfte sich lohnen.

Spielen also Nadeln und Pollen im jetzigen Stadium der Bernsteinforschung nur eine sehr untergeordnete Rolle, so kommt dem Studium der Begleitflora ganz erhebliche Bedeutung zu. Abgesehen von vereinzelt älteren Veröffentlichungen über Pflanzenfunde im Bernstein, siehe FR. KIRCHHEIMER (1937) — das Hauptinteresse galt verständlicherweise von je den tierischen Inkluden —, sind es die großen systematischen Arbeiten von R. GOEPPERT & A. MENGE (1883), H. CONWENTZ (1886) und CASPARY-KLEBS (1906), die sich mit diesem Thema mehr oder weniger intensiv beschäftigen. Vornehmlich die Forschungsergebnisse dieser Männer bilden den Grundstock für das bisherige Bild „des Bernsteinwaldes“.

Um bei einem kritischen Versuch, Waldbilder der Bernsteinzeit zu entwerfen, nicht grundsätzlich fehlzugehen, sind zunächst zwei Fragen ganz besonders zu beachten: Die absolute und relative Häufigkeit der in den Inkluden gefundenen einzelnen Begleiter der Bernsteinkiefern und die Umstände des Fossilierungsprozesses. Blätter geringer Größe aller Art — vor allem Schuppenblätter von wenig spezifischer Gestalt —, kleine Blüten und Blütenstände sowie kleine, leichte Früchte und Samen, besonders auch Haare junger Triebe und Blätter von *Quercus*-Arten, sind in erster Linie

vom Winde auf frische, fängige Schrauben geweht und vom nächsten Harzfluß überdeckt worden. Dieser Vorgang hat eine ausgesprochen selektive Bedeutung; und es ist nicht zu erwarten, daß die Gesamtheit der Einschlüsse der wirklichen floristischen Zusammensetzung quantitativ entspricht. Gegen diese Wertung der selektiven Seite des Fossilierungsvorganges spricht auch nicht der gelegentliche Fund eines größeren Blattes oder gar einer großen Blüte oder des Bruchstückes eines sehr großen Blattes (zum Beispiel desjenigen einer Palme).

Tropfen frischen, leicht flüssigen Harzes können im Fließen oder Fallen Teile von rindenbewohnenden Moosen und Flechten oder von Bodenpflanzen umhüllt haben. Auf diese Art der Fossilierung ist mit größter Wahrscheinlichkeit die relativ große Anzahl der von R. KLEBS beschriebenen Leber- und Laubmoose zurückzuführen. Gerade sie ergeben ein beachtliches Argument für die Rekonstruktion der Waldbilder, das sorgfältigster Berücksichtigung bedarf. K. MÄGDEFRAU (1958) hat neuerlich einen weiteren Beitrag zur Moosflora des Bernsteins beigesteuert.

Alle Vorgänge der Inkludierung sind stark zufallsabhängig, und der Weg aller Inkluden durch Raum und Zeit bis zum Tage der Untersuchung ist so vielen Möglichkeiten ausgesetzt, daß es sehr fraglich erscheint, welchen Beweiswert gerade die geborgene Begleitflora für die Aufgabe besitzt, den Aufbau wirklichkeitsnaher Waldbilder zu vermitteln.

Unsere Kenntnisse der Gymnospermen- und Angiospermenflora des Bernsteins nach den Untersuchungen der oben genannten Forscher datieren aus den 80er Jahren der vergangenen Jahrhunderts, diejenigen von CASPARY-KLEBS aus dem ersten Jahrzehnt dieses Säkulums. Sie berücksichtigen die bis dahin aus dem Seestein und aus der noch geringen Bernstein„produktion“ der damaligen Gräberei stammenden Inkludenfunde. Diese Einschlüsse haben die Verfasser seiner Zeit unter Berücksichtigung vergleichbaren Herbarmaterials einer kritischen Untersuchung unterzogen. Dabei ergaben sich sehr häufig recht abweichende Deutungen desselben Objektes. Diese Tatsache allein beleuchtet die ganze Schwere der taxonomischen Arbeit aufs eindringlichste. Wenn sich auch H. CONWENTZ (in H. R. GOEPPERT & A. MENGE, Bd. 2, bearb. von H. CONWENTZ; 1886) „wesentlich auf die Beschreibung derjenigen Pflanzen beschränkt, welche mit einiger Bestimmtheit dem System eingeordnet werden können“, so gibt es noch genügend grundsätzliche Bedenken gegen diese Methode der „Artbestimmung“ soweit sie auf dem überkommenen Blattmaterial basiert. Den unmittelbaren Beweis für Fragwürdigkeit und Grenzen dieser rein vergleichend-morphologischen Arbeitsweise haben (zunächst nur) orientierende Untersuchungen mit Hilfe der Kutikularmethode erbracht (KIRCHHEIMER 1937).

Die Vielzahl der Konvergenzerscheinungen im Bereich der Laubblätter ist wohl bekannt. Sie sind zum großen Teil anlagemäßig bedingt und reichen über alle systematischen Grenzen hinweg. In sehr vielen Fällen findet man Arten, ja Pflanzenindividuen mit einer großen Variationsbreite der Blattgröße und der Blattform, die durch Umwelteinflüsse gesteuert wird und die das Typische verwischen kann. Dazu kommen noch die aus „inneren“ Gründen gelenkten Entwicklungsprozesse der Folgeblätter, die das Problem der Heterophyllie bilden. Diese Mannigfaltigkeitserscheinungen, die bei gut bekanntem rezenten Material offenkundig sind, haben dem fossilen sicherlich nicht gefehlt. Der Hinweis auf diese Schwierigkeiten will aber ganz gewiß nicht den großen Wert der bislang vorliegenden, oben angeführten Arbeiten systematischen Charakters schmälern. Im Gegenteil: Diese Art der Fossilien-sammlung, -beschreibung, -benennung und -ordnung ist unbedingt notwendig. Wären nur diese Arbeiten im Maße der um ein Vielfaches vermehrten Inklusengewinnung und -sammlung

in der Zeit zwischen den beiden Weltkriegen fortgeführt worden! Bei aller Anerkennung der Notwendigkeit dieser Arbeitsweise sind aber die Grenzen dieser Methode abzustecken. Im besonderen ist die Frage nach dem Wert einer „Art“-bestimmung auf Grund von Blattfunden zu stellen, denn die großen Schwierigkeiten der Diagnose von Fossilien, die letztlich doch vornehmlich auf einem mit manchen Irrtumsmöglichkeiten behafteten Analogieschluß beruht, sind zu bedenken. Dagegen bedarf es keiner weiteren Darlegung, daß die Untersuchung gut erhaltener Blüten eine sichere Grundlage und auch diejenige von Samen und Früchten in charakteristischen Fällen zweifelsfreie Ergebnisse liefern.

Für die Braunkohlenfossilien hat bekanntlich FR. KIRCHHEIMER (1937 a) bereits den diagnostischen Wert von Blattfunden kritisch betrachtet und für stratigraphische Zwecke die Benutzung von Samen und Früchten als sicherer immer wieder betont.

Auf Grund obiger Überlegungen dürfen aber die Blatteinschlüsse im Bernstein als Ganzes nicht einfach als minder beweiskräftig beiseite geschoben werden. Im folgenden sollen vielmehr charakteristische Inklusen aus der bisher vor allem oder ausschließlich systematischen Betrachtung herausgenommen und dafür unter ökologische Gesichtspunkte gestellt werden.

So interessant in der Liste der Begleitflora der Bernsteinkiefern auch das Vorkommen von unerwarteten Seltenheiten sein mag, so haben doch größeren Wert die am häufigsten auftretenden Pflanzen. Dabei können nur die wenigstens durch sichere Bestimmung der Gattung gekennzeichneten Funde als typisch für ein Waldbild der Bernsteinzeit angesprochen werden. So kann mit einiger Aussicht auf Gültigkeit eine der Wirklichkeit nahekommende Vorstellung gewonnen werden. Außerdem ist (rückschließend von heute auf gestern) mit erheblichen Standortverschiedenheiten selbst auf kleinem Raum und zugleich mit dem Prozeß der Bildung von Folgeassoziationen zu rechnen. Man muß sich freimachen von der Vorstellung, die Bernsteinwälder hätten einem „Typus“ entsprochen. Ein von Sonne durchstrahlter Waldrand oder eine von Licht durchflutete Waldblöße haben selbst auf kleinem Areal ein anderes pflanzensoziologisches Gesicht gehabt als ein relativ dichter Baumbestand, auch wenn er aus lichthungrigen Kiefern aufgebaut war. Das qualitative wie quantitative Artenspektrum aus der Nähe eines kleinen Tümpels oder gar eines größeren Wasserlaufes wird sich sehr wesentlich von trockeneren Stellen unterscheiden haben. Daß zu den differierenden Licht- und Bodenverhältnissen auch Unterschiede in der Höhenlage — mit dadurch bedingten Änderungen des Temperaturganges, des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft und des Bodens — wesentlichen Einfluß auf die Zusammensetzung auch der frühtertiären Wälder ausgeübt haben, steht außer Zweifel.

Berücksichtigt man weiter noch die zu besprechenden geologischen Umstände jener eozänen Zeitepoche, die sicherlich sehr große Ausdehnung der Standorte und die langen Zeiträume des Bestehens der Wälder, so wird offenkundig, daß es den Tatsachen nicht gerecht wird, von einem Bernsteinwald schlechthin zu sprechen. Es ist vielmehr damit zu rechnen, daß örtlich unter Umständen recht verschiedene Ausprägungen der Kiefernwaldformationen bestanden haben. In diesem Sinne spricht auch die schon auf den ersten Blick so heterogen zusammengesetzt erscheinende Liste der Begleitflora. Dagegen wirkt sich günstig auf die gestellte Aufgabe der Rekonstruktion der Waldbilder der Umstand aus, daß im Tertiär die Entwicklung des Pflanzenreichs bereits soweit fortgeschritten war, daß ein Vergleich mit der heutigen Pflanzenwelt durchaus möglich erscheint. Unter all diesen Gesichtspunkten muß die bislang vorliegende Pflanzenliste betrachtet werden. —

Die letzte, sehr eingehende Durcharbeitung der Gymnospermenflora des Bernsteins stammt von R. KLEBS am Material von R. CASPARY aus dem Jahre 1906. Etwa 150 Inklusen dieser Pflanzengruppe wurden gründlichst untersucht. Das wichtigste Ergebnis ist das Überwiegen von Zweiglein der kleinblättrigen *Cupressaceen*. Von ihnen gehört ungefähr die Hälfte zur tertiären Sammelgattung *Thuites*, welche *Thuja*, *Thujopsis* und *Biota* umfaßt. Das so reichliche Vorkommen dieser Pflanzen mit ausgesprochen xeromorphem Bau der Vegetationsorgane in den Bernsteinwäldern kann auf phylogenetische wie auf ökologische Ursachen zurückgeführt werden. Es kann aber auch die Ursache in besonders günstigen Fossilierungsbedingungen liegen. (Leichte Brüchigkeit der Triebe und Kleinheit der Bruchstücke haben den Transport durch den Wind begünstigt.) Welcher der Faktoren für die Häufigkeit der Einschlüsse ausschlaggebend gewesen ist, und ob im besonderen die Dominanz der *Cupressaceen* (vegetative wie generative Sprosse) als ein ökologisches Charakteristikum der Bernsteinwälder angesprochen werden kann, soll zunächst noch dahingestellt bleiben.

Die Familie der *Taxodiaceen* tritt dagegen im Bernstein ganz zurück. Die Gattung *Taxodium* selbst ist bislang im Bernstein überhaupt noch nicht nachgewiesen worden. Von der in den europäischen Braunkohlenschichten des Tertiärs regelmäßig auftretenden Gattung *Glytostrobus* sind 9 Inklusen der Art *G. europaeus* gefunden. Diese Zweiglein mit ihren kleinen, breiten, anliegenden Nadeln haben Ähnlichkeit mit denen der Gattung *Sequoia*, von der R. KLEBS insgesamt nur drei Einschlüsse kennt. HEER hat sie bereits zu drei verschiedenen Arten gezählt. Im Gegensatz aber zu diesen zahlenmäßig geringen Funden in der CASPARYSchen Sammlung enthalten diejenigen der alten GOEPPERTSchen und MENGESchen Sammlungen viele Exemplare der zu *Sequoia langsdorffii* gezählten Einschlüsse. Diese große Differenz im Häufigkeitsbild einer Inklusenart ist ein überzeugender Hinweis auf die zufallsbedingte Zusammensetzung des gesamten Untersuchungsmaterials und damit auf die Fragwürdigkeit aller Schlußfolgerungen.

Hätten nicht die holz- und rindenanatomischen Befunde der Bernsteinkiefern in ihrer charakteristischen Art und ihrer Regelmäßigkeit unumstößlichen und richtungweisenden Wert, wären alle Versuche der Rekonstruktion von Waldbildern zum Scheitern verurteilt.

Von den beiden wärmeliebenden und zugleich xeromorphen Gattungen ist die jetzt lebende *Sequoia* an tiefgründigen, guten Boden gebunden. Das vollkommene Fehlen von *Taxodium* im Bernstein und das im Vergleich zu den Braunkohlenschichten nicht so zahlreiche Vorkommen von *Sequoia* sind nicht zu übersehen. *Taxodium* und *Sequoia* sind als wesentliche Braunkohlenbildner und als Charakterpflanzen feucht-warmer Landstriche anzusprechen. Ihr vollkommenes Fehlen bzw. ihr nur geringes Vorkommen im Bernstein stellt auch mit aller Deutlichkeit heraus, daß die Standorte der Bernsteinwälder gegensätzlich zu denen der eigentlichen Braunkohlenwälder gleicher und späterer Zeit gewesen sind.

Eine Reihe von unabhängigen Merkmalen spricht also dafür, daß trocken-warmes Klima — im Gegensatz zu den Lebensbedingungen der Braunkohlensümpfe — und nährstoffarme-saure Böden den Standort der Bernsteinwälder kennzeichneten.

Interessant ist ein Fund von R. KLEBS (CASPARY-KLEBS 1906), der ein Zweiglein von *Sequoia sternbergii* in schokoladenbraunem Beckerit beobachtete. Zwar ist es auffällig, daß sich bei der relativ großen Seltenheit von *Sequoia*-Inklusen im Bernstein eine solche



ausgerechnet im Beckerit findet. Ob aber ein tieferer Zusammenhang besteht, ließe sich nur dann ermitteln, wenn diagnostisch gut verwertbare Nagesplitter im Mulm dieses Beckerit nachweisbar wären. —

Vertreter der *Araucariaceen* fehlen im Bernstein vollkommen. Auch von den *Pinaceen* ist die Zahl der Nadel- und Blüteneinschlüsse, gemessen an der Tatsache, daß Angehörige dieser Familie die eigentlichen Harzproduzenten gewesen sein müssen, ganz überraschend gering. Es ergibt sich damit folgende kaum zu erklärende Beobachtung: Die phylogenetisch älteste Gruppe, die der praktisch nicht harzenden *Cupressaceen*, ist im Inklusenmaterial sehr regelmäßig vertreten, während die im phylogenetischen Höhepunkt stehende Familie der *Pinaceen*, die zudem das eigentliche Harz lieferte, mit jungen Trieben, Blüten und (Samen) Früchten, nur in ganz geringer Zahl auftritt. Auch hier zeigt sich die Fragwürdigkeit, aus einer gewissen Häufigkeit bestimmter Funde weiterreichende Schlüsse auf das Waldbild zu ziehen.

An Versuchen, über die vergleichend-registrierende Methode der Inklusenbearbeitung hinaus ein erstes Bild über die Art der Pflanzengemeinschaften der Bernsteinwälder zu entwerfen, hat es nicht gefehlt.

H. CONWENTZ (1890) hat auf Grund mehrerer Reisen in die skandinavische Nadelwaldregion ein Lebensbild der vermeintlichen Bernsteinwälder gezeichnet, das er auf den Hintergrund subtropisch-tropischen Klimas projiziert. Die Schilderung eines relativ dichten Urwaldes ist überaus lebhaft durch Betonung der Auswirkungen ungebändigter Naturgewalten, die unter anderem dazu geführt haben sollen, daß kaum ein gesunder Baum im Walde stand. Diese Vorstellung hat noch in jüngster Zeit K. MÄGDEFRAU (1956, S. 36—40) in der 3. Auflage seiner Paläobiologie der Pflanze in extenso übernommen. Aber entspricht sie noch den Ergebnissen der hier vorgelegten neuesten Forschungen? —

F. KAUNHOWEN (1913) schließt seine Ausführungen über die Begleitflora auf Grund der Artenlisten der oben mehrfach genannten Forscher, ohne diesbezügliche eigene Untersuchungen angestellt zu haben: „Es waren immergrüne Eichen, Buchen, Palmen, Lorbeergewächse, Magnolien, Taxodien, Thuja usw. Sie bildeten aber keinen einheitlichen Mischwald, sondern waren in Regionen gesondert. — Auch die Bernsteinbäume bildeten für sich einen gesonderten Bestand, in dem Kiefern bei weitem überwogen und nur vereinzelt andere Baumarten auftraten.“ Daß bei der Lückenhaftigkeit des Materials alle diese Vorstellungen mit schweren Bedenken belastet sind, darf nicht verwundern. Trotzdem lassen es die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und unsere heutigen pflanzensoziologischen Kenntnisse vertretbar erscheinen, das alte Material der großen Bernsteinsammler und -forscher unter neuen Gesichtspunkten kritisch zu betrachten. Würden nicht alle aus den verschiedensten Blickrichtungen sich ergebenden Argumente in dieselbe Schau drängen, so müßte auch heute noch jeder Versuch einer Rekonstruktion der Waldbilder der Bernsteinzeit als verfrüht betrachtet werden. Aber alle Beobachtungen — vor allen Dingen die Ergebnisse der holz- und rindenanatomischen Untersuchungen als Ausgangspunkt dieses neuen Versuches — sprechen dafür, daß der Gesamtlebensraum der Bernsteinwälder nicht „urwaldähnlich“ im herkömmlichen Sinne, sondern **trocken**-warm gewesen ist, entsprechend einer *Savanne*.

Versucht man, aus der zunächst nur systematisch geordneten Pflanzenliste der Begleitflora ökologisch verwertbare Züge herauszuschälen, so ist das auch heute noch

schwierig und fragwürdig. Der stark zufallsbetonte Charakter der Inklusensammlung zeigt sich nicht zuletzt auch in dem Umstand, daß manche Gattung, ja manche Familie nur durch einen einzigen Fund belegt ist. Diese zahlreichen Familien müssen bei dem Versuch einer ökologischen Betrachtungsweise zur Zeit leider noch ganz ausscheiden. —

Über das Vorkommen und die Häufigkeit von Angiospermen im Bernstein berichtet am ausführlichsten H. CONWENTZ als Bearbeiter des 2. Bandes der „Flora des Bernsteins“ von R. GOEPPERT & A. MENGE (1886). Er gibt Inklusen aus 43 Familien an.

Von den vertretenen fünf Monokotylenfamilien sind vier durch nur je eine einzige „Art“ belegt. Ausschließlich die Palmen zeichnen sich mit fünf Blattresten bzw. Blüten durch ihre relative Häufigkeit aus! Von den Dikotylen sind ca. 100 Arten aus 38 Familien beobachtet. Hier gehören die zahlreichsten Funde der Familie der Cupuliferae an. Sie ist mit 21 Arten am häufigsten (auch nach der Individuenzahl) belegt. Ihr folgen die Ericaceen. Von den Becherfrüchtlern sind die Gattungen *Quercus* mit 2 Knospen, 3 Blatt- und 10 Blüteneinschlüssen, die Gattung *Castanea* mit 11 Blütenkätzchen und die Gattung *Fagus* mit je einer Blatt- und Fruchtkluse beobachtet. Dabei ist anzunehmen, daß in anderen Sammlungen noch weitere Exemplare dieser Gruppe von Einschlüssen vorhanden gewesen sind. Denn in der Zeit der modernen Bernsteingewinnung zwischen den beiden Weltkriegen zählten bei der Sortierung des Lagerbestandes neben den Insekteneinschlüssen die Inklusen der Becherfrüchtlern in zum Teil bestem Erhaltungszustand zu den häufigsten.

In größter, kennzeichnender Häufigkeit finden sich auf den Schichtfugen von Schrauben die charakteristischen Haare von Eichen, die von den Knospenschuppen rezenter Arten genau bekannt sind. Sie dokumentieren in überzeugender Weise das gemeinsame Vorkommen der Bernsteinkiefern mit Eichen in Mischwäldern, wie sie heute noch in den verschiedensten Wärmegebieten der nördlichen Halbkugel in der Alten und Neuen Welt vorkommen.

Von diesen Windblütlern können gewiß immergrüne Eichen Charakterpflanzen arider Standorte gewesen sein. Aber Edelkastanien, Buchen und die noch zu erwähnenden Ahornarten sprechen als regelmäßig laubwechselnde Bäume für feuchtere, wenn auch ebenfalls warme Gebiete. So weist auch diese Begleitflora in dieselbe Richtung wie die anatomischen Befunde der Kiefernholzer (i. w. S.): Es hat seinerzeit klimatisch und floristisch unterschiedliche Ausprägungen der Bernsteinwälder gegeben, wie auch rein überlegungsgemäß aus mehreren Gründen zu erwarten war.

Von den Ericaceen sind 10 Blüten- und Fruchtklusen, dazu 2 Zweigstückchen speziell der Gattung *Andromeda* beschrieben. Eine an Vertretern dieser Familie reiche Begleitflora von Kiefernwäldern, die auch noch manche andere Spezies als nahe Verwandte der diagnostisch sicher erkannten Bernstein-Inklusen einschließt, findet sich auf der Halbinsel Florida (UPHOF 1924—1932). So ist auch heute noch die Vermutung durchaus berechtigt, daß wenigstens ein Teil jener zeitlich so fernen Bernsteinwälder ein ähnliches Gepräge gehabt hat wie dieses subtropische Gebiet, wie die entsprechenden Pflanzengemeinschaften auf Kuba, auf der im SW vorgelagerten Isla de Pinos und wie gewisse Landstriche des östlichen Mittelamerikas. [Br. Honduras (LOOCK); Guatemala (SCHWERDTFEGER)].

Bezeichnend in ihrem xeromorphen Blattbau und in ihrer relativen Häufigkeit sind die Vertreter der Lauraceen, die *Hibbertia*-Arten der Dilleniaceen und vielleicht 3 *Ilex*-Arten aus der Familie der Aquifoliaceen. —

Zur ökologischen Gruppe der großblättrigen, laubwechselnden Bäume, die ganz gewiß nicht in das Bild eines Trockenwaldes, wohl aber wie *Fagus* und *Castanea* in

dasjenige eines Mischwaldes der gemäßigten Zone sich gut einfügen, gehören auch die 5 Funde aus der Gattung *Acer*. —

Alle diese Tatsachen bestätigen immer wieder die Anschauung: Die Bernsteinwälder können keine pflanzengeographische Einheit gewesen sein. Es muß sich vielmehr um ein aus Bodenverhältnissen und Klimabedingungen geprägtes, zudem durch den Ablauf tiefgreifender geologischer Prozesse in Veränderung begriffenes und damit ganz gesetzmäßiges Landschaftsmosaik gehandelt haben.

Die Bernsteinwälder werden kein lokalisiertes, auch kein ausgedehntes einheitliches Vorkommen sehr stark harzender Kiefern gewesen sein, wie man im allgemeinen geneigt ist anzunehmen. Es ist vielmehr durchaus vorstellbar, daß nicht nur der Küstensaum des sehr weiten, subtropischen Eozänmeeres, sondern auch das höher gelegene gebirgige Hinterland an den orographisch verschieden gestalteten Stellen mit unterschiedlich zusammengesetzten Föhren-Mischwäldern bedeckt war. Damit ergibt sich auch die Möglichkeit pflanzengeographisch verschiedener Formationen.

So interessant der Artenspiegel der Bernstein-Begleitflora auch ist, so bleibt aber doch der Schwerpunkt des gesamten Bernsteinproblems in den Kiefern und ihren Wäldern beschlossen. Ihnen muß die Hauptaufmerksamkeit gelten, wobei es zweckmäßig ist, nach dem Aktualitätsprinzip der Geologie die jetztzeitlichen Verhältnisse der Gattung *Pinus* und ihrer Wälder als Basis zu wählen.

Die größte Zahl der mehr als 80 heute lebenden „guten“ Kiefernarten der nördlichen Hemisphäre kommt in den Räumen um das europäische und amerikanische Mittelmeer vor. Hier liegen die Maxima der Artenhäufigkeit. Dabei zeigen die Föhren weitgehende Anpassungen und Differenzierungen an örtlich verschiedene Lebensbedingungen des Bodens und des Klimas. Aus beiden Großräumen ist an mehreren Beispielen das Vikariieren sehr nahe verwandter Arten und die Bildung von Inselformen (im weiteren Sinne) zu beobachten. Grundsätzlich sind die Kiefern ausgesprochen xeromorphe Lebensformen von betonter Vitalität, die selbst noch unter extremen Umweltbedingungen durchzukommen wissen. Das wird bereits schon zur späten Kreide- und frühen Tertiärperiode, zur Zeit der Bernsteinwälder, kaum anders gewesen sein. —

Auch die Insektenwelt des Bernsteins zeigt einen ganz beachtlichen Anteil von Vertretern trocken-warmer Landschaften. Allerdings ist ihr Vorkommen für den vorliegenden Gedankengang zunächst nur von minderer Beweiskraft, da die Flugfähigkeit der Kerfe und zum Teil ihre Kleinheit, die einen Lufttransport selbst auf weite Strecken ermöglicht, das Argument der Ortstreue einschränkt. Die Möglichkeit der Einwehungen durch den Wind gilt auch für kleine Pflanzenteile, wenn auch naturgemäß nicht in so ausgesprochenem Maße. Eine Häufigkeitsliste der Pflanzenwelt ist ein gültigerer Hinweis auf pflanzensoziologische Zusammenhänge als eine Liste der tierischen Inkluden auf tiersoziologische.

Bei allem Vorrang, den bei dem Versuch der Rekonstruktion von Waldbildern der Bernsteinzeit die Pflanzenwelt auch hat, dürfen doch trotzdem die tierischen Inkluden — vornehmlich die Arthropoden, besonders die überaus häufigen Insekten — nicht übersehen werden. Vielmehr wird es sich herausstellen, daß gerade die Kerbtier-Einschlüsse in ihrer großen Mannigfaltigkeit außerordentlich wertvolle Gesichtspunkte geben. Die letzte zusammenfassende gründliche Arbeit auf diesem Gebiete ist BACHOFEN-ECHT (1949) zu danken, auf die ganz besonders hingewiesen sei. Unter systematischen Gesichtspunkten betrachtet, ergibt sich, daß alle Ordnungen (allerdings

in sehr unterschiedlicher Häufigkeit der Familien, Gattungen und Arten im Vergleich zu den jetztzeitlichen Lebensformen) vertreten sind. Kaum ein Lebensraum, den die Insekten überhaupt erobert haben, ist nicht im Inklusenmaterial vertreten. Es lohnt sich, die bisher systematisch geordneten Einschlüsse, soweit sie nicht nur gering an Zahl oder gar seltene Einzelfunde sind, bzw. eine nicht an besondere Räume gebundene Lebensweise führten, unter ökologischem Aspekt zu schauen. Voraussetzung ist allerdings, daß systematisch gleiche bzw. unmittelbar verwandte rezente Arten auch dieselben Verhaltensweisen haben wie die Bernsteinformen.

Als Maß für die Bedeutung einer Inklusengruppe darf allerdings nicht allein ihre Häufigkeit dienen. Es ist vielmehr immer der Zusammenhang zwischen Lebensweise und Möglichkeit der Fossilierung zu überprüfen und zu werten. Ferner ist zu berücksichtigen, daß die Bezugsgröße der Häufigkeit diejenige auf rezente Arten oder Gattungen ist, in der ein phylogenetisches Geschehen verborgen ist. So darf zum Beispiel für eine Insektengruppe, die heute in mehreren tausend Arten lebt, im Bernstein aber nur mit wenigen hundert Arten vertreten ist, nicht ohne weiteres auf eine Armut der Tertiär-Landschaft an Angehörigen dieser Gruppe geschlossen werden.

Die Schwierigkeiten, aus den vielen Einzeltatsachen der pflanzlichen und tierischen Inklusen Vorstellungen der Bernsteinwälder zu formen, die mehr sind als zufällige Einzelbilder, sind groß. Aber der Versuch soll und muß gewagt werden.

1. Unter den Bernsteingliederfüßlern, deren jetztzeitliche Verwandte ausgesprochene Waldbewohner sind, finden sich häufig thermophile Termiten (Isopodae) der Tropen, mit denen die Fühlerkäfer (Paussiden) in 20 Arten als „Ameisengäste“ in den Stöcken lebten. — Aus dem Ökotyp eines ± dichten Waldes stammen auch die Einschlüsse von 5 Arten Lucanidae (Hirschkäfer) und mehr als 12 Arten Coccinellidae, die heute vornehmlich in Fichtenwäldern (!) beheimatet sind.

2. Der nächste Ökotyp ist viel schärfer umrissen. Er umfaßt die in Holz-Rinde-Borke lebenden Insekten bzw. ihre Larven, die sich aus Gründen des Konservierungsprozesses und der Entwicklungsgeschichte in erster Linie, aber nicht ausschließlich, auf Nadelholzbewohner beschränken. — Aus der Ordnung der Corrodentia (Holzläuse) sind 29 Arten sehr kleiner Tiere aus der Rinde der Bernsteinkiefern bekanntgeworden, die ungefähr 3 mm weite Gänge erzeugen. Wie es bei der Häufigkeit von Bohrgängen in den Bernsteinbäumen nicht wunder nimmt, ist die Liste der holzerstörenden Käfer groß. Bei Fortlassen der Gattungen mit weniger als 10 Arten bleiben immer noch:

- 40 Arten Anobiidae (Pochkäfer),
- mehr als 30 Arten Cerambycidae (Bockkäfer),
- 20 Arten Nitidulidae (Glanzkäfer),
- 17 Arten Cucujidae (Plättkäfer).

Dazu kommen noch die Borken- und Bastkäfer i. e. S., über die in anderem Zusammenhange ausführlich zu berichten ist (Seite 137). Vergleicht man die jetztzeitlichen Formen mit den tertiären, so umfaßt die rezente Familie der Anobiidae in 23 Gattungen 81 Arten, stellt also prozentual ein ganz beachtliches Kontingent. Dagegen sind die drei anderen Familien, gemessen an ihrem heutigen großen Artenreichtum, sehr viel schwächer vertreten, ohne daß dafür eine beweiskräftige Erklärung zu geben wäre. Im Hinblick auf die Vorstellung von H. CONWENTZ, „in den Bernsteinwäldern hat es kaum einen gesunden Baum gegeben“, wäre die Beantwortung der Frage: welche dieser Holzzerstörer haben lebende, welche tote Bäume befallen?, von

erheblicher Bedeutung. Aber eine Klärung ist wohl nicht zu erwarten. Nachgewiesen sind mit vorliegender histologischen Arbeit Bohrgänge beider Typen.

In denselben deutlich abgegrenzten Lebensraum gehören noch (zu den Hymenopteren zählend):

81 Arten Braconiden (Schlupfwespen), deren Larven in holzbewohnenden Insekten oder ihren Larven schmarotzen und

50 Arten Collembolae (Springschwänze), Ordnung der Apterygogenea, als Rinden- und Moosfauna von Kiefernwäldern.

3. Aus Fallaub und Nadelstreu, aus modernem Holz und seinen Pilzschwämmen stammen:

von den Orthoptera (Geradflüglern)

50 Arten *Blattaeformia* (Schaben),

von den Coleoptera:

ca. 15 Arten Colydiidae (Rindenkäfer),

ca. 15 Arten Endomychidae,

mehr als 12 Arten Tenebrionidae (Schwarzkäfer),

8 Arten Mycetophagidae (Baumschwammkäfer),

ca. 15 Arten Mordellidae (Stachelkäfer),

ca. 25 Arten Serropalpidae (Düsterkäfer);

und von den Diptera (Zweiflüglern):

mehr als 12 Arten Alleculidae,

ca. 100 Arten Empididae (Tanzfliegen),

ca. 100 Arten Dolichopodidae.

Diese Gruppe von Insekten aus drei Ordnungen ist ein getreuer Spiegel eines an organischer Substanz reichen Waldbodens, in dem pflanzliche und tierische Zersetzungsprozesse beachtliche Intensität gehabt haben müssen.

4. Die Insektenwelt offener, sandiger Fluren ist im Bernstein so spärlich eingefangen, daß man sagen muß, sie fehlt praktisch. Von den Coleoptera (Käfern) wurde nur 1 Art Cicindelinae (Sandkäfer) gefunden, die identisch ist mit *Tetracha carolina*. Von den Neuroptera (echten Netzflüglern) kennt man die Imagines von nur 3 Arten *Myrmeleon* (Ameisenlöwen) gegenüber 1200 rezenten Arten, die meistens thermophil sind. — Dieser Befund scheint zunächst im krassen Widerspruch mit der hier vertretenen Ansicht zu stehen, daß die gesunden Bernsteinkiefernwälder wenigstens z. T. eine Föhren-Eichen-Palmen-Assoziation einer Savanne gewesen seien. Aber eine Savanne ist ein in Abhängigkeit von Luft- und Bodenfeuchtigkeit ± aufgelockerter Trockenwald und keine Steppe im Übergang zur Halbwüste mit zum Teil freier Bodenfläche. So fügt sich der auffällig magere Befund an sandbewohnenden Insekten sehr wohl in das vorgezeichnete Bild der ursprünglichen Bernsteinwälder. —

Aus dem Gebiet der Kerbtier-Inklusen gibt es noch einen Hinweis auf die die Wälder in charakteristischer Weise zusammensetzenden Eichen, die durch überreichliche Funde an typischen Sternhaaren, Blütenkätzchen und Blattabdrücken als integrierender Bestandteil der Bernsteinwälder seit langem bekannt sind und sich sehr gut in die entsprechenden jetztzeitlichen Vegetationsbilder einreihen.

Die Ordnung der Hymenopteren (Hautflügler) steuert 6 Arten Cynipidae der Gattung *Cynips* (Gallwespen) bei, und von auf Eichen spezialisierten Käfern wurde 1 Vertreter der Lyctidae (Splintkäfer) der Gattung *Lyctus* (lebend im trockenen Eichenholz) gefunden. —

5. Die für den vorliegenden Fragenkreis interessantesten Lebensformen der Bernsteinperiode sind aber ganz zweifellos diejenigen, die im Larven- bzw. Imagozustand an das Wasser gebunden sind.

Da ist zunächst sehr erstaunlich, daß von den Crustaceae der echte Flohkrebs (*Palaeogammarus balticus* LUCHS), identisch mit dem rezenten *Gammarus pulex*, in 2 Exemplaren belegt ist. Ein zugleich überkommenes Mooszweiglein weist den Lebensraum eindeutig aus. Dieser Fund ist in zweifacher Hinsicht sehr bemerkenswert: einmal ist heute das Vorkommen von *Gammarus* an kühles Süßwasser von Bächen und Gräben gebunden, was — auf die Bernsteinwälder bezogen — einer höheren Gebirgslage entsprechen würde, und das andere Mal ist der Cruster als Kiementräger sein ganzes Leben lang auf Wasser angewiesen. —

Von den Eintags-„fliegen“ sind nicht weniger als 10 Arten bestimmt worden. Da außer voll entwickelten Kerfen auch ein Subimago erhalten ist, kennt man praktisch den ganzen Lebenslauf des Tieres und hat die Gewißheit, „daß der Wald bis unmittelbar an das Ufer der Gewässer trat“ (BACHOFEN-ECHT 1949).

Die Liste von Wasserkäfern umfaßt:

- ca. 25 Arten Helodidae, deren Larven selbst in den kleinsten stehenden oder fließenden Gewässern leben,
- mehr als 12 Arten der Gattung *Donacia* der Chrysomelidae (Blattkäfer),
- 9 Arten Dascillidae,
- 6 Arten Gyrinidae (Taumelkäfer),
- 3 Arten Dytiscidae (Gelbrandkäfer).

Diese auf den ersten Blick für den Bernstein so ungewöhnlichen Käferfunde erklären sich aus der Verhaltensweise dieser Tiere: Wenn die Lebensbedingungen im Gewässer ungünstig werden, fliegen sie auf der Suche nach anderen Räumen über Land und sind dabei gelegentlich im fängigen Harz naher Kiefern umgekommen. Relativ weite Wanderungen sind vom rezenten Gelbrand wohl bekannt.

Von den Hemipteren (Schnabelkerfen) sind 3 Arten Gerridae (Wasserläufer) erhalten und die Dipteren (Zweiflügler), die arten- und individuenreichste Ordnung der Insekten, ist vertreten mit:

- ca. 12 Arten Simuliidae (Kriebelmücken), deren Larven heute fließendes, sauerstoffreiches Wasser bevorzugen,
- 30 Arten Psychodidae (Schmetterlingsmücken); Larven auch in jauchigem Wasser,
- 60 Arten Tendipedidae (Zuckmücken); ihre Larven sind nicht an besondere Wässer angepaßt, leben zum Teil sogar in salzigen,
- 85 Arten Limoniidae (Pilzmücken).

Der am weitesten reichende Nachweis von Süßwasserinsekten mit fast unwahrscheinlichen Möglichkeiten der Folgerungen ist aber G. ULMER (1912) zu danken. Seine wahrhaft richtungweisenden Untersuchungen der Trichopteren (Köcherfliegen) an 5000 Inkluden ergab die Zugehörigkeit von 177 Arten zu 60 Gattungen, das heißt ungefähr 10 % der rezenten Arten, deren Larven ausnahmslos im Süßwasser leben. Die Kenntnis der jetzzeitigen Formen erlaubt für die Bernstein-Inkluden folgenden Schluß: „Verschiedene Gattungen halten sich streng an bestimmt geartete Gewässer. Manche leben ausschließlich in rasch fließenden Bächen, andere in stillen Tümpeln. Weitere Gattungen entwickeln sich nur in warmen Gewässern, wieder andere nur in kalten. Dies ermöglichte ULMER, ganz scharfe Schlüsse aus dem Fehlen bzw. Vorkommen einzelner

Gattungen auf klimatische und landschaftliche Verhältnisse des Bernsteinwaldes zu ziehen“ (BACHOFEN-ECHT). In dem riesigen Untersuchungsmaterial ULMER's lebten die Larven von

- a) 73 Arten aus 35 Gattungen in stark bewegtem Wasser.
- b) 72 Arten aus 14 Gattungen in ruhig fließendem,
- c) 8 Arten in stehendem Wasser,

Die Folgerungen auf das Landschaftsbild waren: „Lebhafte Gebirgsbäche durchströmten das Gebiet. Also waren erhebliche Erhöhungen und Berge vorhanden, andererseits auch stille Tümpel, Seen und langsam fließende Bäche. Der Bernsteinwald gedieh in einem warmen Klima auf bergigem Gelände, aber gleichzeitig auch in breiten Tälern oder vorgelagerten Ebenen (G. ULMER).“

Mit größter Wahrscheinlichkeit haben seinerzeit diese Vorstellungen die Unterlage für die bildliche Darstellung der Bernsteinperiode in der Staatlichen Bernsteinsammlung in Königsberg gegeben.

6. Einen letzten beachtlichen Beitrag zur Erkenntnis eines Teils der frühtertiären Landschaft und ihrer organischen Besiedelung liefert die Ordnung der Hymenopteren (Hautflügler) mit ihren

- 33 Arten Apiden (Bienen) und
- ca. 144 Arten Formidae (Ameisen).

Gegenüber den 12 000 bzw. 3 700 rezenten Arten, die sich allerdings über die ganze Erde verteilen, ist die Zahl der Hautflügler-Arten im Bernstein zwar klein, ihre systematische Untersuchung durch WASMANN — an ca. 10 000 Exemplaren — führte aber zu dem sehr wichtigen Schluß, daß ungefähr die eine Hälfte der Inklusenarten den heute in der gemäßigten und kalten Zone beheimateten Arten nahesteht. Die andere Hälfte hat jedoch sehr nahe Beziehungen zu tropischen Gattungen. BACHOFEN-ECHT folgert aus den Befunden ULMER's und WASMANN's: „Das Nebeneinander der so verschiedene Lebensbedingungen verlangenden Arten muß als ein sicherer Beweis dafür betrachtet werden, daß tief gelegene, daher wärmere Lebensräume bis nahe an hohe Gebirge mit kaltem Klima herantraten.“ Es kann sich aber auch anders verhalten: Das jetzige, gleichzeitige Vorkommen dieser Inklusen in der ostpreußischen Lagerstätte kann sekundär hervorgerufen worden sein. Ursprünglich können die Bernsteinbäume, die gerade diese Stücke des Harzes lieferten und Köcherfliegen bzw. Hautflügler ihrer Umwelt einfinden, sehr wohl weit voneinander gestockt haben.

7. Der einzige Lebensraum, den die Insekten bis heute noch nicht zu erobern vermochten, ist das Meereswasser. Nur im Spülicht finden sich die Larven von ungefähr 80 lebenden Zweiflüglern. Daß es bei dieser geringen Zahl an Arten seiner Zeit kaum eine Möglichkeit zur Fossilierung im Bernsteinharz gab — wenn diese Wesen damals bereits gelebt haben — nimmt nicht wunder. (Das Fehlen dieser kleinen Gruppe als Inklusen ist kein Argument gegen die Ansicht, daß das Vordringen des Meeres den Untergang der Bernsteinwälder verursachte.) —

Überblickt man diese Lebensbilder aus dem Reich der Insekten im Bemühen, ein Landschaftsbild der Bernsteinzeit zu schauen, so zeigt sich zunächst, daß auch ein solches von tropischen Wäldern den Inklusenfunden gerecht wird. Aber nicht zu übersehen sind auch jene Züge, die für kühl-gemäßigte Gebiete sprechen. Beide Zonen müssen gesetzmäßig zueinander in Beziehung gestanden haben. Die Annahme eines vom Flachland bis in größere Gebirgshöhen hinaufreichenden Areal ist sehr naheliegend. Sie findet auch in Vegetationsbildern der Jetztzeit mehrere Modelle. Unter Berücksichtigung aller unserer Erkenntnisse darf man somit heute nicht mehr von „dem“ Bernsteinwald sprechen. Man muß vielmehr mit mehreren verschiedenen

Kiefernwald-Assoziationen rechnen, in denen die Bernsteinföhren  $\pm$  betont integrierende Bestandteile waren. In flachen oder nur hügeligen Landstrichen waren es lichte Trockenwälder der Savannen mit Palmen als Charakterpflanzen, an den Wasserläufen Hartlaubwälder, in denen die *Pinus*-Arten nicht mehr die ausschlaggebende Rolle spielten. Mit ansteigender Meereshöhe gesellten sich mit dem Zurückweichen der Palmen immer mehr Eichen bei, und es entstanden im relativ offenen Gelände die charakteristischen Föhren-Eichen-Wälder. In den Tälern mit ihren für die Vegetation so viel günstigeren Lebensbedingungen stockten im Bereich des noch subtropischen Klimas üppige Schluchtwälder, in denen die Kiefern aus kühleren Gebirgslagen reichende akzessorische Bestandteile waren (Vergleich mit dem Khasigebirge [Assam] mit seiner *Pinus Khasia*). — Bis in kühle Gebirgshöhen reichten schließlich in einer Nadelwaldzone die letzten Kiefern, die wie auch ein Großteil der rezenten Arten mit kargem Boden und harten Klimabedingungen auszukommen vermögen.

Wenn man geneigt ist, den Schwerpunkt der heutigen Verbreitungsgebiete der *Pinus*-Arten in kühleren Bereichen zu sehen, so darf nicht vergessen werden, daß es auch heute noch große Areale von Wärmeformen (in Mittelamerika) gibt, die allerdings in erschreckendem Tempo menschlichem Raubbau erliegen. Mit großer Berechtigung ist anzunehmen, daß unser heutiges Verbreitungsbild der Föhren in ganz erheblichem Maße durch menschliche Beeinflussung zu Ungunsten der Wärmeformen abgeändert wurde. —

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung wird folgende Betrachtung abgeleitet:

- a) Die ausgesprochen xeromorphen Kiefern der frühesten Tertiärzeit besiedelten in ihrer Anspruchslosigkeit gegen Boden und Klima ausgedehnte Gebiete von der Nähe des Äquators bis in die nördliche Waldgrenze und vom Meeresniveau bis in noch erträgliche Höhenlagen. Aus ihren Klimaxgebieten versuchten sie, in die angrenzenden, boden- und klimamäßig günstigeren und damit floristisch reicheren Pflanzengemeinschaften einzudringen, wurden aber als Lichtpflanzen vom Keimlingsstadium ab in ihrer Entwicklung durch die dichtstehenden Konkurrenten niedergehalten. Der Stoffwechsel war ehemals wie heute auf ärmliche Lebensbedingungen eingestellt. Auf ein erhebliches Mehrangebot an Luft- und Bodenfeuchtigkeit ist er nur schwer umzuschalten.
- b) Der geologische Prozeß des Einbruchs des warmen Eozänmeeres in das Festland der Kreideperiode vollzog sich in einer langen Zeitspanne und war für das jeweils noch nicht versunkene Gebiet mit einer Klimaänderung verbunden. Diese war für den bisherigen Raum der Savanne besonders einschneidend und stellte die Pflanzen gerade dieser Gemeinschaft vor sehr schwere Aufgaben, denen sie als Spezialisten kaum gewachsen waren. Die Föhren im speziellen beantworteten die Klimaänderung mit starker Harzbildung aus physiologischen Gründen. Die so intensive Harzbildung ist demnach kein ursprüngliches Merkmal der Bernsteinkiefern. —

Jetzt wird auch verständlich, daß die typische Insektenwelt der Savannen im Bernsteinharz nicht deutlich hervortritt, dafür aber diejenige echter tropischer und subtropischer Wälder und daß überraschenderweise gerade auch die Wasserkerfe einen so großen Anteil am Inklusenmaterial haben.

Es wird zunächst nicht leicht sein, der Überlegung zu folgen, die ursprünglichen Kiefernwälder seien ihrer eigentlichen Struktur nach eher Busch- und Savannenwälder oder maccienähnliche Formationen als subtropische, feucht-warme, üppige Urwälder nach der bisherigen Vorstellung gewesen. Denn für diese würde auch die relativ hohe Anzahl der von R. KLEBS (CASPARY 1906) gefundenen Lebermoose (18



Arten) und Laubmoose (5 Arten) zu zeugen scheinen. Aber es ist durchaus möglich, daß gerade diese Pflanzengruppe nur der Beleg für den Biotop eines Sonderraumes, zum Beispiel eines feuchten Schluchtwaldes, ist.

Auf den ersten Blick scheint die Vorstellung eines Trockenwaldes (abgeleitet aus beobachteten und wohl begründeten Tatsachen) in direktem Widerspruch mit der so überreichen Harzproduktion, dem Charakteristikum der Bernsteinwälder, zu stehen. Denn normalerweise gehört zu starker Harzbildung reichlich Feuchtigkeit. Es fällt auch bei allen rezenten Kiefernarten das Maximum der jährlichen Harzungswilligkeit in die Vegetationsperiode, nie in die Winter- bzw. Trockenzeit. Das Problem der überaus starken Harzbildung der Bernsteinkiefern wird aber nicht durch einen noch so gewissenhaften Vergleich mit den Zuständen der Jetztzeit, sondern wohl nur unter Einbeziehung geologischer Aspekte gelöst. Damit werden sich auch mühelos alle bisher noch verbliebenen Schwierigkeiten klären.

## 2. Einbeziehung geologisch-klimatologischer Faktoren in die Aufgabe der Rekonstruktion von Bildern der Bernsteinwälder

Außer dem samländischen Bernstein in der „Blauen Erde“ auf ältester Lagerstätte kennt man dasselbe fossile Harz im russischen Raume bis fast ans Schwarze Meer (S. VON BUBNOFF 1952) und an der Ostküste der schwedischen Halbinsel Schonen (A. CLEVE-EULER & E. HESSLAND 1948). Der Bernstein vom Fuße der rumänischen Karpathen wird wegen seiner optischen Eigenschaften als besondere Art gewertet und mit dem Namen Rumanit belegt. Aber auch er entstammt mit größter Wahrscheinlichkeit denselben Bernsteinwäldern wie der samländische Stein. Die aus jüngeren Lagerstätten gefundenen, zahlenmäßig unbedeutenden Inkluden (zum Beispiel die in Braunkohlenschichten und diluviale Geschiebe verschleppten) liegen, da sie geologisch aufgearbeiteten eozänen bzw. oligozänen Lagern ihr Material verdanken, außerhalb dieser Betrachtung. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Bernstein noch an mancher anderen Stelle des Wattenstrandes des ehemaligen Eozänmeeres eingebettet liegt. Gewiß müssen die Bernsteinwälder unmittelbar vor der Eozänzeit auf dem riesigen, landschaftlich sicher differenzierten Kontinent des heutigen Nord-, Mittel- und Osteuropa gestockt haben. Mit gutem Recht kann angenommen werden, daß dieses Festland zum Teil der Urgesteinssockel des Nordens, zum Teil aber auch junge Sedimente der Kreidezeit (Schonen) gewesen sind. —

Die Großzahl der rezenten Arten der Gattung *Pinus* bevorzugt ganz offensichtlich saure Böden. Jahrelange Kulturversuche mit mehr als 20 verschiedenen Föhrenarten auf vier synthetisch zusammengestellten Böden unter sonst vergleichbaren Lebensbedingungen haben bei allen Spezies größere Wuchsfreudigkeit auf sauren Böden als auf schwach basischen (kalkhaltigen) ergeben. Wohl gibt es einige Arten, zum Beispiel *Pinus nigra* ARN. und *Pinus pinea* L., die mit kalkhaltigen Böden besser fertig werden als die große Gruppe der anderen Arten. Aber in allen anderen Fällen wirkt sich das Ca-Ion als Wurzelgift aus mit deutlich erkennbaren Wachstumshemmungen und Chlorophylldefekten. Die Veröffentlichung dieser Untersuchungen wird im botanischen Schrifttum erfolgen. Wie stark sich diese physiologische Spezialisierung als Charakterzug im pflanzengeographischen Bilde ausprägt, zeigen die Untersuchungen W. LÖTSCHERT's (1957, 1958) überaus eindrucksvoll.

Mit diesen neuen Beiträgen zur Ernährungsphysiologie der Kiefern wird zur Aufgabe der Rekonstruktion des Bildes der Bernsteinwälder ein sehr beachtlicher

Bodenfaktor beigesteuert. Er kann sich in einer bergig-gebirgigen Gegend wie in einer hügeligen Landschaft, aber auch in einer Ebene in gleichem Sinne auswirken. Auch sind in der Jetztzeit saure Böden sehr extrem klimatischer Lagen in nicht weiter Entfernung voneinander bekannt. Könnten diese Bedingungen nicht auch für die Bernsteinzeit bestanden haben? Sie brauchen durchaus nicht in räumlich scharf begrenzten, physiognomisch einheitlichen Landschaften (wie es die für die Braunkohlenbildung charakteristischen Waldmoore waren), gewachsen zu sein. Unter geologischem Aspekt gesehen, ist es durchaus vorstellbar, daß saurer Urgesteinsfels durch Verwitterungsprozesse das Material zum Aufbau benachbarter Fastebenen und später gewellter Hügellandschaften gegeben hat. Dafür ist im vorliegenden Zusammenhang der mittelamerikanische Raum ein besonders überzeugendes Beispiel. Das Gebirgs- und Bergland Mexiko und die südlich anschließenden Landstriche bilden ein bekanntes Verbreitungsgebiet der Gattung *Pinus* — vielleicht ein Genzentrum der Fünfnadler (G. R. SHAW 1909, E. E. M. LOOCK 1950, M. MARTINEZ 1948, F. SCHWERDT-FEGER 1953). Unter Beibehaltung des xeromorphen Charakters haben die Arten der Gattung die verschiedensten Klimabereiche besiedelt. Sie kommen auf hohen, rauhen Bergen Mexikos unter den schwersten Lebensbedingungen wie in dem subtropischen Flach- und Hügelland von British Honduras vor. Nichts spricht gegen die Vorstellung, daß ein ähnlicher Lebensraum auch derjenige der Bernsteinwälder gewesen ist. Dann würde etwa ausgangs der Kreidezeit der alte, nie wasserbedeckte skandinavische Schild das Gebirgs- und Bergland und der spätere Entstehungsraum der jetzigen Nord- und Ostsee das vorgelagerte Flachland dargestellt haben, über das sich dann das Eozänmeer ergoß. Zu dieser Vorstellung der räumlichen Ausdehnung und der Profilierung der Standorte der Bernsteinwälder kommt noch die Tatsache, daß 2-, 3- und 5nadelige Föhren gefunden wurden. Mischwälder von ihnen oder eine regionale Differenzierung der Kiefernarten, wahrscheinlich beides nebeneinander, scheinen auch die Bernsteinwälder zu kennzeichnen.

Dem Versuch einer Rekonstruktion des Bildes der Bernsteinwälder wäre nur geringe Hoffnung auf Erfolg beizumessen, wäre nicht der Blick für diese Frage durch die moderne Pflanzensoziologie geschärft. In einer sehr beachtlichen Arbeit über die Abhängigkeit der pflanzlichen Besiedelung vom Bodencharakter hat neuerdings W. LÖTSCHERT (1957, 1958) aus Westkuba berichtet. Hier sind savannenähnliche Kiefern-Eichenwälder so streng an die sauren Cayetano-Sandstein-Böden gebunden wie andere ganz charakteristische Xerophyten an die mesozoischen Kegelkarstberge (Mogoten) aus metamorphisiertem Kalk. Aufs Große gesehen deckt sich die Karte der Bodenarten mit derjenigen der pflanzensoziologischen Aufnahme ganz überraschend gut. Nach den Beobachtungen W. LÖTSCHERT's ist die Vermischung von Kiefern mit Eichen im Bereich der Wasserläufe mit tieferer Aufarbeitung des Bodens, größerer Fruchtbarkeit und größerer Feuchtigkeit des Bodens und der Luft am stärksten. Im trockeneren Savannengelände tritt  $\pm$  weitgehende Entmischung derart ein, daß die Föhren (*P. tropicalis* MORELET und *P. caribaea* MORELET) immer mehr überwiegen. Wie die Großzahl der Mogotenpflanzen ist *P. tropicalis* MORELET endemisch. Das Verbreitungsgebiet von *P. caribaea* MORELET dagegen ist sehr groß, reicht von Florida bis Br. Honduras und hat zur Abtrennung eigener Arten — im Norden (*P. elliotii* ENGLM.) und im Süden (*P. hondurensis* LOOCK) — geführt.

Will man die pflanzengeographischen Verhältnisse der Sierra de los Organos (Kuba) als ein Modell bei der Rekonstruktion des Bildes eines Teiles der Bernsteinwälder betrachten, so ist auch die Frage nach ihrer Ursprünglichkeit zu berücksichtigen. Nach der Schilderung W. LÖTSCHERT's handelt es sich um zum Teil ganz unzugängliche Karstkegelberge und um durch die Kulturmaßnahmen des Menschen nur gering-

fällig beeinflusste saure Cayetanoböden. Es ist offenbar eine dem ursprünglichen Naturzustande weitgehend ähnliche Trockenwald-Formation, die sehr wohl einem Teile der ehemaligen Bernsteinwälder entsprechen kann. Daß es sich nicht um eine nur einmalige, zufällige Konstellation von Bodenart, Klima und Pflanzenwuchs handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß Kiefern-Eichen-Mischwälder eine pflanzensoziologische Gleichgewichtslage an den verschiedensten Stellen der nördlichen Hemisphaere darstellen. Sie findet sich auch dort wieder ein, wo der Mensch in die ursprünglichen Trockenwälder vorübergehend eingegriffen hat. —

In einer anderen Beziehung schlägt die Arbeit von E. E. M. LOOCK (1950) über die Kiefernarten von Britisch Honduras eine Brücke zum Problem der Bernsteinwälder. *Pinus hondurensis* LOOCK bildet auch hier im Flach- und Hügelland Trockenwälder vom Typ des Steppenwaldes. Die Wasserläufe werden begleitet von Hartlaubwäldern, in welche die Kiefern verzahnend nur spärlich aus der Steppe eindringen. Damit findet auch die Begleitflora der Bernsteinwälder ihre richtige Einordnung in das pflanzengeographische Bild: sie gehört zum Teil in den Kiefern-Eichen-Mischwald, zum Teil entstammt sie den Hartlaubwäldern der feuchteren Geländeteile; hier (und in den feuchten Schluchtwäldern) ist auch vornehmlich der Standort der Moose zu suchen. —

Die bisher vertretene Vermutung, daß die Vegetation höher und trocken gelegener Teile Floridas jenen Tertiärwäldern einigermaßen entsprochen haben könnten, wird somit wesentlich schärfer gefaßt. Die Verhältnisse der Savannenwälder Kubas und Britisch Honduras' mit den flußbegleitenden Hartlaubwäldern treffen noch genauer. So verbliebe nur noch die Frage nach dem Vorkommen von Kiefernwäldern der Berg- und Gebirgsregionen im unmittelbaren Anschluß an tropische Flachlandformen. Auch in dieser Beziehung fügen die Untersuchungen LOOCK's einen letzten Schlußstein in das entworfene Bild der Bernsteinwälder: "The largest part of the pine forests is confined to the savannahs of the low-lying and fairly flat coastal belt, which is about 10 to 15 miles wide with elevations of from sea-level to about 400 feet (ca. 120 m). There is, however, also a large tract of pine forest about 106 square miles in extent further inland between elevations of about 1 500 to 3 000 feet (450—915 m)." —

Am Schluß dieser Betrachtung ist aber noch folgendes zu bedenken: Trotz vieler Bemühungen ist es nicht gelungen, frisches Untersuchungsmaterial von Kiefern arider Gebiete Mittelamerikas zu erhalten. So steht leider eine direkte Kontrolle der Vermutung noch aus, und es erhebt sich die Frage, wieweit die hier entwickelte Anschauung betroffen wird, wenn Ausbildung der Jahresringe und Dicke der Tracheiden-Membranen keine Übereinstimmung mit den Merkmalen der Bernsteinkiefern haben sollten. Ein solcher Befund wäre kein Gegenbeweis, denn alle anderen Argumente würden bestehen bleiben. Dann wäre es nur so viel wie sicher, daß *Pinus succinifera* (CONW.) emend. ausgestorben ist und daß ihre Holzmerkmale die einer primitiven (Sammel-)Art sind. —

In das riesige Florenreich der ausgehenden Kreidezeit brach von Nordwesten her in Richtung der heutigen Nordsee das Eozänmeer ein. Entsprechend unserer heutigen Betrachtungsweise geologischer Vorgänge wird dieses Ereignis keine momentane Katastrophe, sondern ein langfristiger Prozeß von erdgeschichtlichen Ausmaßen gewesen sein. Langsam fraß sich der Ozean — stellenweise mit einer Brackwasservorflut — durch das Festland mit seiner Vegetation hindurch. Wo das Meerwasser unverdünnt das Erdreich der Kiefernwälder erfaßte, ging das Sterben der Organismenwelt durch Vergiftung des Bodens mit Na-Ionen so schnell vor sich, daß — wie physiologische

Experimente an mehreren rezenten Föhrenarten ergeben haben — Zeit zu einer sichtbaren Gewebereaktion der Kiefern nicht blieb. Länger wird der Kampf im Gebiete der Mündungen größerer Flüsse gedauert haben, wo das Brackwasser zunächst nicht so hohe Giftigkeitsgrade erreichte. Hier bestand die Möglichkeit, daß mit der schrittweisen Änderung der ernährungsphysiologischen Bedingungen auch histologische Reaktionen eingetreten sind und daß es zur Harzung aus physiologischen Gründen gekommen ist. Um diese Gedankengänge zu verfolgen, sind bereits weitere Experimente angesetzt, die aber naturgemäß erst in einiger Zeit zu gesicherten Ergebnissen führen werden. Über relativ schnelle physiologische und daraufhin morphologische Reaktionen von Pappeln auf Staunässe — allerdings von Süßwasser — berichtet neuerdings J. BARNER (1957). —

Schon den älteren Forstbotanikern (zum Beispiel SORAUER, H. MAYR) ist sehr wohl die Wirkung von Frühfrösten auf junge Fichten bekannt gewesen: Es kommt zur Bildung von „Harzlücken“, mit Harz erfüllte schizogene Bildungen in Kambiumnähe. Sie scheinen allerdings bei unserer heimischen Waldkiefer nicht aufzutreten, denn dem Forstmann sind diese sehr auffällig großen „Harztaschen“ nur von der Fichte bekannt. Sie geben einen nicht zu übersehenden Fingerzeig auf die Reaktionsfähigkeit der kambiumnahen Zone auf schwere Änderungen der Umweltbedingungen. Wenn auch im Falle der Bernsteinkiefern eine plötzliche Frostwirkung für die Induktion eines harzenden pathologischen Gewebes nicht anzunehmen ist, so weist die Beobachtung von „Harztaschen“ doch in die Richtung der großen Labilität der Kambiumzone. Planvolle Experimente sollen die Frage klären, ob ein Überangebot von Boden- und Luftfeuchtigkeit pathologische Bildung eines Harzungsgewebes auslösen kann.

An immer neuen Stellen längs des sich langsam aber dauernd verändernden Küstensaumes währte dieser Kampf der Bernsteinwälder mit all ihren Organismen wohl Millionen von Jahre. Strandgeröll führte auch zu Verletzungen der sonst fest in der Erde verankerten und geschützten, jetzt aber freigespülten Wurzeln. Auch bei ihnen setzte Wundharzung ein, wenn eine solche aus physiologischen Gründen noch nicht bestanden haben sollte und gab zusätzlich Anlaß zur Fossilierung von Wurzelholz und -borke. Die erst unverständliche Häufung des Reihenbuchenkorks im Brack findet nunmehr eine beweiskräftige Erklärung. Selbstverständlich sind auch Wurzelbeschädigungen durch strömendes Wasser der Flüsse, vor allem nach tropischen Regengüssen, besonders im Berggelände eingetreten und haben dieselbe Wirkung aufs Wurzelwerk ausgelöst.

Die weiteren Vorgänge sind unschwer vorstellbar: Die Bäume stürzten verrotteten allmählich und gaben dabei erst das nach außen abgeschiedene, später auch das im Innern im Bereich der Rinde und des Holzes eingeschlossene Harz frei. Beides gelangte in das Getriebe des eozänen Wattenmeeres, wurde von der vornehmlich nach Südost und Ost gelenkten Strömung verdriftet und kam schließlich in stillen Buchten zur Einbettung in den Faulschlamm, der endlich in geologischen Zeiträumen zur „Blauen Erde“ wurde.

Aber dieser Prozeß des unmittelbaren Angriffs des Eozänmeeres auf die Wälder wird nicht der einzige, wenn auch der augenfälligste, gewesen sein, welcher der ursprünglichen Vegetation bis zur Vernichtung zusetzte. Denn zu gleicher Zeit spielte sich noch ein zweiter, für die Harzbildung wahrscheinlich noch bedeutungsvollerer Vorgang ab. Er stand allerdings mit dem ersten in ursächlichem Zusammenhang und führte zu einem physiologisch ähnlichen Endzustand. Mit dem Eindringen des eozänen Meeres stellte sich auch allmählich eine Klimaänderung auf dem noch ver-

bleibenden Festlande durch die größere Meeresnähe ein. Zunächst stieg die Luftfeuchtigkeit sowohl im Küstengebiet wie in den höheren Lagen. Die Folge war die Umwandlung des ursprünglich ariden Klimas in ein feucht-warmes. Ihm waren die Xeromorphen der Kiefernwälder nicht gewachsen. Als hohe Spezialisten waren sie wahrscheinlich nicht mehr umbildungs- und damit anpassungsfähig. In den Restgebieten des alten Kontinents entwickelten sich im abgewandelten Klima aus den im ariden Bereich ursprünglich gesunden Kiefernwäldern die eigentlichen, krankhaften Bernsteinwälder. Ihre Bäume brachten aus physiologischen Gründen jetzt in Gegenwart von reichlich und überreichlich Feuchtigkeit jene sonst unvorstellbar große Harzproduktion zuwege. Aus dieser Periode der Entwicklung der Bernsteinwälder (und auch aus eingesprengten Gebieten feuchterer Landstriche im ursprünglichen, ariden Föhren-Palmen-Eichen-Wald) stammen wohl die von R. KLEBS gefundenen relativ zahlreichen Leber- und Laubmoose. Nicht zuletzt gerade sie werden seinerzeit bei ihrem Bekanntwerden dazu geführt haben, „dem“ Bernsteinwalde den Charakter eines subtropisch-feuchten Urwaldes zuzuschreiben. —

Nunmehr fügen sich alle zunächst so heterogen, ja zum Teil widerspruchsvoll erscheinenden Einzelheiten der verschiedensten Blickrichtungen (anatomisch, physiologisch, pflanzensoziologisch, geologisch und klimatologisch) zwanglos zu einer einheitlichen Schau vom Leben und Sterben der Bernsteinwälder. Die bisherige Vorstellung nahm Katastrophenschäden des tropischen Klimas und Insektenbefall als die primäre Ursache des erhöhten Harzungs Vorganges an. In der Tat sind auch im Brack besonders häufig Zeichen der Lebenstätigkeit holzzerstörender Insekten und ihrer Larven (aufgelöster Kot, Nagesplitter usw.) und in Zwiebäcken auch die Merkmale verknäulten Holz- und Rindengewebes, wie sie sich nach mechanischer Zerstörung (zum Beispiel durch Astbruch) im Kambium entwickeln, festzustellen. Nach den vorliegenden Darstellungen jedoch haben Klimaänderung und die darauf folgenden physiologischen Reaktionen der Kiefern primär zu Schwächezuständen geführt, die ihrerseits Pilz- und Insektenbefall begünstigten.

Wie an vielen anderen Stellen der Erde wird auch in den riesigen Waldungen der SE-Staaten der USA die gewerbsmäßige Harzung, hier an *Pinus elliottii* ENGLM. und *Pinus palustris* MILL. betrieben. Dort kennt man sehr genau die Schädwirkungen der anschließend sich einstellenden Borkenkäfer und ihrer Larven als Folge dieser Harzung. Im wesentlichen handelt es sich um die drei Arten: Ips, black turpine beetle und southern pine beetle. Die Insekten befallen besonders stark natürlich verletzte oder durch Harzungseingriff verwundete und damit geschwächte Bäume. Die Larven ernähren sich im allgemeinen von der inneren lebenden Rinde, der Salthaut, und dem jüngsten Splint bzw. vom Mark junger Triebe. Auch zur Bernsteinzeit wird es so gewesen sein. Denn immer wieder wurden in den Rinden- und Borkeninkluden des Bracks und auch im Mark des Holzes Spuren zerstörender Insekten und ihrer Larven beobachtet.

Die erste systematische Untersuchung der Borkenkäfer des baltischen Bernsteins erfolgte durch M. HAGEDORN (1906) an den Einschlüssen der großen Königsberger Staatssammlung. Es wurden bestimmt:

- 11 Inkluden der Gattung *Hylastes*, heute im Holz von Kiefern und Fichten,
- 5 Inkluden der Gattung *Phloeosinus*, heute in *Thuja*, *Cypressus* und *Juniperus*,
- 1 Inkluse (!) der Gattung *Xylechinus*, heute ausschließlich in Fichte.

In ganz auffälliger Weise fehlen Vertreter der heutigen Borkenkäfergattungen *Ips*, *Pityophthorus* und *Pityogenes*, die zum Lebensbild der jetztzeitlichen Kiefern-

und Fichtenwälder gehören, vollständig; dafür eine beweiskräftige Erklärung zu geben, ist zur Zeit unmöglich (s. u.).

Das neuerliche Studium von 72 echten Borkenkäfer-Einschlüssen durch K. E. SCHEDL (1947) und die kritische Auswertung der diesbezüglichen Gesamtliteratur führte letztlich zu demselben Schluß: „Auffallend ist das vollkommene Fehlen von Vertretern typischer Ipinen, zum Beispiel der Gattungen *Ips*, *Orthotomicus*, *Pityogenes* und *Pityophthorus*, die wir heute zu den typischen Bewohnern unserer Nadelhölzer rechnen. Vorherrschend sind die Hylesinen und besonders auffallend die zahlreichen Vertreter einer mit *Phloeosinus* nahe verwandten Gattung, wohl ein Zeichen mehr, daß wir gerade diese Formen als phylogenetisch alt ansprechen müssen. Den Gesamthabitus betrachtend, kann man wohl versucht sein, die Borkenkäfer der Bernsteinperiode mit der rezenten Fauna der Cupressaceen einschließlich der Gattung *Juniperus* zu vergleichen.“ Man könnte sich also vorstellen, daß in den auch mit Cupressaceen von wenigstens 7 nachgewiesenen Gattungen reichlich durchsetzten Bernsteinkiefernwäldern eine Spezialisierung der Borkenkäfer in Cupressaceen- und Abietineen-bewohnende Gattungen noch nicht bestand. Wahrscheinlich ist diese Ausdifferenzierung erst später, vielleicht auch an ganz anderem Orte erfolgt.

So gesichert die Überlegungen der Reaktionskette (Vordringen des Eozänmeeres — Wirkung des Küstenwassers — Klimaänderung — physiologische Reaktion — Insektenbefall) durch Beobachtungen und ihre Deutungen auch sind, so wird man doch — nicht zuletzt wegen der Länge der Beweiskette — Zweifel an ihrer Richtigkeit zunächst nicht ausschließen können. Vor allem ist die Frage naheliegend: Gibt es pflanzengeographische oder ökologisch-physiologische Beobachtungen ähnlicher Art an rezenten Föhren? Liegen im besonderen Beobachtungen vor, welche die Reaktion der Kiefern auf Staunässe oder fließendes Wasser unmittelbar vor Augen führen?

1. Wohlbekannt ist die ausgesprochene Schwachwüchsigkeit der Hochmoorform von *Pinus montana* MILLER, der Moorspirke: Dabei muß es noch dahingestellt bleiben, ob Nährstoffmangel, die große Bodenfeuchtigkeit, der (humus-) saure Charakter des Wassers oder der absolute Mangel an Kalk der Hauptfaktor für den kümmerlichen Wuchs ist. Andererseits ist es aufs höchste erstaunlich, daß es *P. montana* selbst unter diesen extrem schlechten Lebensbedingungen noch vermag, ihr Dasein zu fristen, ja selbst noch zu fruktifizieren.
2. Im oberen Gschnitztal (Tirol) beobachtete Verfasser mitten im Bach, auf den Schotterinseln des Urgesteins stockend, alte, scheinbar ganz normale Exemplare von *Pinus silvestris*.
3. Dr. ILICK fand *Pinus pungens* LAMB. auf einer Insel des Susquehanna-Flusses im südl. Pennsylvanien, wo die Wurzeln fortgesetzt von Wasser umspült waren (W. C. GRIMM 1950).
4. In den swamps von Süd-Florida, jener stellenweise unter Süßwasser- (nicht Brackwasser-) Staunässe stehenden diluvialen Landschaft teilen sich vornehmlich zwei Kiefernarten in das Areal. Die niederen, oft an freies Wasser angrenzenden Geländestreifen aus saurem Boden mit dicht unter der Oberfläche liegendem Grundwasser bevorzugt *Pinus elliottii*. Auf den nur wenige Meter höher gelegenen Regionen mit humusarmen Böden gedeiht noch gut *Pinus palustris*. (UPHOF 1924—1932).
5. Im südlichen Hochschwarzwald, z. B. im Forstrevier Friedenweiler, Kr. Neustadt, sind die Höhen auf saurem Urgestein zum Teil vermoort. Hier stocken in den

riesigen Fichtenwäldern inselweise oder eingestreut Kiefern (*Pinus silvestris* L.) von normalem Wuchs. Der Boden ist dicht von wasserquellendem *Sphagnum*-Rasen überdeckt und wird von Abzugsgräben durchzogen. Im Harzungsexperiment wurde einem vollkommen gesunden Stamm das übliche Probesegment entnommen und anatomisch-mikrochemisch untersucht<sup>9)</sup>.

Gegenüber dem Querschnittsbild von unter normalen Bedingungen gewachsenen Bäumen fällt die sehr große Zahl der in jedem Jahresring vorhandenen normalen Harzkanäle auf, die sich wie die Perlen an einer Schnur aneinanderreihen. Dies ist jedoch im Vergleich zu dem Gewebebild des unter normalen Bedingungen aufwachsenden Baumes der einzige Unterschied. Im besonderen differiert dies histologische Bild von dem der *Pinus succinifera* in der Stärke der Jahresringe und der Dicke der Tracheiden-Membranen grundsätzlich. Die sehr auffällige und überaus reichliche Ausbildung der Harzkanäle aber ist so charakteristisch und steht offensichtlich im Zusammenhang mit den großen Wassermengen des Bodens, daß dieser Befund sehr wohl ein berechtigter Hinweis auf die Richtigkeit der hier vorgetragenen physiologischen Erscheinungen ist: In der Gattung *Pinus* wirkt sich anomal gesteigerte Boden-nässe im System der Harzkanäle (Exkretionsorgane ?) aus!

Leider war es bislang trotz aller Bemühungen noch nicht möglich, eine holz- und rindenanatomische Untersuchung einer auf extrem feuchtem Standort wachsenden subtropischen Kiefer im Vergleich zu einer Normalform durchzuführen. Die untersuchten Bäume von *Pinus elliottii* ENGLM. und *Pinus palustris* MILLER stammten aus dem nördlichen Florida mit „normalen“ Bodenverhältnissen und lieferten daher keinen Beitrag zur vorliegenden besonderen Fragestellung. Alle Versuche, Untersuchungsmaterial aus Sumpfwäldern des Südens der USA und Kubas oder von einem Flußlauf Br. Honduras' zu erhalten, sind bislang fehlgeschlagen. Vor Augen steht das Vegetationsbild von einem Bach auf Isla de Pinos von J. C. TH. UPHOF (1927), wo im hochstämmigen Palmenwald (*Colpothrinax wrightii* WENDL.) zahlreiche nicht minder hohe, aber sehr schlankstämmige und auffällig gering benadelte Föhren von *Pinus cubensis* GRIS. wachsen. Aus der ganzen, so artenreichen Gattung *Pinus* gibt es wohl nur diese Art mit den beiden Varianten *P. elliottii* ENGLM. im Süden Floridas und *P. hondurensis* im SE Mittelamerikas, die mit einem Überangebot an Bodenfeuchtigkeit fertig werden. Aber wie kümmerlich ist der Habitus dieser Bäume auf Isla de Pinos! Vielleicht ist auch ähnlich schütterere Benadelung ein Grund für die Tatsache der so geringen Nadeleinschlüsse und der fast fehlenden Pollenfunde im Bernstein!

Nach dieser durch mehrseitige Beobachtungen und Gedankengänge begründeten Darstellung liegt der Schwerpunkt des gesamten Bernsteinproblems in einer geologisch-klimatischen Umweltänderung extremster Art. Sie führte bei den Kiefern zu einer krankhaft gesteigerten Harzbildung und schließlich zum Untergang der gesamten ursprünglichen Vegetation. Damit greifen diese Fragen hinein in die Vorstellung des Artbildungsprozesses: Nicht nur wurde den Kiefern und ihren Begleitern ein Teil ihres Lebensraumes schrittweise durch überflutendes Wasser entzogen, sondern darüber hinaus stellte sich allen wenigstens zunächst noch überlebenden Pflanzenarten des ursprünglich ariden Klimas die entscheidende Aufgabe der Anpassung an die neu sich formenden Lebensbedingungen. Die Flora der Trockenwälder aber war, aus extremen Spezialisten zusammengesetzt, grundsätzlich nur sehr schlecht für diesen Umstellungs-

<sup>9)</sup> Herrn Revierförster W. DIETERLE in Friedenweiler bin ich für wunschgerechte Probenahme zu besonderem Danke verpflichtet.

prozeß geeignet und mußte im Bereich der geologisch-klimatischen Veränderungen untergehen. Dabei bleibt es noch eine offene Frage, ob Bergformen der Kiefern in Rückzugsgebieten zunächst noch überlebten. Gelegentliche Funde von Föhrenresten in den späteren Braunkohlenlagern erhärten diese Vermutung. Aber der zu Beginn der Diluvialzeit erfolgende Klimawechsel vernichtete auch diese Überbleibsel ehemaliger tropischer Vegetation. So war es nur noch möglich, im Raume des europäischen Mittelmeeres nach Relikten jener frühtertiären Zeit Ausschau zu halten. Aber weder zeigen die xylotomischen Merkmale der dortigen jetzzeitlichen Kiefern eine sichere Verwandtschaft mit den Bernsteinkiefern, noch finden sich heute in diesem Gebiet Landschaftsformen, welche in pflanzengeographischen Beziehungen den Befunden der Bernsteinforschung entsprechen würden. Zu tief haben die jahrtausendlang geübten naturfeindlichen Verhaltensweisen des Menschen die ursprüngliche Landschaft verwandelt. So wird ein Schwerpunkt künftiger Bernsteinforschung — so paradox es klingen mag — im Studium noch möglichst wenig gestörter Savannen- und tropischer Bergwälder vom Typus der Kiefern-Eichen-Palmen-Wälder vor allem im mittelamerikanischen Raume liegen. Eile ist allerdings geboten, damit nicht vorher die fortschreitende Nutzung das ursprüngliche pflanzengeographische Bild vollkommen zerstört. —

H. R. GOEPPERT & A. MENGE beschließen 1883 eine lebenslange Arbeit am Bernstein mit den resignierenden Worten: „Winzig erscheinen die Resultate dieser jahrelangen, auf Untersuchungen von 700 bis 800 Bernsteinhölzern begründeten Arbeit.“ Und wo steht die Wissenschaft heute? Dank der Lackfilmmethode E. VOIGT's ist es in nicht minder mühevoller Arbeit gelungen, die Anatomie von Holz und Rinde der hauptsächlichsten Harzspender und im Planexperiment an rezenten Föhren den eigentlichen Harzungsprozeß zum großen Teil zu erkennen. Eine über die systematische Betrachtung der bislang beschriebenen Inkluden der Begleitflora hinausgehende Schau unter pflanzensoziologischen Gesichtspunkten mit dem Ziel einer Rekonstruktion von Bildern der Bernsteinwälder unter Verwertung geologischer und klimatologischer Beobachtungen hat neue Gesichtspunkte des Bernsteinproblems eröffnet. Um aber diese Bilder zu bestätigen und zu vertiefen, bedarf es auch dringend neuer, ausgedehnter systematisch-floristischer Untersuchungen. Es wäre sehr wünschenswert, würde sich der derzeitige Besitzer der Bernsteinwerke dieser einmaligen wissenschaftlichen Aufgabe annehmen.

Die zur Zeit laufenden Experimental-Untersuchungen über die physiologischen Bedingungen für eine erhöhte Harzproduktion versprechen, über den Prozeß der Bernsteinbildung weitere Klarheit zu erbringen. So ist das Studium der Bernstein-Inkluden ein Musterbeispiel für die Konzentration mehrerer naturwissenschaftlicher Forschungsdisziplinen auf ein Ziel und zugleich für die Tatsache, daß eine neue Untersuchungsmethode (hier die Lackfilmmethode E. VOIGT's) Türen der Erkenntnis öffnet, die vordem verschlossen waren.



## Schrifttum

- ANDRÉE, K.: Die wissenschaftliche Bedeutung des Bernsteins und neuere Bernsteinforschungen. — Forsch. u. Fortschr., **12**, S. 357—359, 4 Abb., Berlin 1936.
- : Der Bernstein. — 219 S., 51 Abb., Königsberg/Pr. (Gräfe & Unzer) 1937.
- : Der Bernstein. — 95 S., Stuttgart (Kosmos) 1951.
- BACHOFEN-ECHT, A.: Leben und Sterben im Bernsteinwald. — Paläobiologica, **1**, S. 39—50, 3 Taf., 21 Textfotos, 1928; **2**, S. 15—18, 1 Taf.; S. 262—269, 3 Taf., Wien/Leipzig 1929.
- : Der Bernstein und seine Einschlüsse. — 204 S., 188 Textabb., Wien 1949.
- BARNER, I.: Die Einwirkung der Staunässe auf die Organbildung und Physiologie von Holzgewächsen. — Ber. deutsch. bot. Ges., **70**, S. 3—10, Berlin 1957.
- BUBNOFF, S. VON: Fennoarmatia. Geologische Analyse d. Europäischen Kerngebietes. — Geologie, **11**, 450 S., 4 Taf., 115 Abb., Berlin (Akad.-Verl.) 1952.
- CASPARY, R.: Die Flora des Bernsteins und anderer fossiler Hölzer des Ostpr. Tertiärs, I. (bearb. von R. KLEBS). — Abh. kgl. preuß. geol. L.-A., N. F., **4**, 182 S. u. Atl. m. 30 Taf., Berlin 1906.
- & TRIEBEL: Einige fossile Hölzer Preußens. — Abh. kgl. preuß. geol. L.-A., **8**, 86 S. m. Atlas, Berlin (Schropp) 1889.
- CLEVE-EULER, A. & HESSLAND, E.: Vorläufige Mitteilung über eine neu entdeckte tertiäre Ablagerung in Südschweden. — Bull. géol. Inst. Univ. Upsala, **32**, S. 155—180, Upsala 1948.
- CONWENTZ, H.: Monographie der Baltischen Bernsteinbäume. — 151 S., 18 lith. farb. Taf. Danzig 1890.
- FREY, A.: Calciumoxalat-Monohydrat und -Trihydrat in der Pflanze. — Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich, **70**, S. 1—65, 2 Taf., 16 Abb., Zürich 1925. — [Diss. Zürich.]
- FREY-WYSSLING, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanze. — Monogr. a. d. Ges.-Gebiet d. Physiologie d. Pflanzen u. Tiere. 378 S., 128 Abb., Berlin 1935.
- GASSNER, G. & CHRISTIANSEN-WENIGER, FR.: Dendroklimatologische Untersuchungen über die Jahresringentwicklung der Kiefern in Anatolien. — Nova Acta, N. F., **12**, Nr. 80, 138 S., 14 Taf., 73 Abb., Halle/Saale 1942.
- GOEPPERT, H. R. & MENGE, A.: Die Flora des Bernsteins, I. — 16 Taf., Danzig 1883. — Die Angiospermen des Bernsteins, II (bearb. von H. CONWENTZ). — 13 Taf., Danzig 1886.
- GOTHAN, W.: Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. — Abh. kgl. preuß. geol. L.-A., N. F., **44**, 108 S., Berlin 1905.
- GREGUSS, P.: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. — 308 S., 360 Taf. m. 1500 Orig.-Mikrophotos, Budapest (Acad. Kiado) 1955.
- GRIMM, W. C.: The trees of Pennsylvania. — 363 S., zahlr. Abb., New York 1950.
- HAGEDORN, M.: Borkenkäfer des Baltischen Bernsteins. — Schr. phys.-ökonom. Ges., **47**, S. 115 bis 121, Königsberg 1906.
- HOEHNEL, FR. VON: Über Kork und verkorkte Gewebe. — Akad. Wiss., **76**, S. 507—662, Wien 1877.

- HOFMANN, E.: Palaeohistologie der Pflanze. — 300 S., 153 Abb., Wien 1934.
- HOLDHEIDE, W.: Rindenanatomische Untersuchungen. — Tharandter Forstl. Jb., S. 43—45, Berlin 1944.
- : Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. — In: FREUND, Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 5, Tl. 1, S. 193—367, Atl. m. Mikrophotos, Frankfurt/Main 1951.
- & HUBER, BR.: Holz als Roh- und Werkstoff. — 10, S. 263, Berlin 1952.
- HUBER, BR.: Zur Phylogenie des Jahresringbaues der Rinde. — Svensk. Bot. Tidskr., 43, H. 2—3, Upsala 1949.
- KARSTEN, G. & SCHENCK, H.: Vegetationsbilder. — R. 18, H. 5, Cuba 1928.
- KAUNHOWEN, F.: Der Bernstein in Ostpreußen. — Jb. kgl. preuß. geol. L.-A., 34, Tl. 2, S. 1 bis 80, Berlin 1913.
- KIRCHHEIMER, FR.: Grundzüge einer Pflanzenkunde der deutschen Braunkohle. — 153 S., 117 Abb., 3 Tab., Halle/Saale (Knapp) 1937 (1937 a).
- : Beiträge zur Kenntnis der Flora des baltischen Bernsteins. — Bot. Zbl., 57, Abt. B, S. 441—483, Taf. VII u. VIII, 8 Abb., Jena 1937 (1937 b).
- KIRCHNER, G.: Submarine Bernsteineinschlüsse. — Endeavour, 9 (34), S. 70—74, Farbtaf. 1—3, 1 Abb., London 1950.
- KRÄUSEL, R.: Die fossilen Coniferenhölzer. — Palaeontographica, 62, Abt. B, 185 S., Stuttgart 1919. — [Nachtrag in Senckenbergiana, 2, S. 198, Frankfurt/M. 1920.]
- : Die palaeobotanischen Untersuchungsmethoden. — 2. Aufl., VI u. 98 S., 47 Abb., Jena (Fischer) 1950.
- KÜSTER, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. — 447 S., 209 Abb., Jena 1916.
- LÖTSCHERT, W.: Vegetationsbilder aus West-Cuba. — Natur u. Volk, 87, S. 194—201, 10 Abb., Frankfurt/M. (Senckenberg-Ges.) 1957.
- : Die Übereinstimmung von geologischer Unterlage und Vegetation in der Sierra de los Organos (Westcuba). — Ber. deutsch. bot. Ges., 71, S. 55—70, 1 Taf., 2 Abb., 2 Kt., Berlin 1958.
- LOOCK, E. E. M.: The Pines of Mexico and British Honduras. — Union South Africa Dep. Forestry Bull., 35, 244 S., 29 Taf., zahlr. Abb., Pretoria 1950.
- MÄGDEFRAU, K.: Palaeobiologie der Pflanzen. — 3. Aufl., 443 S., 367 Abb., Jena 1956.
- : Flechten und Moose im baltischen Bernstein. — Ber. deutsch. bot. Ges., 70, S. 433 bis 435, 1 Taf., Berlin 1957.
- MARTINEZ, M.: Los Pinos Mexicanos. — Ann. Inst. Biol., Mexico 1948.
- MAYR, H.: Entstehung und Verteilung der Sekretorgane der Fichte und Lärche. — Bot. Ctbl., 20, 50 S., 3 Taf., Jena 1884.
- MERGEN, FR. & ECHOLS, R. M.: Number and Size of Radial Resin-ducts in Slash Pine. — Science, 121, S. 306—307, Washington 1955.
- MÖLLER, J.: Anatomie der Baumrinden. — 447 S., Berlin 1882.
- MÜLLER-STOLL, W. R.: Mikroskopie des zersetzten und fossilisierten Holzes. — In: FREUND, Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 5, Tl. 2, S. 725—816, 27 Abb., 4 farb. Mikroaufn., Frankfurt/M. 1952.
- MUENCH, E.: Naturwissenschaftliche Grundlagen der Kiefernharznutzung. — Arb. Biol. Reichsanst. Land- und Forstwirtsch., 10, H. 1, Berlin 1921.
- : Zur Anatomie der Harzgänge in *Pinus silvestris* L. — Bot. Arch., 4, S. 195—200, Königsberg 1923.
- OUDEN, P. DEN: Coniferen, Ephedra, Ginkgo. — 444 S., zahlr. Abb., Wageningen 1949.

- PHILIPSBORN, H. v.: Über Calciumoxalat in Pflanzenzellen. — *Protoplasma*, **41**, S. 416—424, Leipzig 1952.
- : Calciumoxalat — 275 Jahre mikroskopische Forschung. — *Sudhoff's Arch.*, **38**, S. 336 bis 366, Leipzig 1954.
- RICKLI, M.: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. — 3 Bde., 1418 S., 189 Photos, Bern 1943.
- SCHEDL, K. E.: Die Borkenkäfer des Baltischen Bernsteins. — *Ctbl. Gesamtgeb. Entomologie*, **2**, H. 1, S. 12—45, 17 Abb., Klagenfurt 1947.
- SCHENCK, C. A.: Fremdländische Wald- und Parkbäume. — 2 Bde., 615 u. 645 S.; 269 Phototaf., Berlin 1939.
- SCHUBERT, K.: Mikroskopische Untersuchung pflanzlicher Einschlüsse des Bernsteins, I: Holz. — *Bernsteinforsch.*, H. 4, S. 23—44, 6 Lichtdrucktaf., Berlin 1939. —  
II: Rinden u. Borken. — *Palaeontographica*, **93**, B, S. 103—119, Taf. 31—33, Stuttgart 1953.
- : Über den mikroskopischen Bau der Bernsteinkiefern (Ref.). — *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **69** (Generalvers.-Heft), Berlin 1956.
- : Mikrochemische Untersuchungen der gesunden und verwundeten Rinde von *Pinus nigra* ARN. — *Zeiss-Mitt.*, **1**, S. 165—189, 24 Abb., Jena 1958.
- SCHWERDTFEGER, FR.: Informe al Gobierno de Guatemala sobre la Entomologica Forestal de Guatemala. I: Los Pinos de Guatemala. — *Ber. XI. Kongr. Internat. Verb. Forstl. Forschungsanst.*, 5 S., 1 Abb., Rom 1953.
- SHAW, G. R.: *The Pines of Mexico*. — *Publ. Arnold Arboretum*, **1**, Cambridge (USA) 1909.
- STANDLEY, P.: *Trees and Shrubs of Mexico*. — *Smithsonia Inst.*, **23**, 1, S. 50—58, Washington 1920.
- TSCHIRCH, A., AWENG, E., JONG, DE & HERMANN, E. S.: Über den Bernstein. — *Helv. Chim. Acta*, **6**, S. 214—225, Basel 1923.
- & STOCK, E.: *Die Harze*. — 2 Bde., 418 S., 131 Abb. und 1858 S., 401 Abb., Berlin (Bornträger) 1933.
- ULMER, G.: Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. — *Schr. phys.-ökonom. Ges., Beitr. z. Naturkde. Preußens*, **10**, 380 S., Königsberg 1912.
- UPHOF, J. C. TH.: Dendrologische Notizen aus dem Staate Florida. — *Mitt. deutsch. Dendrol. Ges.*, **34—44**, Darmstadt 1924—1932.
- VOIGT, E.: Die Lackfilmmethode, ihre Bedeutung und Anwendung i. d. Palaeontologie, Sedimentpetrographie und Bodenkunde. — *Z. deutsch. geol. Ges.*, **88**, S. 272—292, Taf. 35 bis 37, Stuttgart 1936.
- : Palaeohistologische Untersuchungen an Bernsteineinschlüssen. — *Palaeontol. Z.*, **19**, S. 35—46, 2 Taf., Berlin 1937.
- WETZEL, W.: Mikropalaeontologische Untersuchungen d. Schlesw.-Holst. Bernsteins. — *N. Jb. Geol. Palaeont.*, **7**, S. 311—321, Stuttgart 1953.
- Weitere Literaturhinweise enthalten die Arbeiten von ANDRÉE, K. (1937), SCHUBERT, K. (1939), KIRCHHEIMER, FR. (1937) und BACHOFEN-ECHT, A. (1949).

## Autorenregister

- Andrée, K. 13, 22, 141
- Bachofen-Echt, A. 25, 26, 120, 127, 130, 131, 141
- Barner, J. 136, 141
- Bubnoff, S. von 133, 141
- Caspary, R. 13, 120—122, 124, 132, 141
- Christiansen-Weniger, Fr. 32, 33
- Cleve-Euler, A. 17, 133, 141
- Conwentz, H. 13—15, 20—22, 24, 25, 28—30, 34, 37, 42, 43, 46, 48, 59, 75, 94, 106, 111, 113, 119—122, 125, 126, 128, 141
- Echols, R. M. 142
- Frey, A. 104, 141
- Frey-Wyssling, A. 141
- Gassner, G. 32, 33, 141
- Goepfert, H., R. 13, 14, 21, 120, 121, 126, 140, 141
- Gothan, W. 115, 141
- Greguss, P. 46, 48, 61, 141
- Grimm, W., C. 138, 141
- Hagedorn, M. 137, 141
- Hessland, E. 17, 133, 141
- Hofmann, E. 142
- Hoehnel, Fr. von 92, 103, 141
- Holdheide, W. 142
- Huber, Br. 32, 142
- Karsten, G. 142
- Kaunhowen, F. 125, 142
- Klebs, R. 13, 113, 121, 122, 124, 132, 137
- Kirchheimer, Fr. 121, 122, 123, 142
- Kirchner, G. 94, 142
- Kräusel, R. 53, 142
- Küster, E. 142
- Lötschert, W. 133, 134, 142
- Loock, E., E., M. 16, 126, 134, 135, 142
- Mägdefrau, K. 122, 125, 142
- Martinez, M. 134, 142
- Mayr, H. 48, 136, 142
- Menge, A. 13, 21, 121, 124, 126, 140, 141
- Mergen, Fr. 142
- Möller, I. 142
- Müller-Stoll, W., R. 59, 142
- Muench, E. 37, 142
- Ouden, P. den 142
- Philipsborn, H. von 74, 143
- Rickli, M. 143
- Schedl, K., E. 138, 143
- Schenck, C., A. 11, 48, 143
- Schenck, H. 142
- Schubert, K. 98, 104, 116, 143
- Schwendener, S. 59
- Schwerdtfeger, Fr. 16, 126, 134, 143
- Shaw, G., R. 134, 143
- Standley, P. 143
- Stock, E. 143
- Straßburger (Lehrbuch der Botanik) 53, 73, 80
- Triebel, R. 141
- Tschirch, A. 30, 37, 38, 57, 112, 119, 143
- Ulmer, G. 3, 4, 130, 131, 143
- Uphof, J., C., Th. 126, 138, 139, 143
- Voigt, E. 11, 59, 113, 140, 143
- Wetzel, W. 143

## Orts- und Sachregister

- Alterungsprozeß des Harzes 35  
 anaerob 119  
 Analyse, chemische 112  
 anatolische Hochsteppe 32  
 Angiospermen 126  
 Anilinblau 95, 101  
 anomale Harzgänge 56  
 anomales Holzparenchym 31, 32, 34—37, 56  
 Aquifoliaceae 126  
 arides Klima 27, 29, 126, 135, 137, 139  
 Artdiagnose 120, 122, 123  
 Artenspektrum 123  
 Assoziation, Föhren-Palmen-Eichen- 129, 140  
 — , Folge- 123  
 aufgelöster Insektenkot 39  
 Auflichtbild 92, 102  
 Aufschwemmung von Nagesplittern 110  
 Aufwölbung der Jahresringe 23
- Bastkäfer 39, 128  
 Beckerit 109, 125  
 Begleitfauna 17, 128—131  
 — flora 17, 121—123, 125, 135, 140  
 Benadelung (schütter) 139  
 Bernstein, flomiger 54, 110  
 — , klarer 110  
 — , knochiger 110  
 — , marmorierter 110  
 Bläs'chenwolke 110  
 Blattinklusen 122  
 „Blaue Erde“ 14, 94, 133, 136  
 Bodennässe 139  
 Bohrgang 47, 109  
 Borkeneinschluß 71, 97, 114, 115  
 — farbe 91, 92, 94  
 — käfer 39, 128, 137, 138  
 — schicht 96  
 — schuppe 91, 95, 98  
 Brack 15, 18, 63, 69, 72, 76, 91, 95, 98, 109, 111, 113, 121, 137  
 — wasser 135  
 Brandwirkung 93  
 Braunkohlenwälder 124  
 Bremervörde (Forstamt) 31  
 British Honduras 22, 29, 126, 133, 135, 139  
 Buchtenkork 69, 92, 93, 95—99, 101—104, 119  
 — zellen, Tüpfel der 106
- Ca-Ion als Wurzelgift 133  
 Calciumoxalat-Monohydrat 15, 67, 71, 73, 75, 80, 83, 104, 105, 121
- Cayetano-Sandsteinboden 134  
 Chemische Analyse 112  
 Chemismus 86  
 chlorophyll-defekt 133  
 Cupressaceen 124, 138  
 Cupuliferae 126
- Definition der Harzsekrete 33  
 Deformation der Rindenstrahlen 99, 100  
 dendroklimatische Beobachtungen 27, 32  
 Dichroismus 83  
 Diffusion von Harzöl 38, 57, 119  
 Dilatation von Parenchymzellen 64, 69, 71, 74, 81—83, 86, 88, 95, 99, 101  
 Dilleniaceen 126  
 disponibles Harz 58  
 Dünnschliff-Präparate 14, 20, 21
- Eichen; Kätzchen u. Schuppenhaare 126  
 — , Waldbestandteil 131  
 Einzelnadeln 15, 16  
 El Salvador 22, 27  
 endemisch 134  
 Eozänmeer 132—136  
 — zeit 17, 26  
 Erhaltungszustand der Gewebe 87  
 Ericaceen 126  
 Erstlingsholz 39, 40
- Fallaub bewohnende Insekten 129  
 Faulschlamm 39, 67, 87, 136  
 Fennoskandischer Raum 17  
 „Fenster“ im Plasma 76, 83, 87, 105, 118  
 Fernwirkung des Wundreizes 36, 40, 67  
 feucht-warmes Klima 22, 24, 88, 124, 132, 137  
 Fixierungsprozeß 75, 77, 105, 116  
 Flechten 122  
 Fliesen 34  
 Fließstruktur erstarrenden Harzöls 30, 55, 77, 86, 102, 110  
 Flohkrebs 130  
 flomiger Bernstein 54, 110  
 Florida 22, 27, 126, 134, 135, 139  
 Föhren-Eichen-Wälder 132, 134, 135  
 — -Palmen-Eichen-Assoziation 129, 140  
 Folgeassoziation 123  
 fossilierter Waldboden 18

- Fossilierung 33, 37, 45, 83, 93, 98, 121, 122, 136  
 Fraßgang 36, 109  
 Fraßsplitter 22, 27, 47, 109  
 Funktionswechsel 85
- Gasblasenbildung**  
 — im InsektenSpeichel 110  
 — im Plasma 87  
 Gedanit (Sprödes) 88, 98, 110, 111  
 Geleitzellen 33, 35—37, 49, 55, 56, 116, 118  
 Gerbstoffe 67, 73, 74—76  
 Gewebeauflockerung 70  
 — bilder, pathologische 136  
 — , Erhaltungszustand 87  
 — lücke, schizogene 36, 37, 54, 56, 67, 68, 116, 136  
 — sprengung 82  
 — verband 85, 89, 92, 113, 116—118  
 Gschnitztal (Tirol) 16, 138  
 Guatemala 126  
 Gymnospermen 124
- Halbinsel Schonen 17, 133  
 Hartlaubwälder 131, 135  
 Harzbank der sekundären Rinde 40, 74, 93, 99, 118  
 Harzbehälter, lysigene 37  
 Harzbildung aus physiologischem Grunde 26, 31, 40, 58, 117, 132, 136, 137, 140  
 harzender Markstrahl 46, 51, 54, 55, 77, 117  
 — Rindenstrahl 35, 66, 68, 82, 84, 85, 91  
 Harzfluß 38, 69, 82, 84, 91, 92, 98, 109, 122, 117  
 Harzgänge, anomale 56  
 Harzgang (Harzkanal) 33, 34, 36, 37, 49, 54—58, 116, 139  
 — der primären Rinde 41  
 harzige Plasmadegeneration 52, 53, 68, 82, 83, 117  
 Harzimbibition 31, 55, 93, 116  
 Harzlücke 136  
 Harzölbildung 80, 86, 98, 99, 106, 116, 119  
 — , Diffusion von 38, 57, 119  
 — , Fließstruktur des erstarrenden 30, 55, 77, 86, 102, 110  
 Harzsekrete, Definition der 33  
 Harzungsdruck 65, 66, 70, 74, 80, 85, 87, 98, 118  
 — experiment 22, 23, 31  
 — feld 56, 58, 86, 116  
 — problem 30, 66, 80  
 — prozeß 51, 63, 66, 68, 82, 85, 87, 112, 115—117, 140  
 Hautflügler 131  
 Heterophyllie 122  
 histologische Konstanz 115  
 Hochmoorkiefer 138  
 Hochschwarzwald 138
- Höhenzonierung 16  
 Holzparenchym, anomales 31, 32, 34—37, 56  
 holz-, rinde-, borke-bewohnende Insekten 128, 137  
 hypertrophe Zellbildung 119
- Initialfeld der Korkbildung 103  
 Inkohlung 59, 94  
 innere Harzausscheidung 118  
 Insekten, Falllaub bewohnende 129  
 — , holz-, rinde-, borke-bewohnende 128, 137  
 — -Inklusen 128—131  
 — kot 109  
 — - Mundspeichel von 47, 110  
 — welt 127  
 Interzellularen 81, 102, 119  
 Isla de Pinos 126, 139
- Jahresringe, Aufwölbung der 23  
 — , schmale 21, 22, 23  
 — , starke 27, 28
- kalkreicher Boden 17, 133  
 Kambium 53, 58, 64, 65, 67, 70, 73, 77, 81, 85—87, 114, 116  
 — Labilität 32, 136  
 — zone 117  
 Kegelkarstberge (Mogoten) 134  
 Kettenparenchymzellen 40, 64, 66, 71—74, 76, 77, 79, 81, 82—84, 86, 88, 95, 97, 98, 100, 101, 111, 117—119  
 Khasigebirge (Assam) 132  
 Kiefernwälder 15, 123, 131  
 klarer Bernstein 110  
 Klimaänderung 61, 67, 132, 136, 137  
 — , arides 27, 29, 126, 135, 137, 139  
 — , feucht-warmes 22, 24, 88, 124, 132, 137  
 — , 83. Sektion 17  
 Köcherfliegen 130  
 knochiger Bernstein 110  
 Kollabieren 64, 65, 69, 75, 86  
 Konvergenz 122  
 Kork-Kambium 75, 86, 95, 96, 98, 103  
 — lamelle 69, 88, 91—101, 104  
 — häutchen 92, 93, 101, 119  
 — parenchym 69, 91, 93, 95—101, 104, 111  
 Kotballen 36, 109, 110  
 Kreidezeit 133—135  
 Kreuzfeldtöpfelung 46—48, 51, 111  
 — , piceoide 49, 111  
 Kristall„schläuche“ 75, 82, 83  
 — zellen 67, 68, 72, 74, 111  
 Kuba 22, 126, 134, 139  
 Kurzkristalle 75  
 Kutikularmethode 122

- Labilität des Kambiums 32, 136  
 Lackfilmmethode 13, 19, 92, 109—111, 113, 140  
 Längstracheiden, Tüpfel der 52, 53, 114  
 Lake City (Florida) 31  
 Lauraceen 126  
 lysigene Harzbehälter 37  
 lysigener Prozeß 30  
  
 maccien-ähnliche Formation 132  
 Markkronen 39, 137  
 Markstrahlen (einschichtige) 44, 45, 51, 58, 85, 117, 118  
 — , Zusammensetzung 52, 54, 58  
 Markstrahl, harzender 46, 51, 54, 55, 77, 117  
 — parenchymzellen 45, 46, 51, 58  
 — — , Tüpfel der 51, 55  
 marmorierter Bernstein 110  
 Membrankristalle 104  
 — schwächung 31  
 Mexico 134  
 Mineralisierung 87, 97  
 Mischwald 16, 17, 121  
 mittelamerikanischer Raum 134  
 Mittellamelle 103  
 Moose 122, 137  
 Mulm 36, 37, 109, 125  
 Mundspeichel von Insekten 47, 110  
 Mykorrhiza 25, 26  
  
 Nadeln von *Pinus* und *Picea* 15, 16, 113, 120, 139  
 Nadelwaldzone 132  
 Nagesplitter (= Fraßsplitter) 110  
 Nucleolus 105  
 Nutzharzung 137  
  
 oekologische Betrachtung 123  
 Oekotypen 22, 31  
 ölige Plasmadegeneration 76, 83, 86, 87, 105, 117, 118, 119  
 osmotischer Druck 81  
 Oxydation und Polymerisation 22, 31  
  
 Paläohistologie 115  
 Palmen 126, 131  
 Parenchymzellen der primären Rinde 40  
 — , Dilatation von 64, 69, 71, 74, 81 bis 83, 86, 88, 95, 99, 101  
 pathologische Gewebebilder 136  
 pflanzengeographisch 120, 121, 127, 133, 134, 140  
 pflanzensoziologische Betrachtung 134, 135, 140  
 Phellogen 64, 93, 96, 98, 101, 104, 119  
 — nahe Zellen 104, 105  
 Phelloid (= Steinkork) 92, 95, 96, 101, 103  
 Phlorogluzin 93, 103  
 physiologische Bedingungen der Harzbildung 31, 40, 58, 117  
 piceoide Kreuzfeld-Tüpfelung 49, 111  
 Pilzbefall 59  
 Pinaceen 125  
*Pinites* 113, 115  
*Pinus* (*Slash Pine*) 52, 59, 73, 118, 134, 137 bis 139  
 — Art, zweite (?) 27, 88, 111  
 — *canariensis* SMITH 92  
 — *caribaea* MOR. 134  
 — *cembra* L. 16  
 — *clausa* SARG. 17  
 — *cubensis* GRIS. 139  
 — *echinata* MILL. 17  
 — *Elliottii* ENGLM. 16, 17, 22, 31, 33, 35, 36, 38  
 — *glabra* WALT. 17  
 — *hondurensis* LOOCK 29, 134, 135, 139  
 — *insignis* (*P. radiata* DON.) 16  
 — *khasia* ROYLE 132  
 — *lambertiana* DOUGL. 22, 75  
 — *laricio* POIR. 48  
 — *montana* L. 16, 22, 24, 25, 106, 138  
 — *nigra* ARN. 16, 17, 22, 32, 45, 94, 116, 120, 133  
 — *oocarpa* SCHIED. 16, 22, 27, 73  
 — *palustris* MILL. 17, 22, 50, 69, 71, 72, 79, 83, 95, 118, 137, 138, 139  
 — *peuce* GRISB. 75  
 — *pinea* L. 16, 133  
 — *pseudostrobus* LINDL. 16, 73  
 — *pungens* LAMB. 138  
 — *resinosa* AIT. 114  
 — *rigida* MILL. 17  
 — *rudis* ENDL. 16  
 — *silvestris* L. 16, 22, 24, 25, 30, 31, 49, 50, 52, 54, 59, 64, 65, 72, 73, 75, 92, 103, 106, 107, 138, 139  
 — *strobus* L. 22, 24, 25, 46, 49, 75, 106  
 — — var. *chiapensis* MARTINEZ 16  
 — *taeda* L. 17  
 — *tenuifolia* BENTH. 16  
 Pinuxylon 115  
 Plasmadegeneration, ölige 76, 83, 86, 87, 105, 117, 118  
 Plasma, „Fenster“ im 76, 83, 87, 105, 118  
 — , Schollenbildung 105  
 — reste 76  
 — zersetzung 74, 76, 77, 86, 87, 97, 118  
 Plasmodesmen 99, 100, 103  
 Plasmolyse 74, 75, 87, 103, 105  
 Plattenkork 102  
 Pollen 121, 139  
 Protopinaceen 53  
 Pseudoparenchym 65, 69  
  
 Quertracheiden 30, 45, 52, 111  
 — , Tüpfel der 38

- Reaktionskette 138  
 Reduktionsprozeß 119  
 Reihenbuchtenkork 25, 106, 136  
 Rekonstruktion der Waldbilder 125, 134  
 Relikt 17, 140  
 resinogene Schicht 30, 38, 57, 119  
 Rinde, Harzgang der primären 41  
   — sekundäre 40  
 Rindenstrahl 68, 71—75, 77, 78, 80—84, 87,  
   88, 98,—100, 117, 118  
   — , harzender 35, 66, 68, 82, 84, 85, 91  
 Rindenstrahlen, Schlängelung der 65, 71  
   — zonen I, II u. III 64/65, 95  
 Rückzugsgebiet 140  
 Rumanit 133
- Safthaut 15, 34, 63, 66, 117, 137  
 Sammelart 61, 75, 113, 120, 135  
 Sandsteinboden, Cayetano- 134  
 saure Böden 17, 133  
 Savanne 22, 129, 132, 134, 135, 140  
 Schaumstruktur 76, 106  
 Schichtfuge 63, 66, 69, 117  
 schizogene Gewebelücke 36, 37, 54, 56, 67,  
   68, 116, 136  
 Schlängelung der Rindenstrahlen 65, 71  
 Schlaube 18, 37, 91, 121, 122  
 Schluchtwald 132, 135  
 schmale Jahresringe 21, 22, 23  
 Schollenbildung des Plasmas 105  
 Schwefelkies 19, 40, 63, 67, 80, 87  
 Schwemmgut 38, 85, 109  
 Sekretzellen 30, 33, 35—38, 41, 49, 54, 55,  
   57, 77, 81, 82, 85, 86, 116, 118  
 sekundäre Rinde 40  
 Selbstfixierung 105  
 Sezernierungsgewebe 86  
   — prozeß 57  
 Sickerwasser 67, 69  
 Siebzellendurchmesser 88, 111  
   — kollaps 82  
   — pakete 40, 66, 67, 69, 71, 72, 77, 80,  
   84, 86, 87, 95, 98, 100, 117  
   — , Tüpfelfelder 71—74, 82, 88, 100  
 Sierra de los Organos (Kuba) 134  
 skandinavischer Schild 134  
*Sphagnum* 139  
 Spiralstruktur der Zellmembran 44, 59  
 Splint 53, 54, 59, 75, 109, 137  
 Sprengwirkung des Harzes 44, 68, 91, 100,  
   117  
 Sprödes (= Gedanit) 88, 98, 110, 111  
 Standort der Bernsteinwälder 124  
 starke Jahresringe 27, 28  
 Staub 18  
 Staunässe 136, 138  
 Störungsimpuls 35  
 Stoffwechsel 26, 54, 58, 62, 65, 67, 75, 80,  
   104, 106, 118, 132  
 Strandgeröll 136  
 subtropisch-tropisches Klima 125
- Succinit (= Bernstein) 37, 106, 112  
 Succinose 20, 35, 41, 46, 52—55, 56, 65, 67,  
   68, 74, 76—78, 81, 83, 84, 87, 116, 117,  
   118, 119  
 Südfiorida 17, 138  
 Susquehanna-Fluß 138  
 systematische Verwandtschaft 48
- Taxodiaceen 124  
 Terpenbildung 58, 119  
 Tertiärflora 113  
 Textur 110  
 Thyllen 37  
 Tracheidenmembranen, dünne 23, 29, 31, 32  
 Trockenwald 126, 129, 131, 132, 135, 139  
 tropischer Bergwald 140  
 Tüpfel der Buchtenkorkzellen 106  
   — — Längstracheiden 52, 53, 114  
   — — Markstrahlparenchymzellen 51, 55  
   — — Quertracheiden 38  
   — felder der Siebzellen 71—74, 82, 88,  
   100  
 Turgor 71
- Urgestein 133, 134, 138
- Variationsbreite 122  
 Vergiftung des Bodens 135  
 Verholzung 93, 103  
 Verkienung 31, 34, 53, 55, 56, 58, 69, 87,  
   109  
 Verknäulung 73, 82, 137  
 Verkorkung 78, 98  
 Verwitterung 84, 87, 94, 97, 109  
 Verwundungsexperiment 35, 69, 115, 118,  
   119  
 Verzahnung 93, 102, 104  
 vikariierende Arten 16, 17, 127  
 Vorlegung der 1. Korklamelle 64, 69, 88,  
   100, 111, 119
- Wachstumshemmung 133  
 Wärmeformen der Kiefern 16, 132  
 waldbewohnende Insekten 128  
 Waldboden, fossilierter 18  
 warm - t r o c k e n e s Klima 22, 125, 127  
 wasserbewohnende Insekten 130  
 Wucherungsgewebe (großzellig) 86, 119  
 Wundgewebe, kleinzelliges 77, 86, 119  
   — hormon 58  
   — kork 77  
   — nähe 69  
   — parenchym 77  
   — reaktion 64, 67, 73, 116  
   — reiz, Fernwirkung 36, 40, 67  
   — setzung 106, 117, 118



- Wurzelbeschädigung  
 — gift 133  
 — hals 26  
 — holz 24—27, 106  
 — stücke 25, 25
- xeromorph 22, 124, 126, 127, 132, 134, 137
- Zellfusion 100  
 Zellkern 73, 93, 104, 105, 111
- Zellmembran, Spiralstruktur 44, 59  
 — — , Zersetzung der 29, 30, 51, 54, 80  
 — teilungswand 104  
 — wandbuchten 99  
 Zersetzung der Zellmembran 29, 30, 51, 54, 80  
 zytologische Einzelheiten 104  
 „Zwiebäcke“ 15, 34, 63, 66, 67, 72—74, 80, 82, 117, 118  
 Zwischenjahresring 24

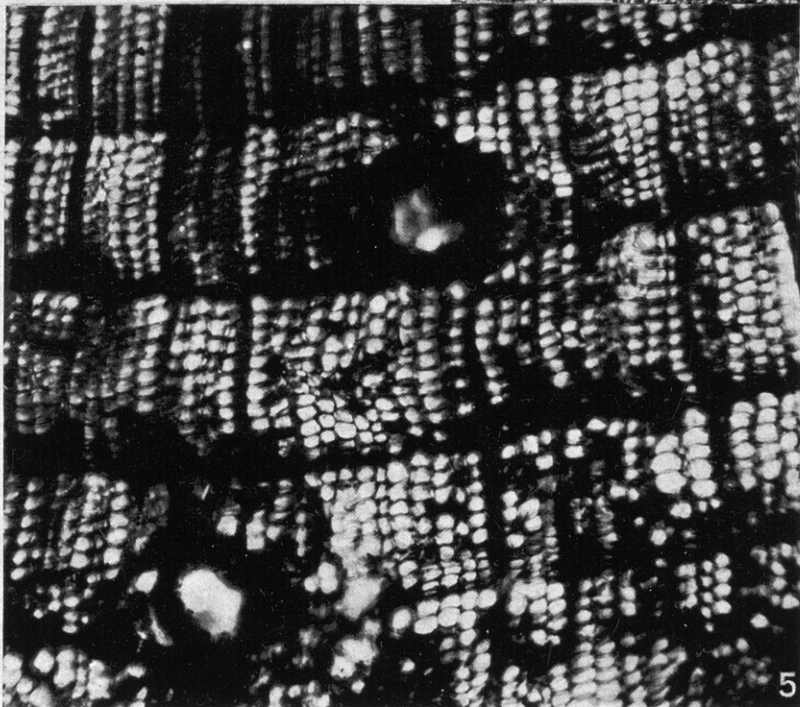
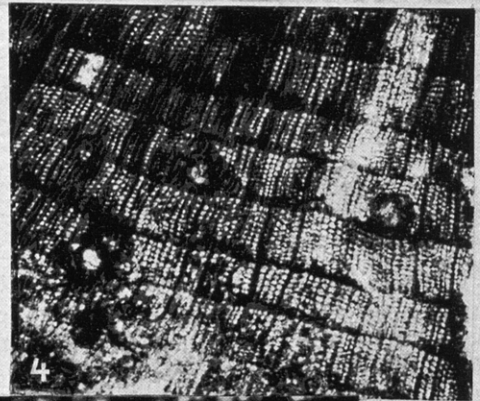
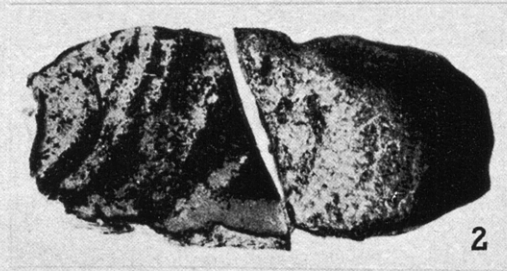
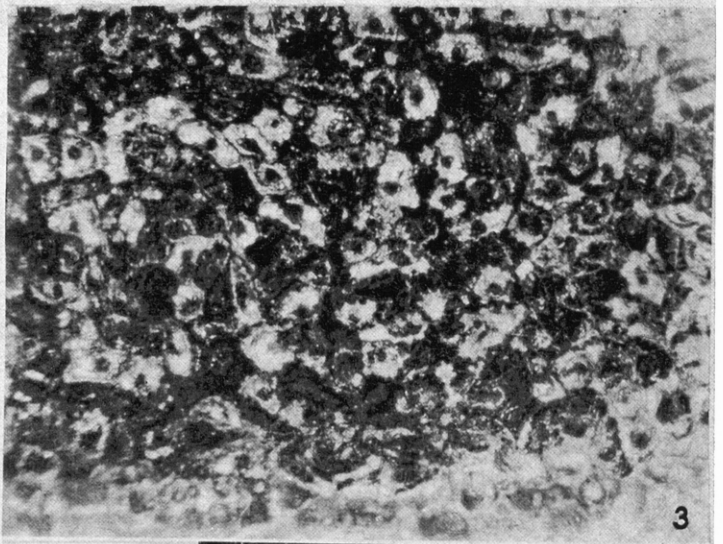
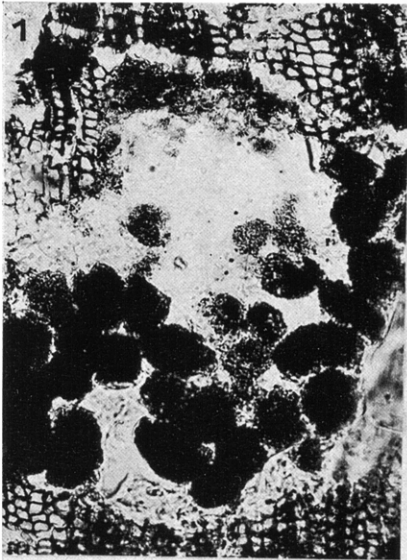
**Tafel 1**<sup>10)</sup>

[Wenn nicht anders angegeben, handelt es sich hier und bei den folgenden Tafeln um Präparate von *Pinus succinifera* (CONW.) emend.]

- Fig. 1. Querschnitt durch zum Teil zersetztes Holz der Bernsteinkiefer [*Pinus succinifera* (CONW.) emend.]: Fraßgang mit Kotballen eines Insektes, zum Teil in Auflösung zu Mulm. — Präp. 55226; 60fach. Zu S. 109
- Fig. 2. Brackstück, zersägt. Die linke, polierte Hälfte zeigt schalige Schübe von Mulm- und Detrituswolken. Im rechten, unbehandelten Teil verdeckt die oberflächliche Verwitterungskruste noch den Einschluß. Zu S. 109
- Fig. 3. Auflichtaufnahme des Saumes eines Korkhäutchens. Buchtenkorkzellen mit Zellkernen und verzahnten Radial-Membranen. Am rechten und unteren Bildrand überlagert ein feiner Tröpfchenschleier das Gewebe im zartflomigen Stein. (Die vergleichbaren Figuren der Tafeln 18 u. 19 zeigen die Überlegenheit der Lackfilmmethode.) 90fach. Zu S. 92; 93; 102
- Fig. 4. Teil des Querschnitts durch einen mehr als 30jährigen Zweig oder Ast. Zehn charakteristisch schmale Jahresringe mit sehr schwach ausgebildetem Spätholz. Drei riesige Harzkanäle, die bereits im Frühholz angelegt sind und bis ins Spätholz reichen. Am unteren Bildrand ein Feld gestörten Gewebes aus anomalem Holzparenchym. — Präp. 55229; 30fach. Zu S. 21
- Fig. 5. Durchschnittlich schmale Jahresringe desselben Präparates bei 100facher Vergr. Die gleichsinnige Krümmung der dunklen Markstrahlen zwischen je zwei Spätholzlagen ist Kennzeichen eines Trocknungsvorganges vor der Einbettung in das flüssige Harz. Im oberen Harzkanal zu innerst die hellen, mit Harz erfüllten, papillösen Sekretzellen, umgeben von einem starken, dunklen Ring von Geleitzellen. Der untere Harzkanal in unregelmäßig zusammengesetztes anomales Holzparenchym eingebettet. (Die beiden ungefähr kreisrunden Konturen von Gasblasen sind Kunstprodukte und durch das verdunstende Lacklösemittel verursacht.) — Präp. 55229. Zu S. 23; 51

---

<sup>10)</sup> Sämtliche Präparate befinden sich in der Sammlung des Verfassers unter den angegebenen Nummern. — Alle Aufnahmen zeigen Präparate dieser Sammlung.

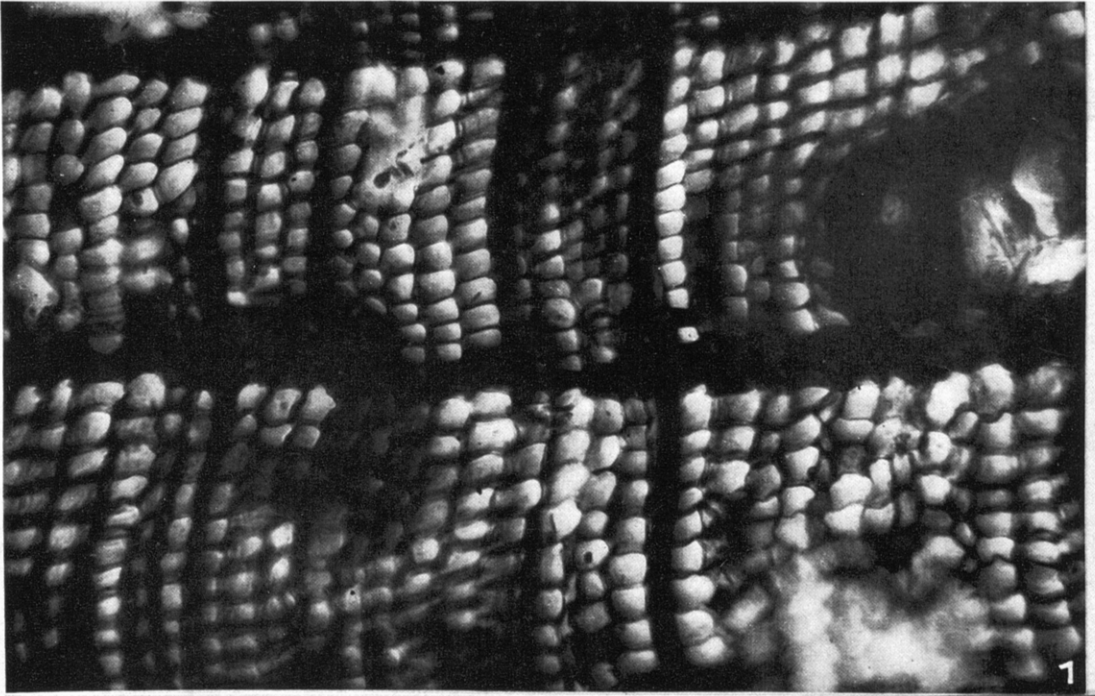


304/59

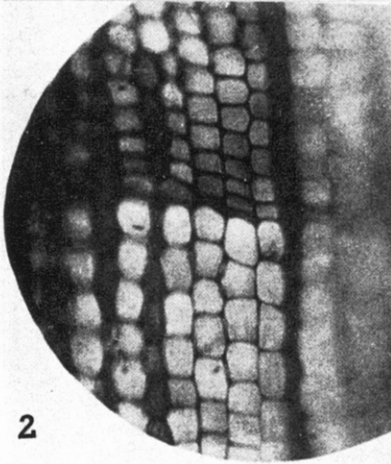
## Tafel 2

Fig. 1—3. *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

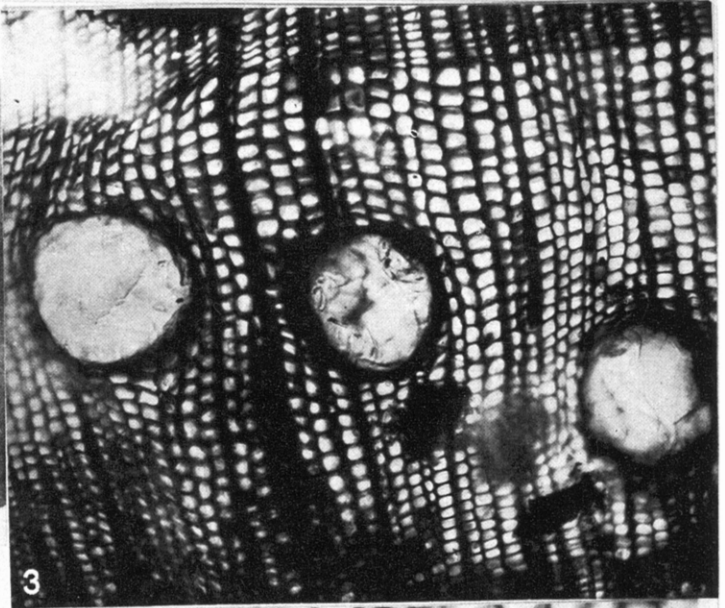
- Fig. 1. Der obere Harzgang der vorigen Figur bei 200facher Vergr. Die papillenförmigen Sekretzellen füllen thyllenähnlich den eigentlichen Kanal aus. Unmittelbar benachbart ein kleiner Harzgang mit nur geringem Gangvolumen aber starkem Geleitzellenring. Die Jahresringgrenze zeigt das schmale, bis auf Zweizellenlagen reduzierte Spätholz. In der rechten. unteren Bildecke verharztes anomales Holzparenchym mit nur verschwommenen Zellkonturen (kein Präparationsdefekt). — Präp. 55229. Zu S. 23
- Fig. 2. Querschnitt durch ein anderes Holz mit sehr scharfer Jahresringgrenze. Zahl der ausgesprochenen Spätholzzellen nur gering, ihre Membranen nur wenig verdickt. In den schräggestellten Radialwänden der Frühholztracheiden die charakteristischen, doppelt behöften Tüpfel. Hohe Zahl dunkler Markstrahlen. — 275fach. Zu S. 23
- Fig. 3. Querschnitt eines ungefähr dreimal so mächtigen Jahresringes aus dem Holz einer scheinbar zweiten *Pinus*-Art (Größenvergleich mit Fig. 5, Taf. 1). Bereits im Frühholz drei riesige Harzkanäle, erfüllt mit Harz und Sekretzellenresten und dunklem, schmalen Ring von Geleitzellen. Stärkere Ausbildung des anomalen Holzparenchyms fehlt. — Präp. 55228; 100fach. (Im Text wird dargetan, daß keine zweite Kiefernart, sondern nur eine Standortvariante vorliegt.) Zu S. 27; 33; 34
- Fig. 4. *Pinus elliottii* ENGLM. (rezent; Florida): Stammholz-Querschnitt aus sehr stark harzender Wundnähe. Normale Harzkanäle im Spätholz unmittelbar an der Jahresringgrenze. Riesige, papillöse, sehr inhaltsreiche Sekretzellen sind trotz vielfacher Behandlung mit Chemikalien auf dem Wege zum Dauerpräparat nicht kollabiert; der eigentliche, jetzt leere Zentralkanal war vorher mit frischem Harz erfüllt. Der Kranz schmaler, stärkereicher Geleitzellen ist im unteren Bildteil besonders deutlich und findet rechts Anschluß an einen Markstrahl. — 200fach. Zu S. 28; 33; 36



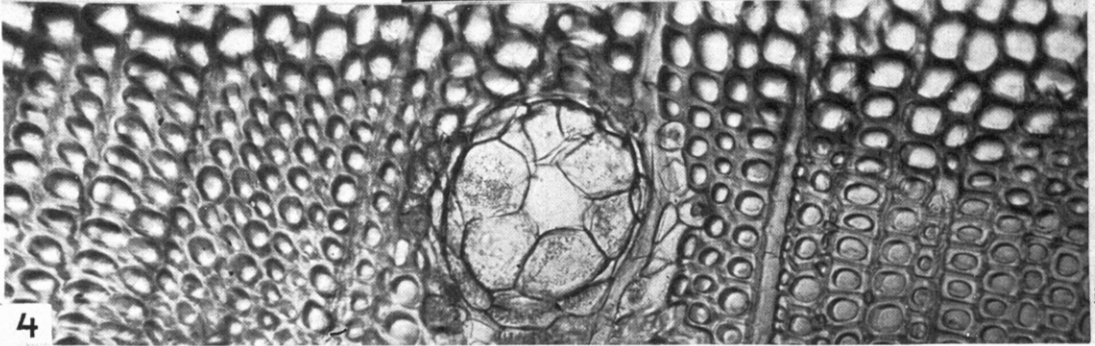
1



2



3

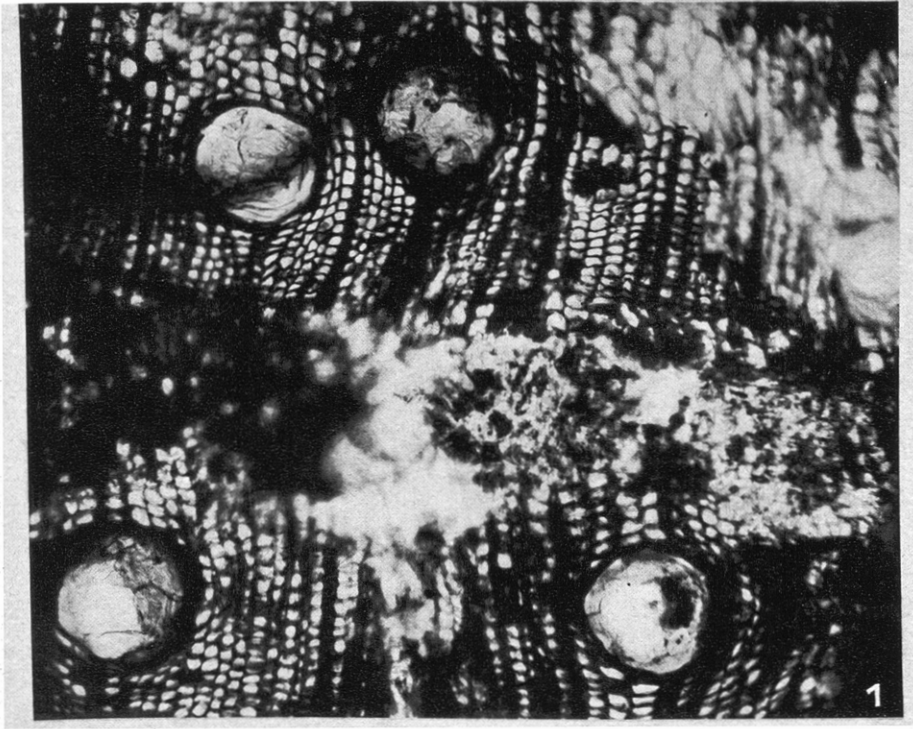


4

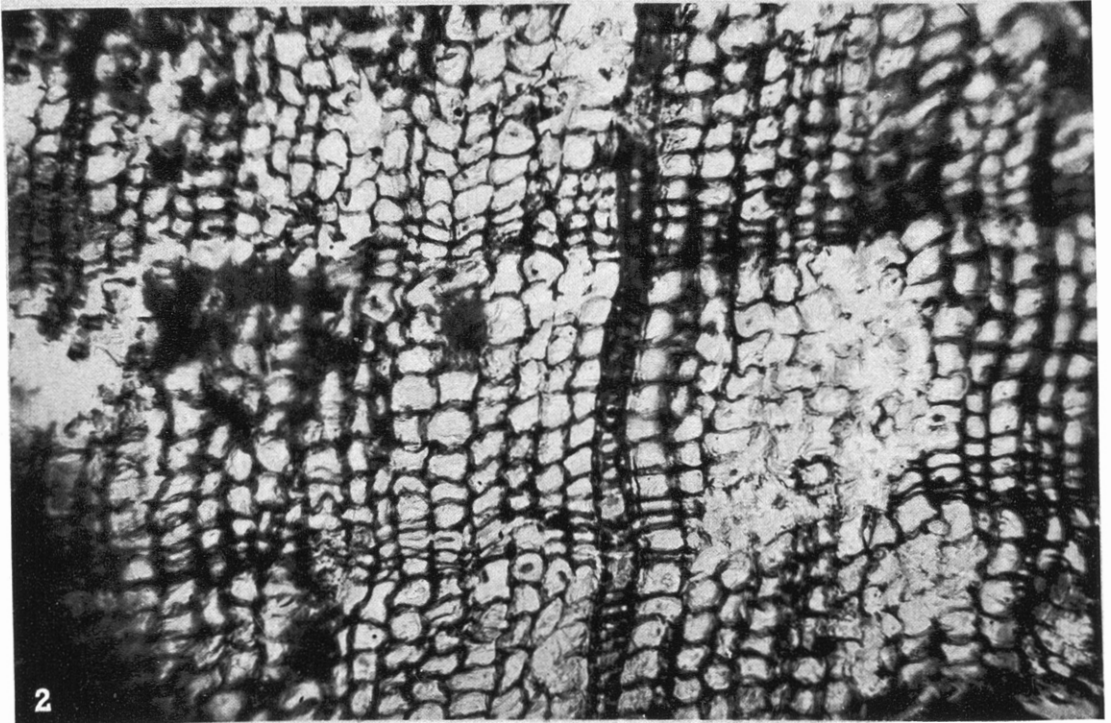
306/59

### Tafel 3

- Fig. 1. Fraßgang eines Insektes (zum Teil erfüllt mit Nagesplittern, Kotballen und Mulm) im Querschnittsbild gutwüchsigen und reichlich harzenden Holzes. Die Harzgänge beim Fraß ausgespart! — Präp. 55228; 100fach. Zu S. 36
- Fig. 2. Kennzeichnender Querschnitt durch Holz. Die Quertracheiden dreier Markstrahlen mit einfachen Tüpfellöchern und -spalten. — Präp. 55227; 170fach. Zu S. 38



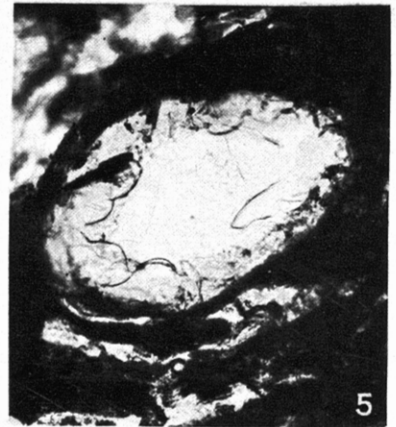
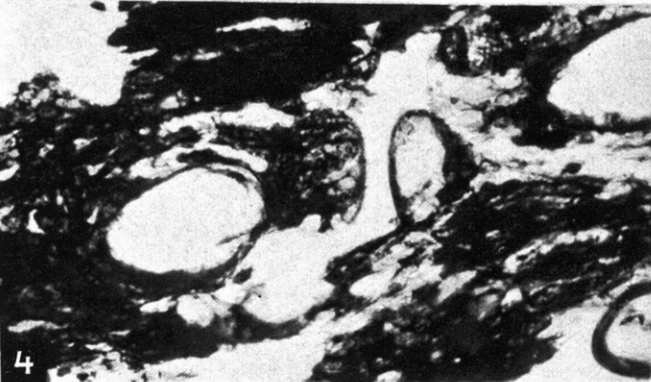
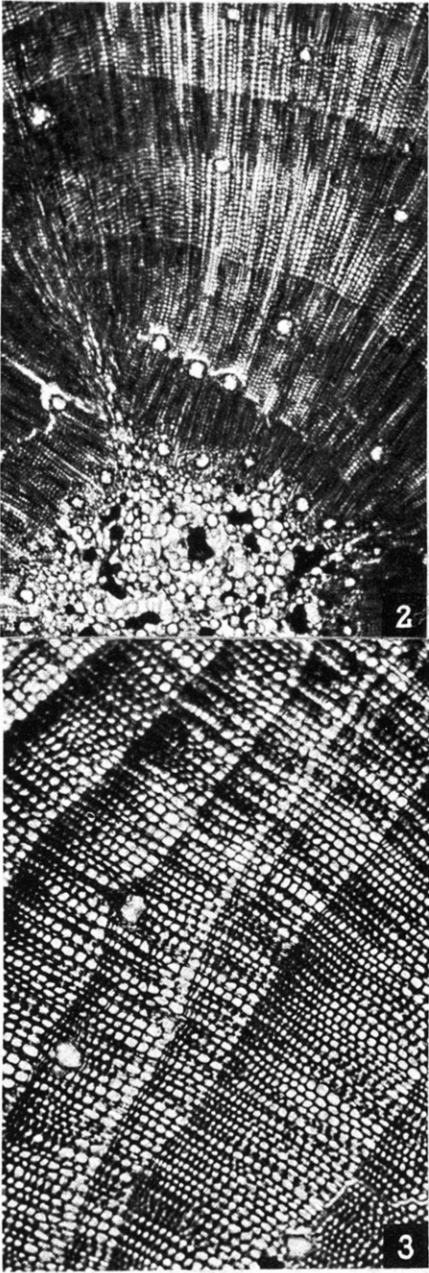
308/59



#### Tafel 4

- Fig. 1. *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Querschnitt durch das erste Holz aus der Nachbarschaft der (links unten anschließenden) Markkronen eines ungefähr fingerstarken Zweiges, aufgebaut aus ungewöhnlich kleinen Zellen in scharfen Jahresringen mit zahlreichen, unverhältnismäßig großen Harzkanälen des Erstholzes. — Präp. 55225; 80fach. Zu S. 40
- Fig. 2. *Pinus montana* MILLER (rezent, Dauerpräparat). Teil eines Querschnittes durch die Mitte eines Zweiges von der Markkronen (unterer Bildrand) bis einschließlich vierter Jahresring. — 30fach. Zu S. 40
- Fig. 3. *Pinus strobus* L. (rezent, Dauerpräparat). Querschnitt durch die mittleren Jahresringe einer fingerdicken Wurzel. Der Jahreszuwachs schwankt nicht nur in den verschiedenen Jahren, sondern auch an den verschiedenen Stellen desselben Ringes, so daß es nicht zur Ausbildung annähernd konzentrischer Kreise kommt. Dagegen treten oft seitlich auskeilende Zwischenjahresringe auf. Durchaus nicht immer ist das Spätholz auf nur wenige Zelllagen reduziert. — 30fach. Zu S. 24
- Fig. 4. *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Querschnitt durch die primäre Rinde eines 17jährigen Zweiges. Im dunklen parenchymatischen Gewebefeld zwei elliptisch lang gestreckte primäre Harzkanäle. Das unregelmäßig begrenzte weiße Gebiet der Mitte ist ein erstarrter Harzfluß, der den Zusammenhalt des Rindengewebes sprengte. — Präp. 5566; 30fach. Zu S. 40
- Fig. 5. *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Ein einzelner primärer Harzkanal desselben Präparates bei 80facher Vergr. Entsprechend der Größe der Harzkanäle sind die Sekretzellen sehr viel zahlreicher als in denjenigen des sek. Holzes, stumpf papillös vorgewölbt mit recht zarter Membran. Der Binnenraum des primären Harzkanals ist unverhältnismäßig groß. Zu S. 41

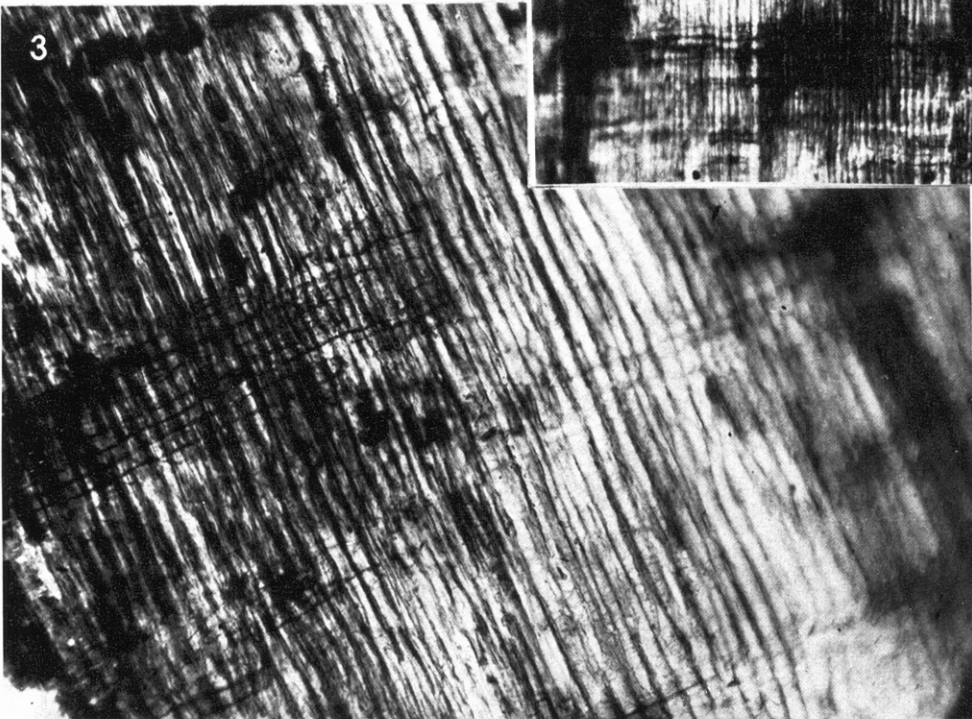
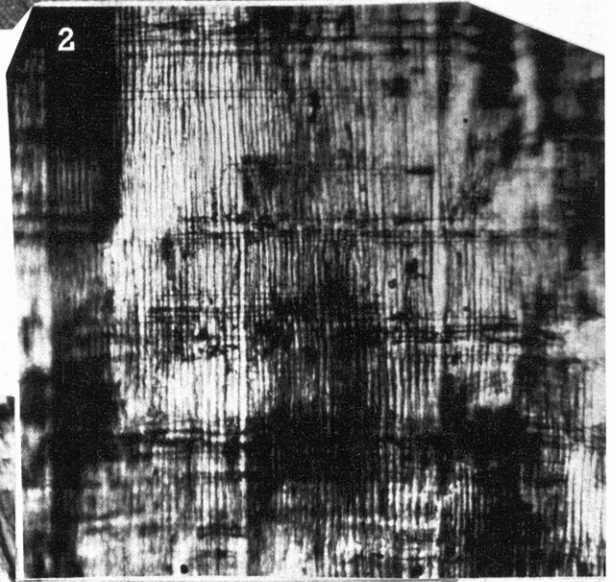
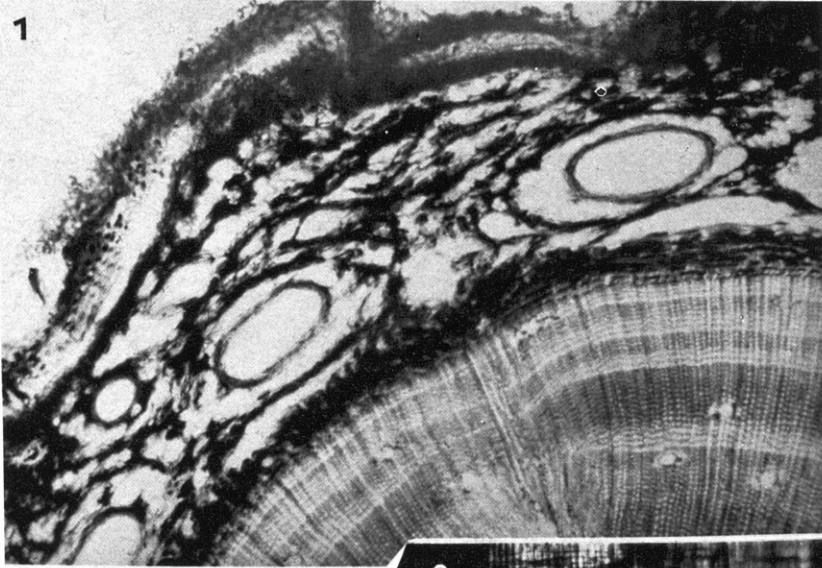




307/59

## Tafel 5

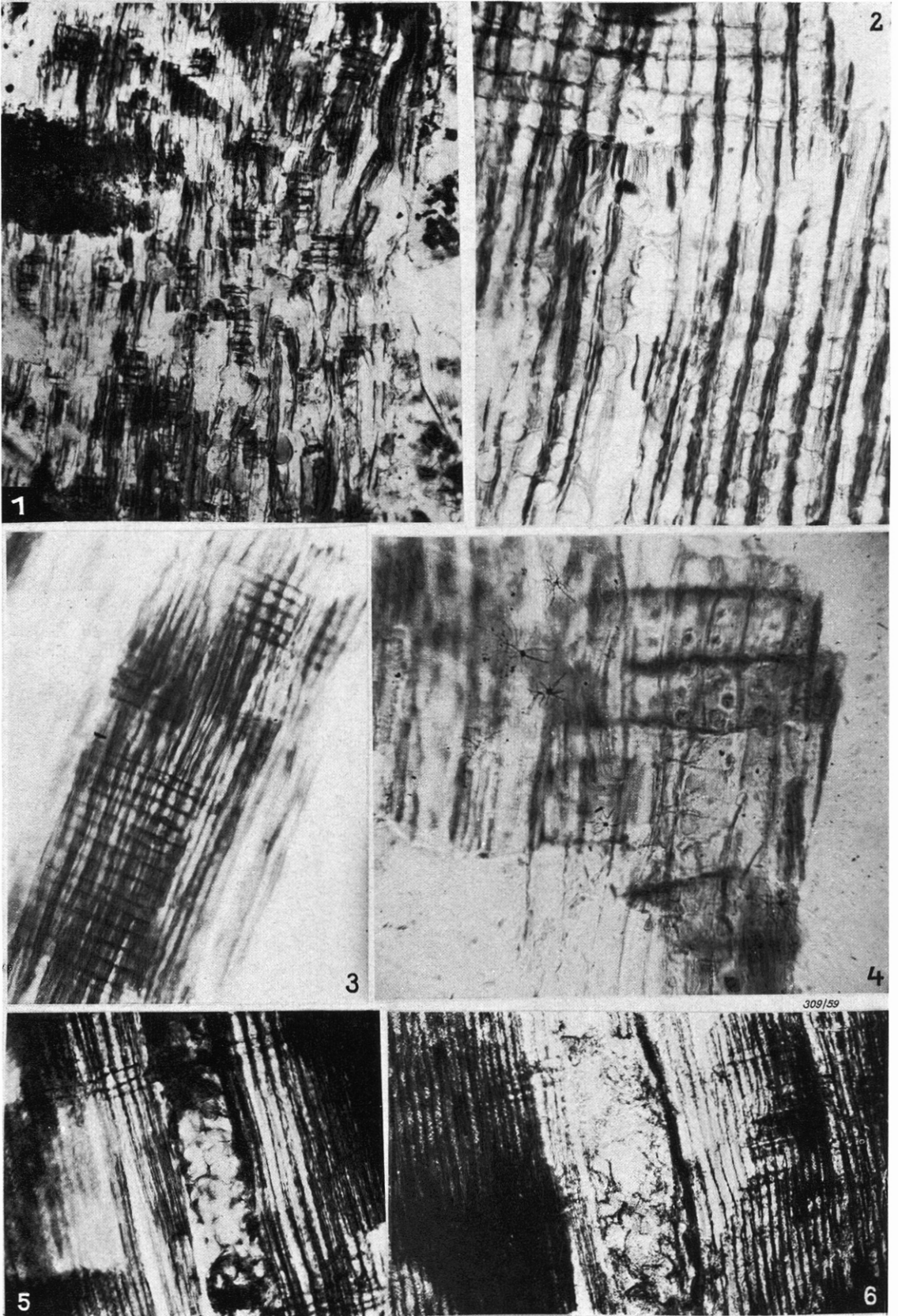
- Fig. 1. *Pinus resinosa* AIT. (rezent, Florida). Mit Safranin-Anilinblau doppelt gefärbtes Dauerpräparat: Segment eines Querschnittes durch einen 7jährigen Zweig mit primärer Rinde und jungem Holz. In den sehr unterschiedlich breiten Jahresringen große Harzkanäle im Spätholz. An das Holz anschließend die dunkle Zone der noch schmalen sekundären Rinde. Im Ausschnitt der primären Rinde vier, in tangentialer Richtung sehr stark gedehnte primäre Harzkanäle in ungefärbtem Grundgewebe. Den Anschluß nach außen bildet ein relativ starkes Korkhäutchen, ausgebildet als Buchtenkork. — 40fach. Zu S. 41
- Fig. 2. *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Radialschnitt durch gesundes, z. Z. der Harzkonservierung aber nicht mehr lebensfrisches Holz. Durch (weiße) Trockenrisse werden mächtige Jahresringe v o r g e t ä u s c h t. Die ausnahmsweise auf weite Erstreckung zu verfolgenden Markstrahlen weisen den Schnitt als genau radial aus. — Präp. 55100; 40fach. Zu S. 44
- Fig. 3. Radialschnitt desselben Objektes bei 100facher Vergr. Über den Tracheiden der linken Bildhälfte ein relativ hoher Markstrahl. In ihm sind Parenchymzellen von Quertracheiden nicht zu unterscheiden. In den weitleumigen Frühholztracheiden, besonders der rechten Bildhälfte unten, nehmen die großen, kreisrunden bzw. in radialer Richtung verzogenen Löcher der doppelt-behöfteten Tüpfel die ganze radiale Tracheidenbreite ein. Kreuzfeldtüpfelung ist in diesem Trockenpräparat nicht genau zu beobachten. — Präp. 55100; 100fach. S. 44; 47



300/59

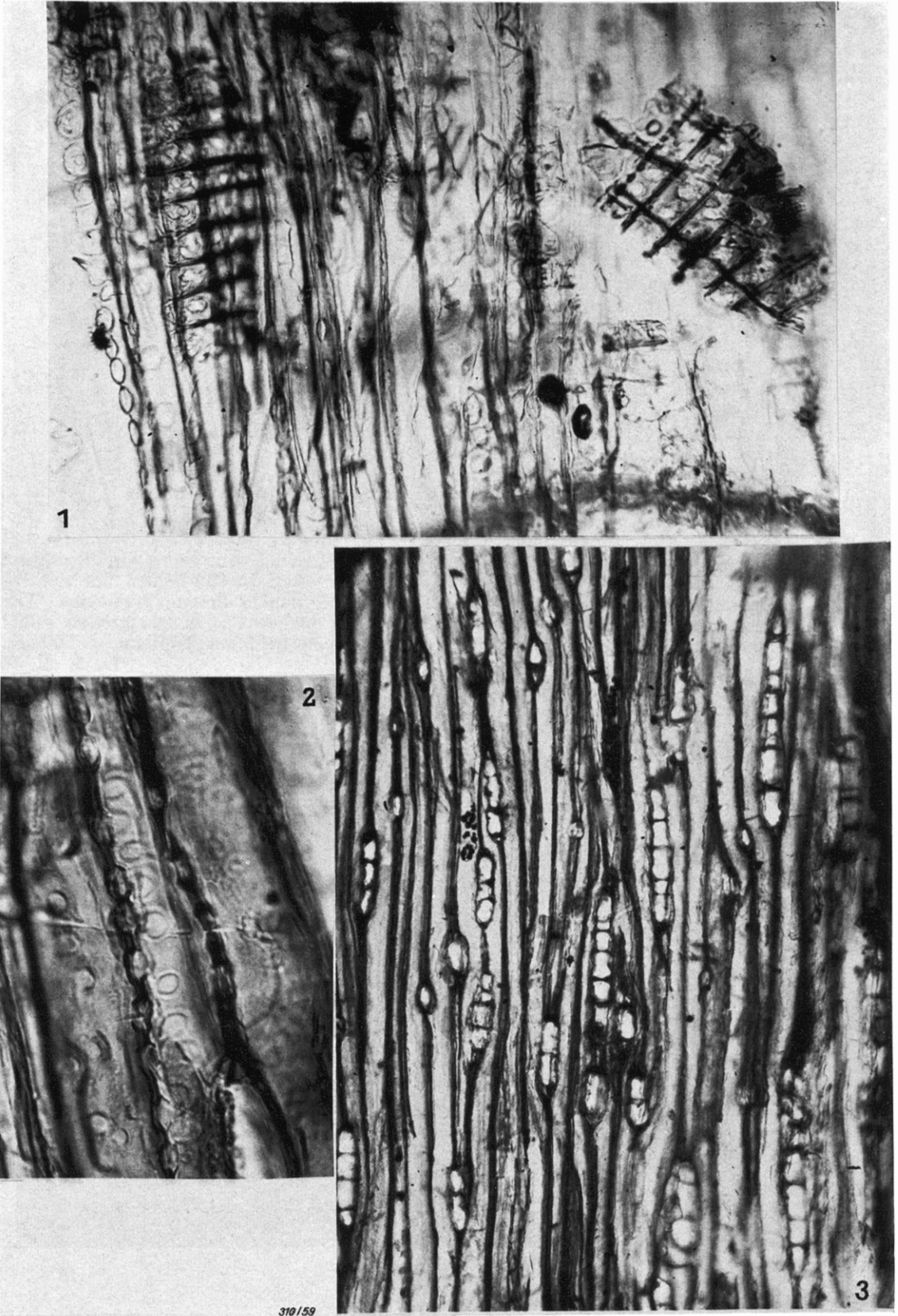
## Tafel 6

- Fig. 1. Radialschnitt durch Holz. Gewebeverband durch Harzinfiltration gesprengt. Am rechten Bildrand: flüssiges Harz in tangentielle Risse des Holzes ergossen; Frühholztracheiden unter Verbiegen und Verkrümmen voneinander gelöst. Bildmitte: einzelne fladige Tropfen zähflüssigen Harzes auf einem Radialspalt des Holzes erstarrt. — Präp. 5592; 40fach. Zu S. 44; 53
- Fig. 2. Radialschnitt durch trockenes Holz. Frühholztracheiden mit großen, runden, die ganze Zellbreite erfüllenden Tüpfellöchern. Marktstrahlzellen wohl verschieden hoch, lassen aber weder eine Unterscheidung zwischen Parenchymzellen und Quertracheiden noch genaue Kreuzfeldtüpfelung erkennen, da mit dem Trocknungsvorgang weitgehende Zerstörung der Tüpfel verbunden ist. — Präp. 5592; 170fach. Zu S. 44
- Fig. 3. Radialschnitt durch ein nicht so stark eingetrocknetes Holz mit über den Spätholztracheiden gut erhaltenem, über 15 Zellen hohen Marktstrahl. Zellen der Endreihen (Quertracheiden) niedriger als die mittleren Parenchymzellen ohne auffällig verdickte Membranen, besonders keine Zackenmembranen. Kreuzfeldtüpfelung relativ gut im oberen Marktstrahl zu erkennen: auf keinen Fall „eiporig“ (es ist nicht ein einziger diagonal stehender Tüpfel vorhanden). — Präp. Ho 77; 100fach. Zu S. 45; 47; 51
- Fig. 4. Nagesplitter aus dem Fraßgang eines Insektes. Kreuzungsfeld der hohen Marktstrahlparenchymzellen mit zwei kleinen, einfachen, kreisrunden Tüpfeln. Bei Scharfeinstellung auf eine Radial-Membran erscheinen die Tüpfel der Gegenseite unscharf, ohne aber ganz zu verschwinden. Das erhöht den Eindruck der „piceoiden“ Tüpfelung. Nagesplitter ohne Darmassage im lebenden Zustand konserviert, daher sind die Tüpfel als solche erhalten; sie erscheinen nicht nur als Löcher. — Präp. 5592; 200fach. Zu S. 47
- Fig. 5. Holz, radial. — Harzkanal im Frühholz. Die bis zur gegenseitigen Berührung angeschwollenen Sekretzellen, von Harz erfüllt, haben ihre ursprüngliche Papillenform verloren und den eigentlichen Kanal verschlossen. Je ein im oberen und unteren Bildteil querender Marktstrahl kennzeichnen den genauen Radialschnitt. — Präp. 55000<sub>1</sub>; 80fach. Zu S. 49
- Fig. 6. Derselbe Harzkanal an anderer Stelle. Die sich berührenden Sekretzellen täuschen Thyllen vor. Rechts begrenzt ein schmales, dunkles Band von Geleitzellen den Harzkanal. Links wurde diese Zone vom Film nicht erfaßt, sondern erscheint als weißer, leerer Streif. Anschließend: Paket von Tracheiden mit Spiralstruktur der Membranen. — Präp. 55000<sub>1</sub>; 80fach. Zu S. 49



## Tafel 7

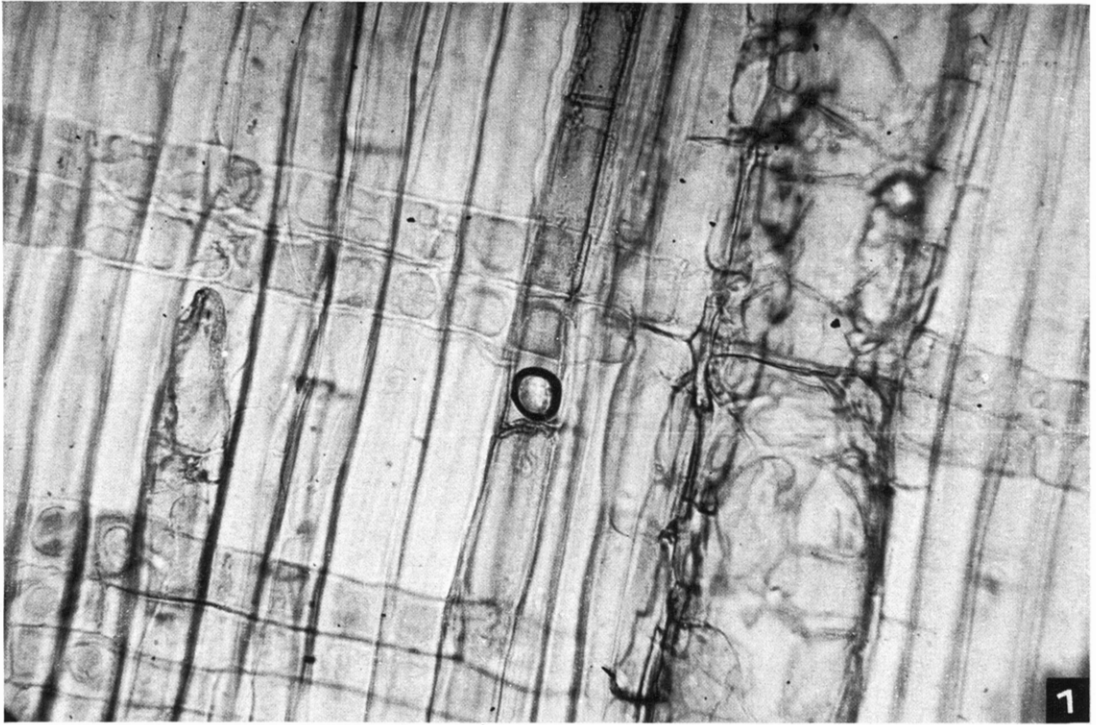
- Fig. 1. Zwei Nagesplitter aus Holz; radial, zum Teil schräg radial. — Kl. Splitter rechts mit intaktem, 7 Zellen hohem Markstrahl: Kreuzungsfeld mit je zwei, bereits in Zersetzung begriffenen Tüpfeln. Parenchymzellen mit relativ dicker Horizontalmembran. Horizontalwand der obersten Zellen mit dichter, einfacher Porentüpfelung spricht für eine Quertracheide ohne Zackenmembran. Auch im linken Splitter aus Frühholz noch gut erhaltener, hoher Markstrahl mit je zwei kleinen (aber bei der vorliegenden Einstellung nicht erkennbaren) Tüpfeln im Kreuzungsfeld. — Längstracheiden am weitesten links: obere Hälfte radial, mit großen, doppelt behöften Tüpfeln, im unteren Teil eine lange Kette derselben Tüpfel tangential sehr gut getroffen. — Präp. 42006; 200fach. Zu S. 47; 49
- Fig. 2. Holz schräg radial/tangential. — Mittlere Tracheide mit großen, doppelt behöften Tüpfeln der Tangential-Membran, die Tüpfel der Radial-Membran im Schnitt. — Linke Tracheide in Schrägsicht mit wesentlich kleineren Tüpfeln der schräg-radialen Membranen. — Präp. 5573; 525fach. Zu S. 51; 52; 53
- Fig. 3. Tangentialschnitt durch relativ gesundes Holz mit sehr zahlreichen, bis 10 Zellen hohen Markstrahlen. Der Schnitt geht durch das Frühholz und verläuft fast genau tangential. — Konturen der Markstrahlen i. a. unscharf. Die Radialwände der Markstrahlparenchymzellen stellenweise in der Mitte „eingezogen“ als Zeichen beiderseitiger Tüpfelung. Die ein- und zwei Zellreihen hohen Markstrahlen (im Analogieschluß zu rezenten Föhren) nur aus Quertracheiden mit dicker Membran ohne erkennbare Tüpfel. Der untere Bildrand schneidet rechts der Mittellinie einen mehrschichtigen, harzenden Markstrahl, dessen in Succinose begriffene Zellen plastisch, wie gequollen, hervortreten. Unmittelbar darüber erfaßte der Film eine tangentiale Tracheiden-Membran, die dunkelgrau getönt erscheint. — Präp. 44004; 100fach. Zu S. 51; 52



## Tafel 8

- Fig. 1. *Pinus strobus* L. (rezent; Dauerpräparat). Holz radial: Harzkanal erfüllt mit großen, unregelmäßigen, dünnwandigen Sekretzellen, nach außen umgeben von prismatisch lang gestreckten, hohen Geleitzellen. Die Scharfeinstellung auf diese Zellen läßt auch diejenigen der kreuzenden Markstrahlen deutlich erkennen: Jedes Kreuzungsfeld mit einem einzigen großen, annähernd kreisförmigen Tüpfel. Bei der gewählten Einstellung sind die Tüpfel der Längstracheiden nicht sichtbar. 200fach. Zu S. 49
- Fig. 2. *Pinus silvestris* L. (rezent, Dauerpräparat). Holz radial: Harzkanal im Frühholz, mit deutlichen Geleitzellen, aber weniger scharf getroffenen Sekretzellen, wird überquert von 7 Zellen hohem Markstrahl. Seine Endzellen sind Quertracheiden mit Zackenmembranen, die durch Lichtreflexe als helle und dunkle Punkte erscheinen. Die Kreuzungsfelder der fünf Parenchymzellen-Reihen mit je e i n e m sehr großen, radial gestreckten Tüpfel. — Längstracheiden mit doppelt behöfteten Tüpfeln. — 200fach. Zu S. 49; 50



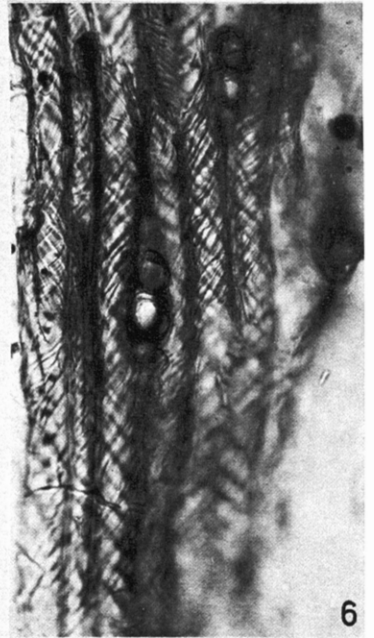
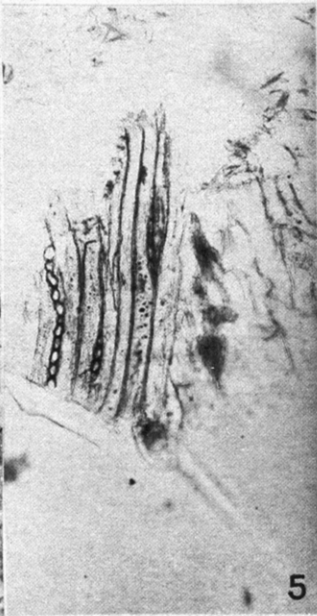
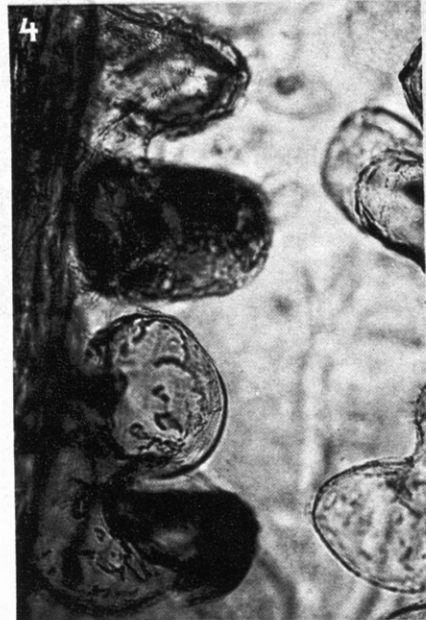
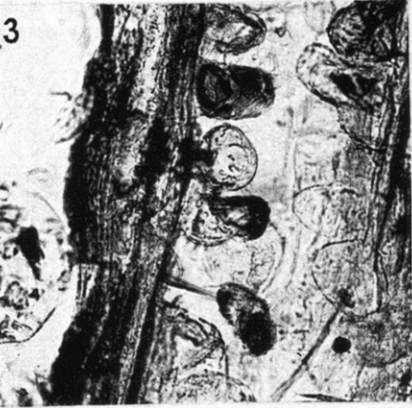
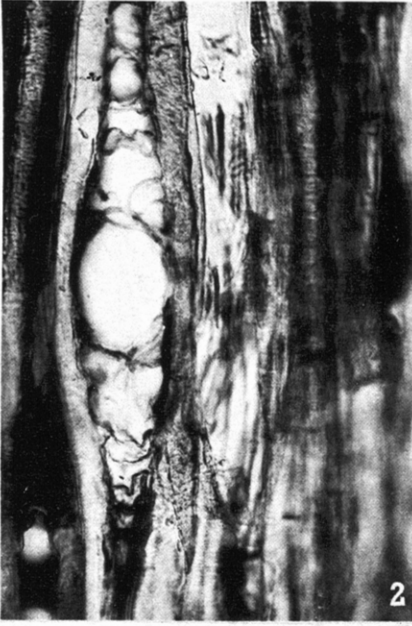


311/59



## Tafel 9

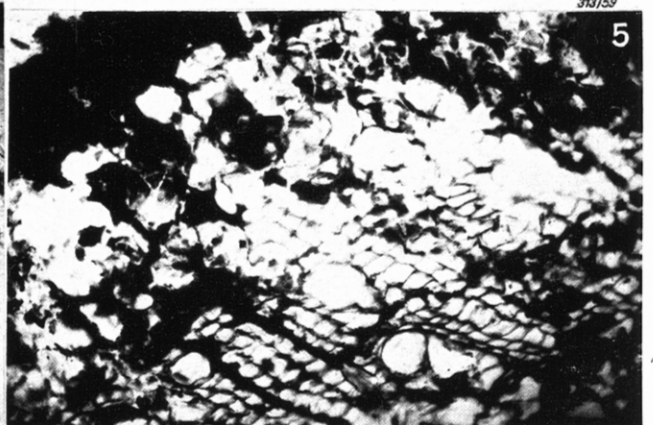
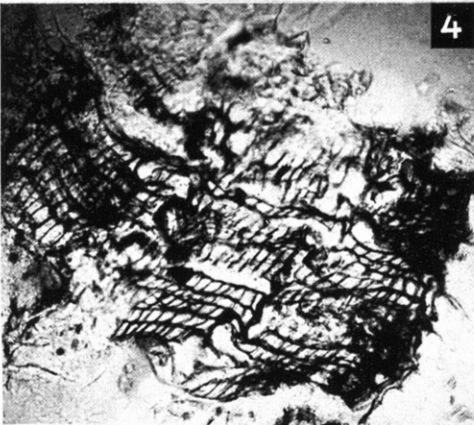
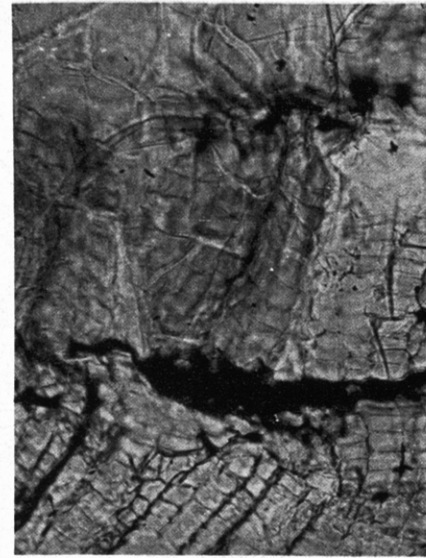
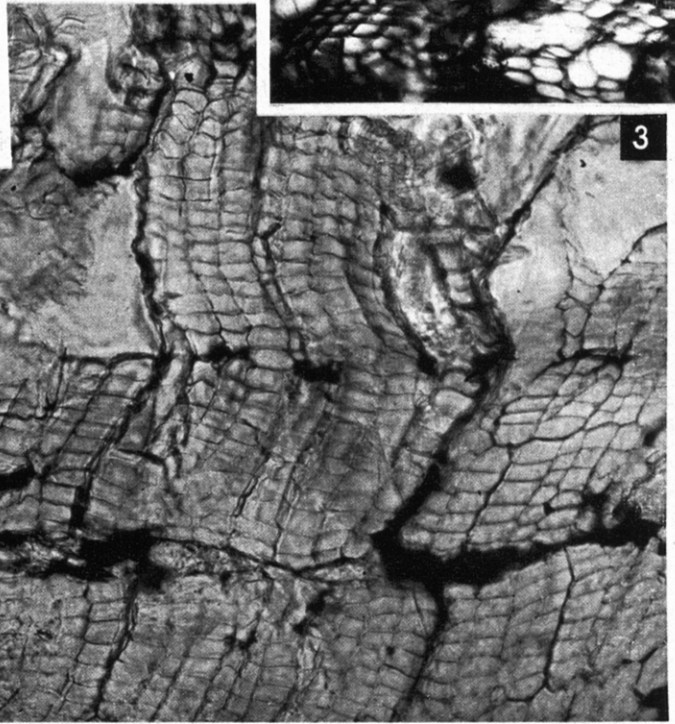
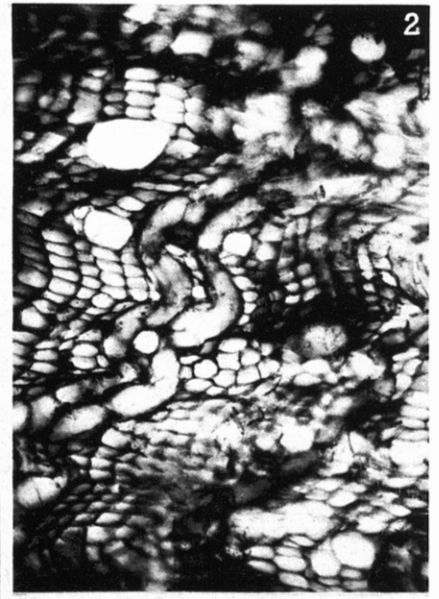
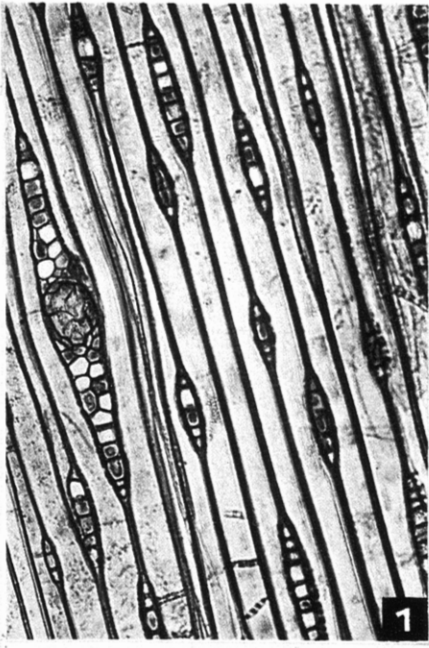
- Fig. 1. Tangentialschnitt durch sekundär verkiesetes, wahrscheinlich vorher aber bereits in Zersetzung geratenes Holz mit zahlreichen hohen, einschichtigen Markstrahlen. Ein mehrschichtiger, im Zentralgebiet stark angeschwollener, zellfreier, mit gelbem Harz erfüllter Markstrahl und am linken Bildrand die Sprengwirkung des in das Gewebe eingedrungenen Balsams kennzeichnen den hohen Grad der Succinose, Zwischen den voneinander getrennten Längstracheiden Harzlinsen. — Präp. 5530; 400fach.  
Zu S. 54
- Fig. 2. Stark harzender, mehrschichtiger Markstrahl desselben Präparates. Im prall mit Harz gefüllten Zentralraum am Rande nur noch geringe Reste von Sekretzellen. Mehrzahl dieser Zellen durch Harzstrom ausgespült. Inhalt der beiderseits anschließenden Parenchymzellen harzig degeneriert. In den dicken Horizontal-Membranen Tüpfel sehr deutlich. Im unteren Markstrahlende zwei dickwandige Quertracheiden. — In der linken, unteren Bildecke kleinere, zu Kugeln aufgetriebene Parenchymzellen eines einschichtigen Markstrahls in Succinose, die obere mit seitlich gegenüberstehenden Tüpfeln. — Präp. 5530; 200fach.  
Zu S. 55
- Fig. 3. Teil eines cm-langen, senkrechten Harzkanals in Kambiumnähe. Feinwandige Sekretzellen von unterschiedlicher Gestalt und Größe lassen den eigentlichen Harzgang noch frei. Linker Bildrand: ins Nachbargewebe ausgetretenes Harz hat eine riesige Sekretzelle mitgespült. — Präp. Ho 90; 80fach.  
Zu S. 30; 57
- Fig. 4. Dasselbe Präparat bei 200facher Vergrößerung.  
Zu S. 30; 57
- Fig. 5. Nagesplitter aus „marmoriertem“ Bernstein im Tangentialschnitt. Im Frühholz verschieden hohe Markstrahlen. Dickwandigkeit der Tracheiden ist vorgetäuscht: gasförmige Zersetzungsprodukte des Zellinhalts sind an den gequollenen Wänden adsorbiert. Dunkle Punkte im Tracheidenraum sind Bläschen des Speichels oder Zersetzungsgase. Membranaufspaltungen sind Wirkung der Speichelfermente. — Präp. 5591; 65fach.  
Zu S. 58
- Fig. 6. Nagesplitter aus „marmoriertem“ Bernstein. Holz tangential. Markstrahl in Bildmitte. Frühholztracheiden mit dichter Spiralstruktur der Membranen. — Präp. 5597; 200fach.  
Zu S. 58



312/59

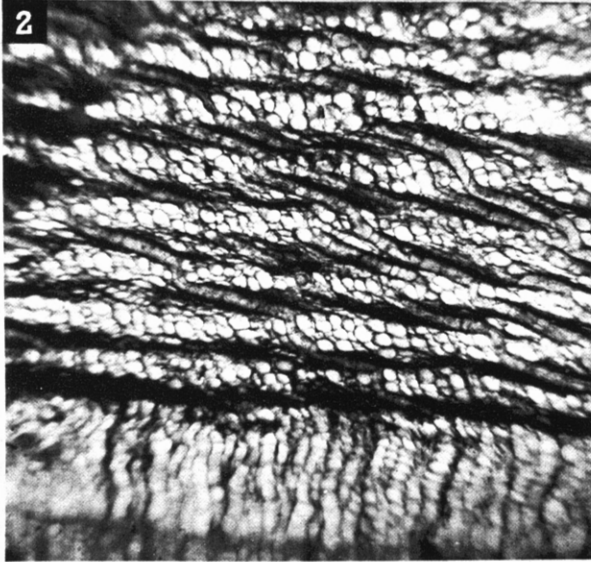
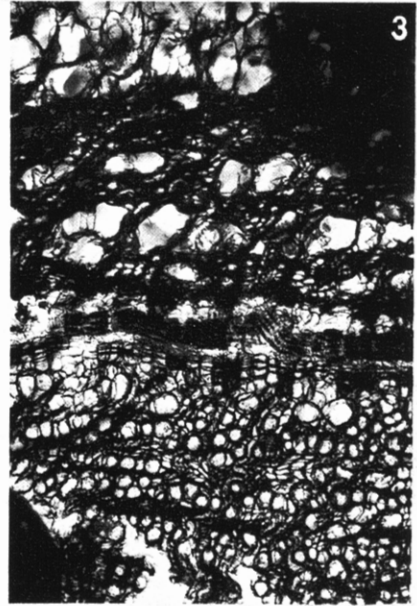
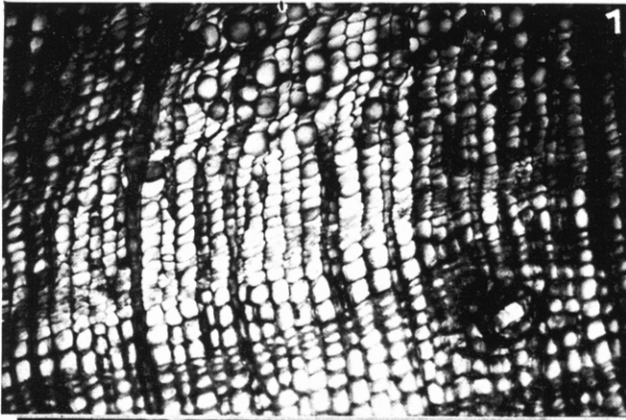
## Tafel 10

- Fig. 1. *Pinus elliottii* ENGLM. (rezent, mit Safranin-Anilinblau doppelt gefärbtes Dauerpräparat). Tangentialschnitt durch jüngsten Splint aus Kambiumnähe. Tracheiden zum Teil noch mit plasmatischem Inhalt (besonders am rechten Bildrand) und mit stark von Tüpfelporen durchsetzten, noch nicht aufgelösten Quermembranen. — Ein- und mehrschichtige Markstrahlen; auch Quertracheiden mit noch lebendem Inhalt. Aus den jetzt leeren Markstrahlzellen wurde der Inhalt bei der Präparation herausgelöst. — 80fach. Zu S. 28; 52; 53
- Fig. 2—5: *Pinus succinifera* (CONW.) emend.
- Fig. 2. Querschnitt durch Rindenzone II. Zwei dicht benachbarte, stark mäandrierende, gleichsinnig verlaufende Rindenstrahlen aus aufgetriebenen Zellen durchqueren ein mächtiges Siebzellenfeld. Seine Zellen sind gelegentlich dilatiert, nie kollabiert. Auffällig ist das Fehlen von Kettenparenchymzellen-Lagen auf weite Erstreckung. (Die beiden großen, unregelmäßig begrenzten, weißen Flecke sind Präparationslücken.) Präp. 55237; 80fach. Zu S. 66
- Fig. 3. Querschnitt durch Rindenzone II: Siebzellenpakete aus je 7—16 regelmäßigen, sehr dünnwandigen Elementen werden von schmalen, gleichsinnig verbogenen Rindenstrahlen durchzogen. In tangentialer Richtung drei  $\pm$  ausgeprägte, zum Teil lückig durchbrochene Bänder ohne erkennbares zelluläres Gefüge: Lagen der braunen Farbstoff-führenden Kristallzellen, umgewandelte Kettenparenchymzellen. — Große und kleine, schizogen entstandene, mit Harz erfüllte Gewebelücken und schollenartige Zerlegung des Gewebes (linke obere Bildecke) zeugen von der Gewalt des Harzflusses. — Präp. Ho 71; 130fach. Zu S. 67
- Fig. 4. Lebende Rinde quer, Sprengwirkung des eingeflossenen Harzes. Siebzellenpakete ungefähr 12 Zellagen stark. — Nur schmale, einzellige, dunkle Kettenparenchymzellen- und Kristallzellen-Lagen. Untere Lage intakt, obere durch Harzkeil stark gestört. — Präp. 5518; 60fach. Zu S. 68
- Fig. 5. Querschnitt durch Rindenzone II aus Wundnähe mit vorverlegter 1. Korklamelle. Linke obere Ecke (schwarz im Bilde) dichter, strukturlos erscheinender Buchtenkork; großes Feld von nicht kollabierten Siebzellen in ungestörter Anordnung, durchsetzt mit Harztropfen und -fladen und gekennzeichnet durch vorzeitig stark dilatierte Kettenparenchymzellen. — Präp. 5561; 80fach. Zu S. 69



## Tafel 11

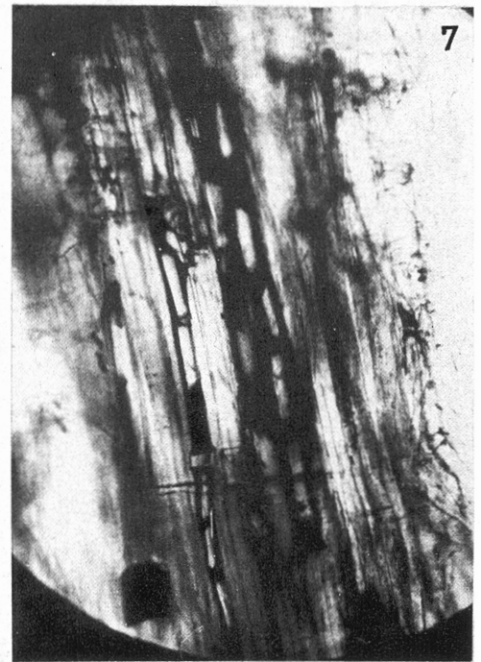
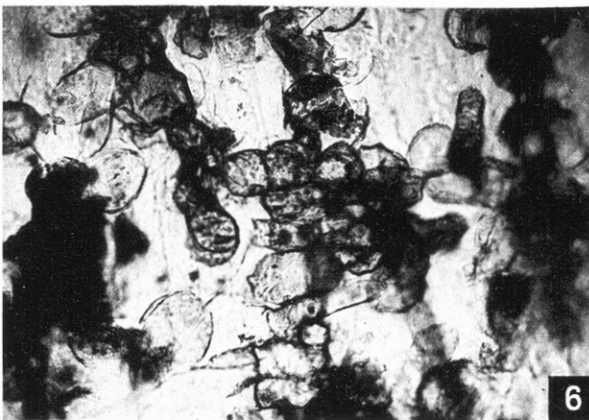
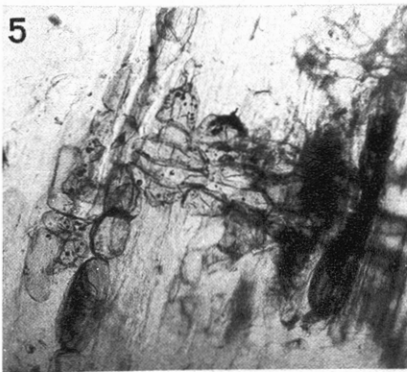
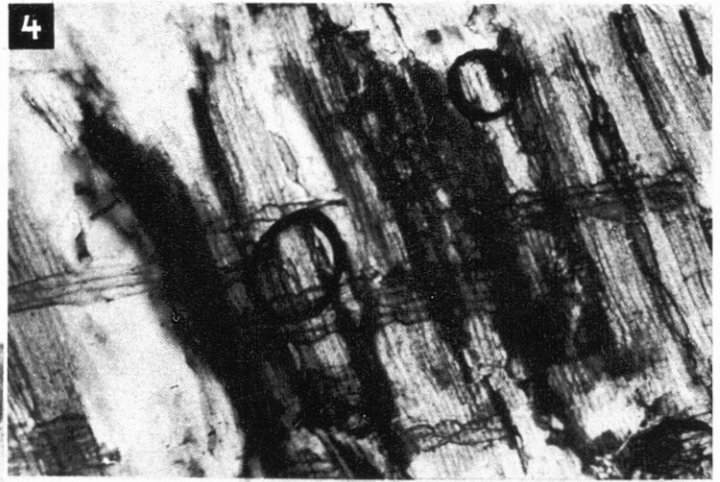
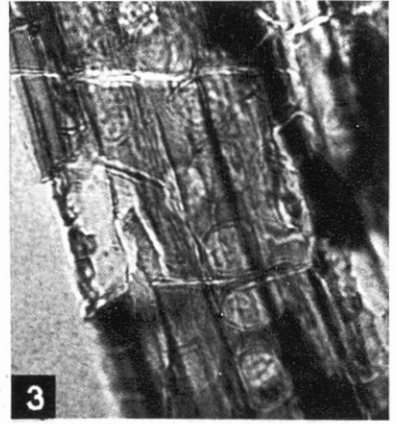
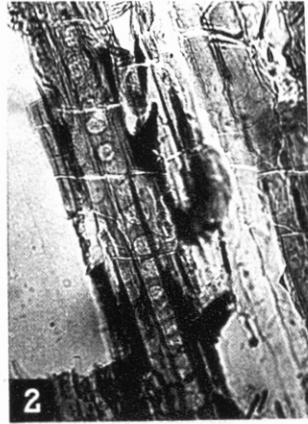
- Fig. 1. *Pinus silvestris* L. Querschnitt durch jüngsten Splint bis Rindenzone II: Harzkanal im Frühholz des vorletzten Jahresringes. Auf das letzte Frühholz folgt die (bei Direktbeobachtung deutlich, im Bilde aber nur grau und wenig hervortretend) Kambiumzone oberhalb des Harzkanals, anschließend das 1. Paket der Siebzellen in normaler Lagerung. Mit den ersten kreisrunden Schnitten der Kettenparenchymzellen (weiß: leer; getönt: mit Plasma erfüllt) beginnt die Rindenzone II und mit ihr die Verkrümmung der Rindenstrahlen. — 80fach. Zu S. 64
- Fig. 2. *Pinus silvestris* L. Querschnitt durch Rindenzone I—III aus Wundnähe. Unterer Bildteil (verschwommen): Siebzellen der Rindenzone I noch in ursprünglicher Lage. In Rindenzone II: Kettenparenchymzellen zahlenmäßig sehr stark vermehrt in jedem „Jahresring“, erheblich dilatiert, die Rindenstrahlen durch Wachstumsdruck gleichsinnig sehr stark, zum Teil bis zur Tangentiallage verschoben. Siebzellen nehmen an dieser Dilatation nicht teil, sie treten im Bilde ganz zurück. — 60fach. Zu S. 65
- Fig. 3. *Pinus palustris* MILLER (rezent, Florida; Dauerpräparat): Querschnitt durch Rindenzone III mit vorverlegter 1. Korklamelle. U n t e r e Bildhälfte: Rindenzone II mit dilatierten Kettenparenchymzellen und dadurch gequetschten, verschobenen Siebzellenfeldern. Die in der Figur waagerechte Korklamelle: in Richtung der Rindenzone III mehrere Zellagen des inneren Korkparenchyms, helle Zone des Phellogens; nach außen dunkle Bank von dichtem Buchtenkork. — O b e r e Bildhälfte: alte, jetzt tote Rindenzone III, ehemalige Kettenparenchymzellen zu ganz riesigen Zellen erweitert (Kennzeichen der Gattung *Pinus*). Zwischen zusammengepreßten, strukturlosen Zonen noch gut erhaltene Siebzellenpakete. — 30fach. Zu S. 69
- Fig. 4. *Pinus palustris* MILLER (rezent, Florida; Dauerpräparat). Radialschnitt durch Rindenzone II. Vom rechten Bildrand: Rindenstrahl, Siebzellenpaket mit großen Tüpfeln, Kettenparenchymzellen-Lage, Kristalle, deren Einbettung in ihre Zellen nicht scharf auszumachen ist und überbrückender Rindenstrahl. — 240fach. Zu S. 71



## Tafel 12

- Fig. 1. Radialschnitt durch Rindenzone II: Siebzellenpakete mit zwischengeschalteten, ein- bis zweischichtigen Kettenparenchymzellen-Lagen aus nicht kollabierten Zellen. Siebtüpfel nur noch als Löcher erhalten. Einbettung geschah nicht im lebend frischen Zustand. — Präp. 5580; 175fach. Zu S. 71
- Fig. 2. Radialschnitt durch Rindenzone II: Siebzellen mit intakten Tüpfeln eines im lebenden Zustand eingebetteten Objektes. — Präp. 55102; 200fach. Zu S. 72
- Fig. 3. Dasselbe Präparat bei 525facher Vergr. Tüpfel nehmen die ganze radiale Breite der Siebzellen ein. Zu S. 72
- Fig. 4. Radialschnitt durch Rindenzone II: Regelmäßige Wechsellagerung ungefähr gleich mächtiger Siebzellenpakete mit schmalen, ein- oder zweireihigen, dunklen Kettenparenchymzellen-Lagen. Überbrückende Rindenstrahlen aus niedrigen, zarten, langgestreckten Zellen; diejenigen der Endreihen zum Teil deutlich vorgewölbt. Siebzellen mit Tüpfeln. — Präp. 5580; ca. 100fach. Zu S. 72
- Fig. 5. Radialschnitt durch Rindenzone II: Rindenstrahl überquert zwischen Kettenparenchymzellen-Lagen mehrere Siebzellenpakete. Rindenstrahl aus gestreckten Mittelzellen und papillösen Endzellen. Kettenparenchymzellen bereits in beginnender Dilatation. Die schwarzen Punkte der Parenchymzellen erweisen sich bei stärkerer Vergrößerung als Gasbläschen der Plasmazersetzung. — Präp. 5572; 80fach. Zu S. 73
- Fig. 6. Radialschnitt durch in Succinose befindliche Rindenzone II. Rindenstrahlzellen und Kettenparenchymzellen unter Dilatation in Sekretzellen umgewandelt, aus dem Zellverbande zum Teil gelöst und im Balsam schwimmend. Im Zellinhalt Gasbläschen. — Präp. 5521; 80fach. Zu S. 77
- Fig. 7. Radialschnitt durch Rindenzone I: Wechsellagerung von Siebzellenpaketen mit (schmalen) Kettenparenchymzellen-Reihen, größtenteils in Kristallzellen umgewandelt. Vortäuschung von Kristall„schläuchen“. Kollabierung der durch braunen Farbstoff gekennzeichneten Zellen an der Stelle eines querliegenden Kurzkristalles. Rindenstrahlzellen im unteren Bildteil erweisen früheste Rindenzone I. Entstehung der Calciumoxalat-Kristalle bereits in Kambiumnähe. Rechter Bildrand: Lösung des Siebzellenverbandes durch Sprengwirkung infiltrierten Balsams. — Präp. 74; 100fach. Zu S. 71; 74; 75





315/59

### Tafel 13

Fig. 1 u. 2: *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Fig. 1. Radialschnitt durch Rindenzone I: Drei Reihen als Kristallzellen ausgebildete, mit braunem Farbstoff erfüllte, kollabierte Kettenparenchymzellen zwischen Siebzellenpaketen. Plasmaeinschnürung und Plasmolyse (in der mittleren Kristallzellenkette) gehen dem Kollabieren voran. — Präp. 74; 200fach. Zu S. 75

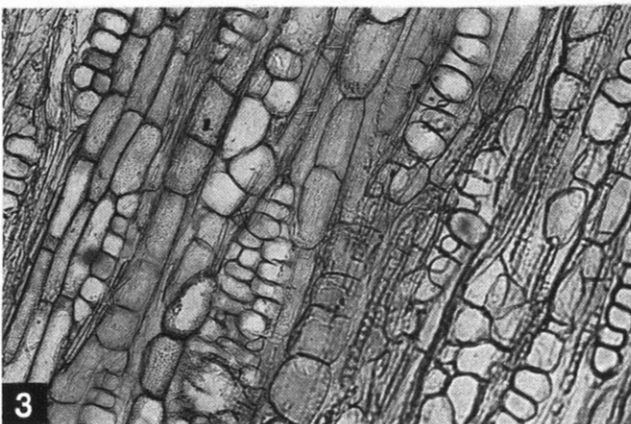
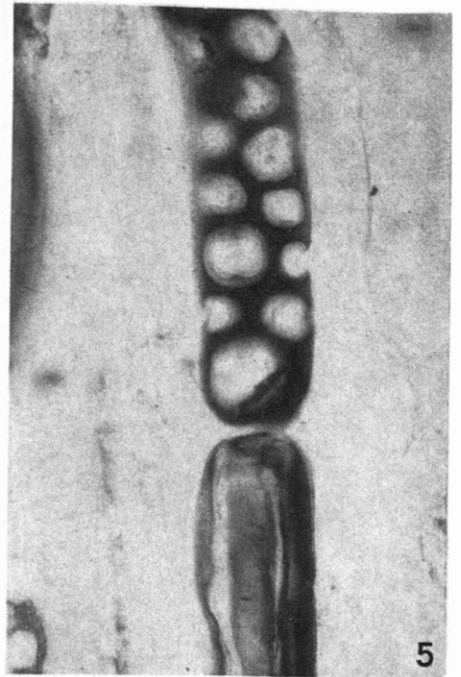
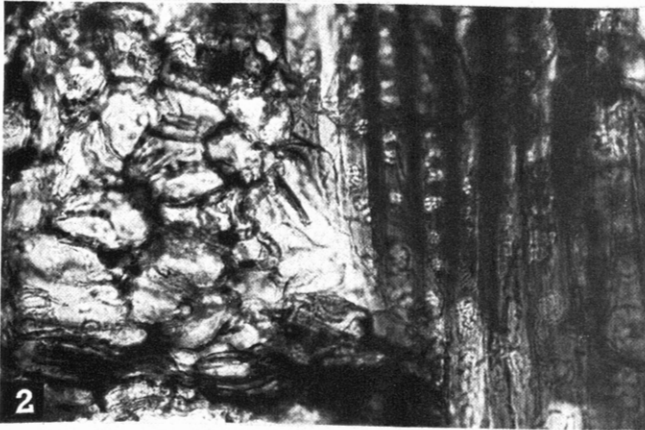
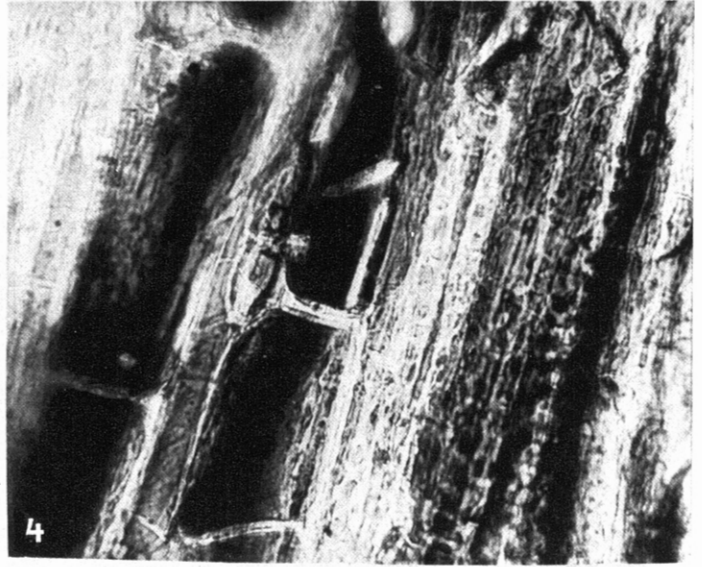
Fig. 2. Radialschnitt durch Rindenzone II: Rechts Siebzellen mit charakteristischen Tüpfeln. — Links: Rindenstrahlen mit sehr stark dilatierten Zellen in Succinose. — Präp. 5572 b; 200fach. Zu S. 77

Fig. 3. *Pinus palustris* MILLER. Tangentialschnitt durch Rindenzone II: Rechts durch ein Paket von Siebzellen (Tüpfel); links durch eine Lage von Kettenparenchymzellen mit mehreren Reihen von Kristallzellen. — Mehrere einschichtige und ein riesiger mehrschichtiger Rindenstrahl, dessen zentraler Harzraum durch die untere Bildkante geschnitten wird. — Die Größenzunahme der Kettenparenchymzellen von links nach rechts kennzeichnet den Grenzbereich der Rindenzone I/II. — 80fach. Zu S. 79

Fig. 4 u. 5: *Pinus succinifera* (CONW.) emend.

Fig. 4. Radial-tangentialer Schnitt durch Rindenzone II: Rechte Bildhälfte zeigt Siebzellenpaket, radial, mit Tüpfeln. — Bildmitte: Kettenparenchymzellen-Reihen, deren obere Zelle mehrere Kristalle enthält. Quermembran zur unteren Zelle läßt Plasmolyse deutlich erkennen und widerlegt die Bezeichnung Kristall-„schlauch“. — Linke Bildhälfte (tangential): Kettenparenchymzellen ohne Kristalle in Plasmolyse. Zwischen diesen beiden Kettenparenchymzellen-Reihen ein nicht hoher Rindenstrahl (tangential) und eine Siebzelle mit Spiralstruktur der Membran! — Präp. 55103; 250fach. Zu S. 75

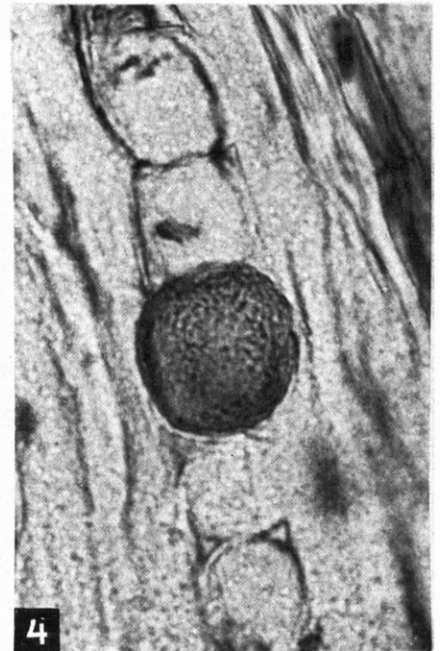
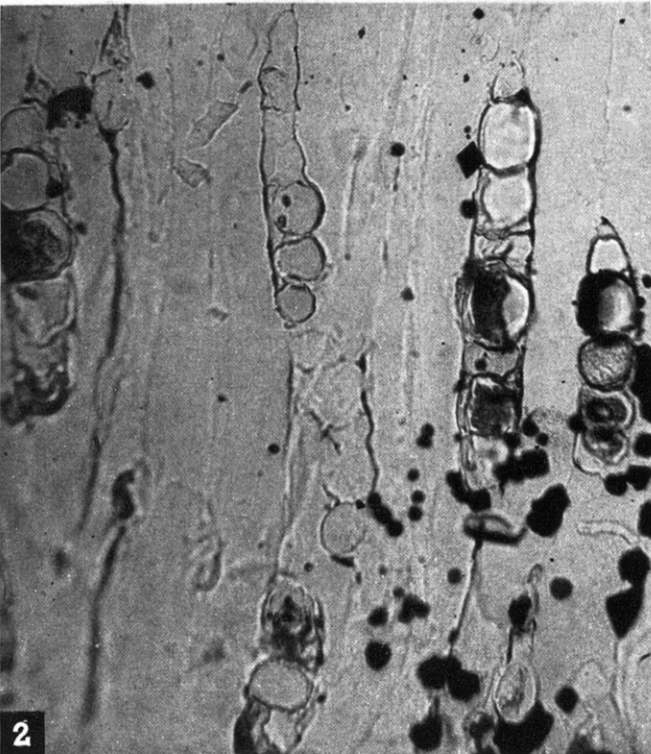
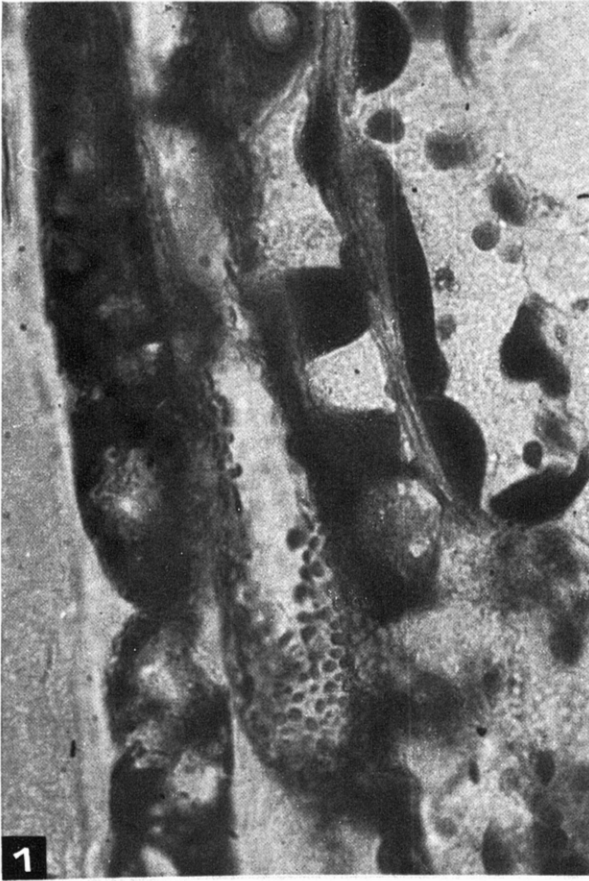
Fig. 5. Kettenparenchymzellen-Reihe aus in Succinose begriffener Rindenzone I eines „Zwiebacks“. In der oberen Zelle Ausscheidung kugeliger Balsamtropfen in das wandständige Plasma. In der unteren Zelle hat die große Menge Balsam das ursprünglich braun gefärbte Plasma in langen „Furchen“ aufgerissen. (Kein Präparationsdefekt!) — 250fach. Zu S. 76



316/59

### Tafel 14

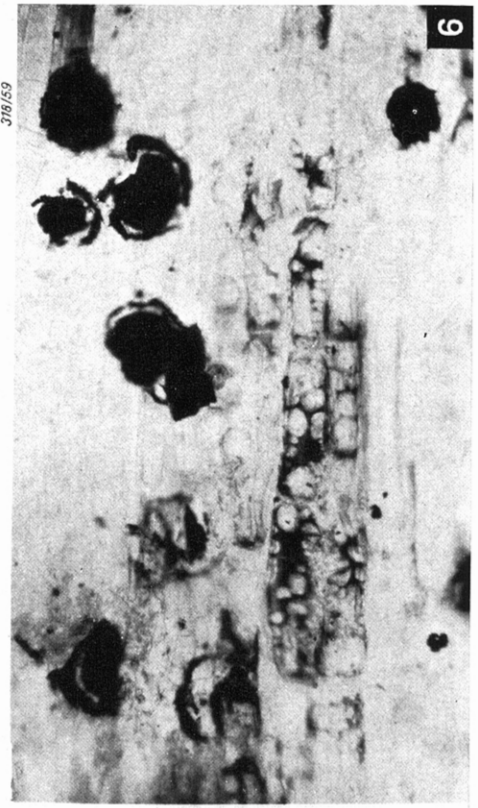
- Fig. 1. Tangentialschnitt durch Kettenparachymzellen-Lage. Plasma der Zellen in verschieden weit fortgeschrittener harzölicher Degeneration. Links: Beginn mit Bildung heller, ungefähr kreisförmig begrenzter Stellen unter Kontraktion des braungefärbten Plasmas („Fensterbildung“). — Die beiden Zellreihen am weitesten rechts: Plasma ist zu riesigen, wandständigen Tropfen und Fladen zusammengeflossen. — Zweite Zelle von links: kleintropfiger-schollenartiger Zerfall des dunklen Restplasmas. — Präp. 461; 500fach. Zu S. 76
- Fig. 2. Tangentialschnitt durch Rindenzone I eines „Zwiebacks“. E i n schichtige, in Succinose begriffene Rindenstrahlen: Zentralzelle oft besonders stark aufgetrieben. — Interzellularraum. — Schwarze Körper sind Einzelkristalle bzw. Sphärite von  $\text{FeS}_2$  aus Umsetzungen in den Sickerwässern sekundärer Lagerstätten auf der Spaltfuge des Objekts. — Präp. 5556; 300fach. Zu S. 80; 84
- Fig. 3. Tangentialschnitt durch Rindenzone I (Siebzellenfeld): E i n schichtiger Rindenstrahl in Succinose. Zentrale Zelle kugelig stark angeschwollen; untere Endzelle birnenförmig papillös entwickelt. — Präp. 5573; 200fach. Zu S. 81; 84
- Fig. 4. Dasselbe Präparat bei 525facher Vergrößerung. Besonders bezeichnend die großen Interzellularräume zwischen der untersten und der folgenden Zelle. — Präp. 5573. Zu S. 81



317/59

## Tafel 15

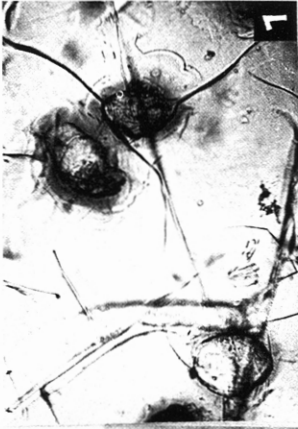
- Fig. 1. Tangentialschnitt durch lebende Rindenzone II mit überaus zahlreichen, verschiedenen, meist einschichtigen Rindenstrahlen. Von links nach rechts: Kettenparenchymzellenfeld im Übergang von Rindenzone I mit noch sehr schmalen Zellen zu Rindenzone II mit sichtlich dilatierten Zellen. Siebzellen am rechten Bildrand zeigen beginnende Gewebeverschiebung durch Wachstumsdruck. — Präp. 5525; 80fach.  
Zu S. 81; 84
- Fig. 2. Tangentialschnitt durch eine Kettenparenchymzellen-Lage der Rindenzone I. Zellen noch prismatisch, schmal. Die sehr zahlreichen, gleichmäßig kleinen, schwarzen Punkte erweisen sich bei stärkerer Vergrößerung als Gasbläschen, Zersetzungsprodukte des Plasmas. — Präp. 74; 80fach.  
Zu S. 87
- Fig. 3. Tangentialschnitt durch ein Siebzellenfeld der Rindenzone II. Sehr zahlreiche, überwiegend hohe, einschichtige Rindenstrahlen mit dilatierten Zellen. Sekundärer Wachstumsdruck führt zur Verbiegung der ursprünglich senkrecht angelegten Rindenstrahlen und zur Schlingelung der schmalen Siebzellen. — Linker Bildrand: ein mehrschichtiger Rindenstrahl. — Präp. 46; 80fach.  
Zu S. 84; 85
- Fig. 4. Tangentialschnitt durch Rindenzone II, etwas schräg, bedingt durch den Wachstumsdruck. Links oben: mehrschichtiger Rindenstrahl mit riesig vergrößerten Sekretzellen. Bildmitte: Siebzellen mit Punktierung der Radial-Membranen (Tüpfelfelder). Rechter Bildrand: tonnenförmig dilatierte Kettenparenchymzellen in unveränderter Lage mit braunem Inhalt. — Präp. 5539; 80fach.  
Zu S. 82
- Fig. 5. Tangentialschnitt durch Rindenzone II; Reichliches Vorkommen von Kristallen in kollabierten Kettenparenchymzellen mit braunem Zellinhalt. Es werden langgestreckte Kristall-„schläuche“ vorgetäuscht. Links: Intakte Siebzellen mit dichter Tüpfelfolge; Schließhäute vorgewölbt, zeigen starken Binnendruck an. — Präp. 5522; 60fach.  
Zu S. 82
- Fig. 6. Tangentialschnitt durch Rindenzone I von der Spaltfuge eines „Zwiebacks“. Der Form nach noch jugendliche Kettenparenchymzellen. Ausscheidung tropfigen Balsams verdrängt das braune Plasma. „Schaumstruktur“. Riesige, schwarze Sphärite von FeS<sub>2</sub>. — Präp. Ho 72 a; 150fach.  
Zu S. 76; 86



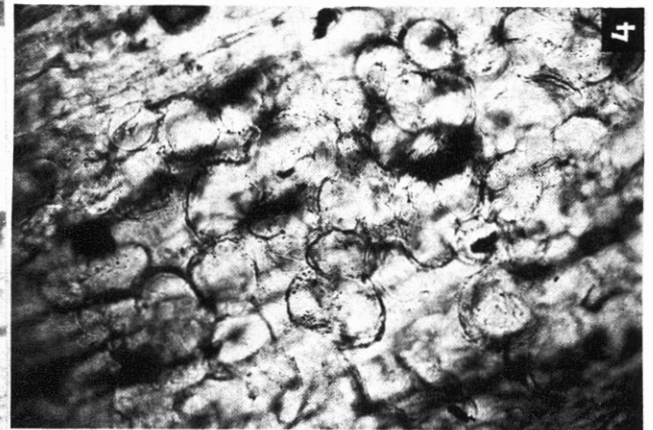
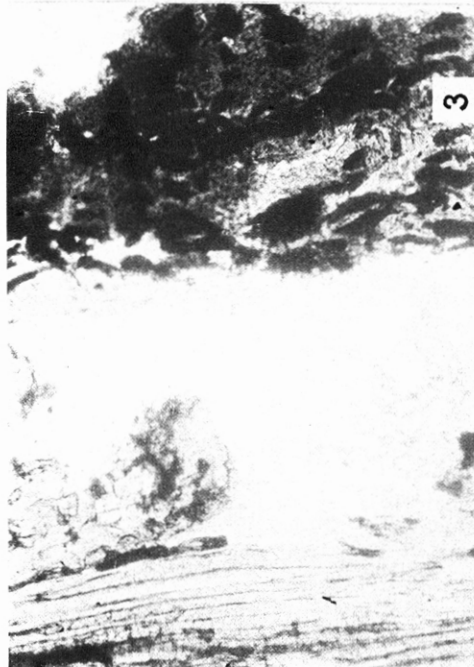
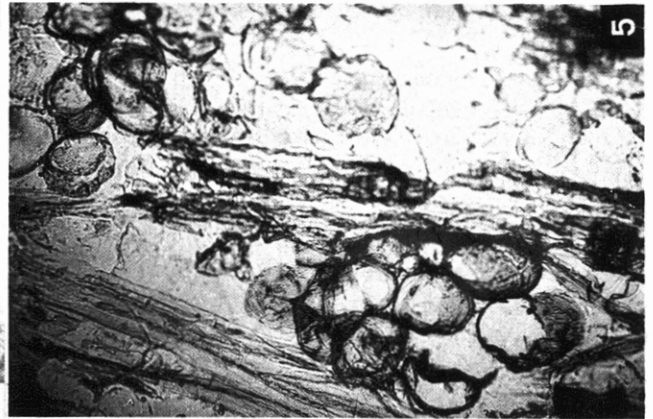
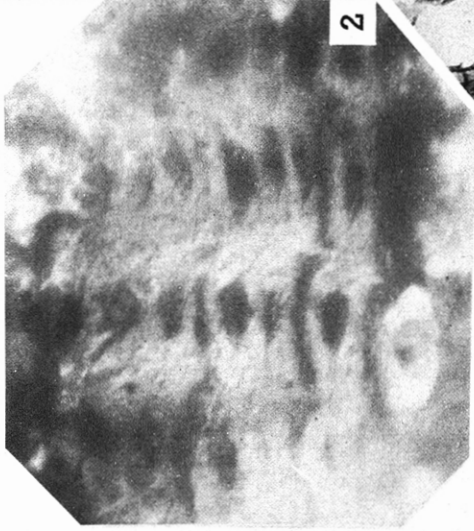
Tafel 16

- Fig. 1. Tangentialfilm der Schichtfuge eines „Zwiebacks“. Rindenzone I: Im Harz schwimmen isoliert (einzeln oder in Gruppen) dünnwandige Sekretzellen mit rotbraunem Diffusionshof, der im Bilde als dunkler, unscharfer Schatten erscheint. — Präp. 61 a; 80-fach. Zu S. 38
- Fig. 2. Querschnitt durch Korklamelle aus Buchtenkork. Reihenanordnung der Buchtenkorkzellen; Zell-Lumen mit dunklerem Inhalt schmal und wegen der Membranwellung recht unregelmäßig gestaltet. Am unteren Bildrand: Grenze zum Korkparenchym. — Präp. B 115; 250fach. Zu S. 97; 103
- Fig. 3. Radialschnitt durch junge Borkenschicht. — Links: Rindenzone I mit nicht kollabierten, getüpfelten Siebzellen. — Mitte oben: dünnwandiges Korkparenchym (auf weite Erstreckung vom Lackfilm nur sehr wenig erfaßt). — Rechts: Buchtenkork. — Präp. 40011 c; 100fach. Zu S. 99; 100
- Fig. 4. Tangentialschnitt durch Rindenzone I: Kettenparenchymzellen-Lage in weiter Ausdehnung in Succinose. Jede Zelle ist zu einer dünnwandigen, zarten Sekretzelle geworden. — Präp. 44; 80fach. Zu S. 85; 86
- Fig. 5. Tangentialschnitt durch Rindenzone III (Siebzellenfeld). Mehrschichtige, harzende Rindenstrahlen. Zum Teil sind die Zellen aus dem ursprünglichen Gewebeverbande herausgelöste, sehr große Sekretzellen. Zum Teil schwimmen sie bereits im Harzflusse. — Linker Bildrand: Siebzellen mit Tüpfelung im Schnitt. — Präp. 5539; 80-fach. Zu S. 85
- Fig. 6. Tangentialschnitt durch Rindenzone II mit ungewöhnlich breiten, dicht getüpfelten Siebzellen. Die Möglichkeit einer *Pinus*-Art aus feucht-tropischem Klima wird durch das Vorliegen im spröden Bernstein, dem Gedarnit, erhöht. 100fach. Zu S. 88





379/59



## Tafel 17

Fig. 1. *Pinus succinifera* (CONW.) emend. Radialschnitt durch junge Borkenschicht. — Von links nach rechts: Reihenweise angeordneter Buchtenkork mit Plasmodesmen; einige bei der Präparation entstandene Gewebelücken. Große, leere Räume, zum Teil aus sehr stark dilatierten Kettenparenchymzellen, zum Teil Präparationsdefekte. — Von der Bildmitte nach rechts: zu strukturlosen Strängen zusammengepreßte Siebzellenpakete. — Gegen den rechten, oberen Bildrand: Besser erhaltene, schmale Siebzellen und ein Rest eines überquerenden Rindenstrahls mit sehr dicken Zellmembranen. — Präp. B 103; 200fach. Zu S. 100

Fig. 2. *Pinus palustris* MILLER. Querschnitt durch intakte Borkenschuppe mit periodischem Aufbau aus Borkenschichten. Diese bestehen aus Korkschichten und Resten der ehemaligen Rindenzone III (von links nach rechts betrachtet). Zu S. 95; 101

Zu Rindenzone III gehören:

- Buchtenkork,
- 3. äußeres Korkparenchym.

Rindenzone IV bauen auf:

- 1. Siebzellenpaket (nicht bezeichnet),  
zwei durch eine Siebzellenlage getrennte Kettenparenchymsschichten,
- 2. Siebzellenpaket.

Das erste Korkkambium (Phellogen) bildete:

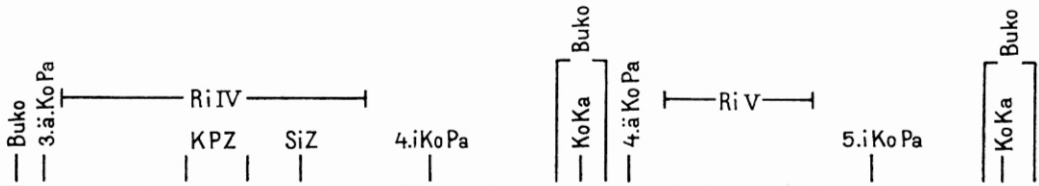
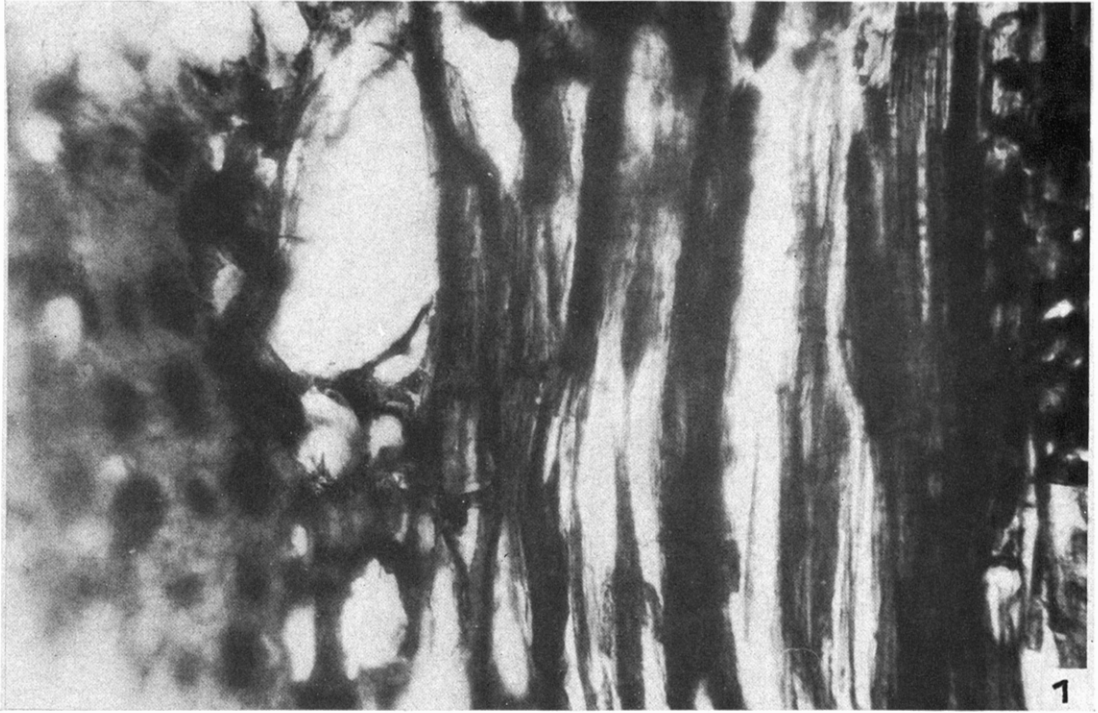
- nach innen zunächst das 4. innere Korkparenchym,  
dann Buchtenkork;
- nach außen zuerst das 4. äußere Korkparenchym,  
darauf Buchtenkork.

Rindenzone V ist nur noch aus sekundär sehr veränderten Gewebeteilen aufgebaut:

- zusammengepreßte Siebzellenpakete (schwarz)
- und riesig dilatierte und fusionierte Kettenparenchymzellen (hell). (Beide Schichten sind nicht bezeichnet.)

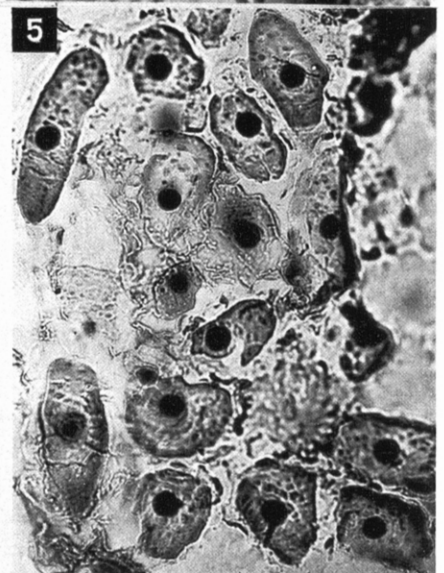
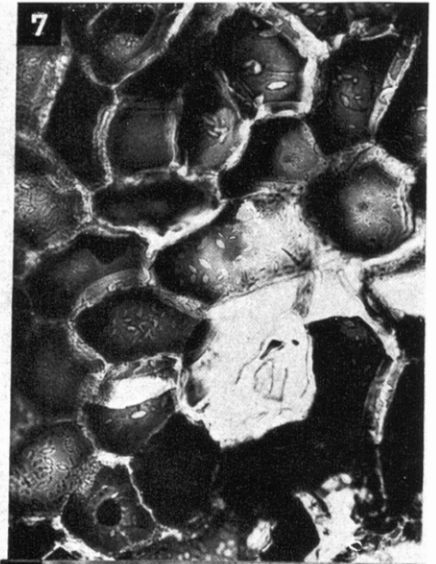
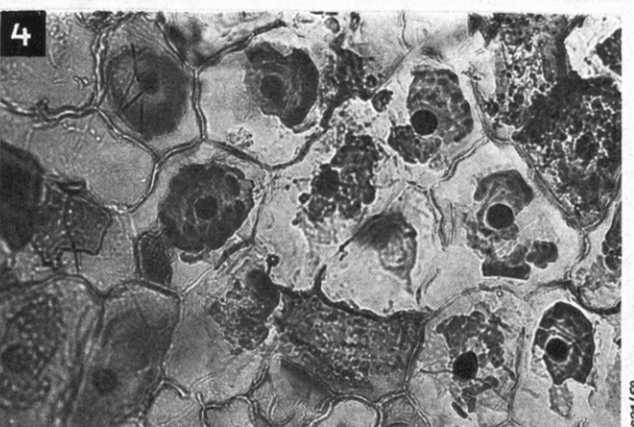
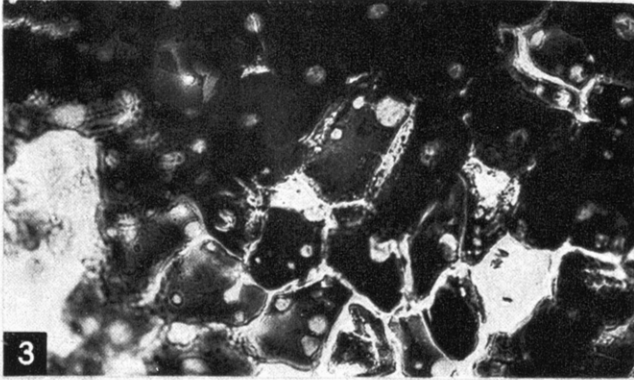
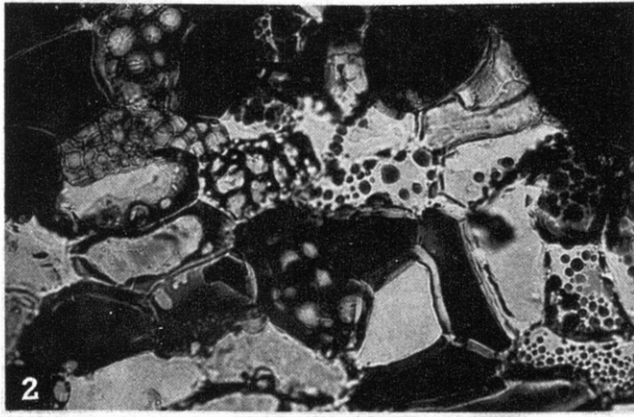
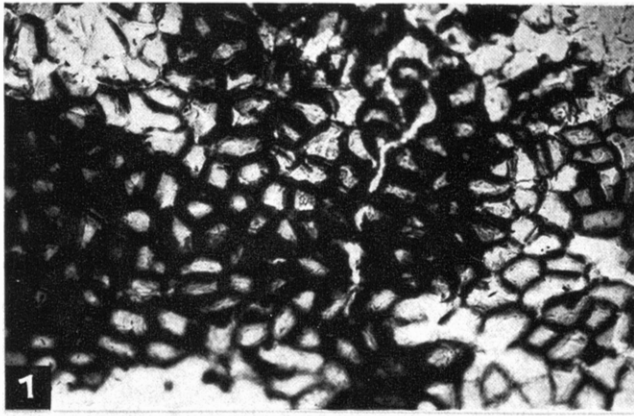
Das nächstältere Korkkambium (Phellogen) bildete:

- nach innen zunächst das 5. innere Korkparenchym (von derselben Mächtigkeit wie das 4.),  
dann Buchtenkork;
- nach außen zunächst das 5. äußere Korkparenchym (hell, nicht bezeichnet),  
darauf Buchtenkork (dunkel).



### Tafel 18

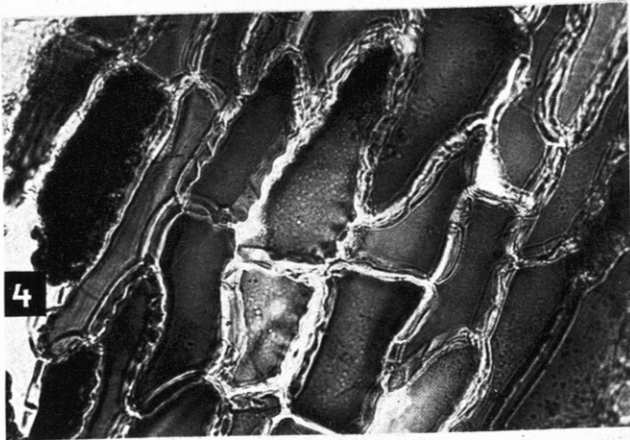
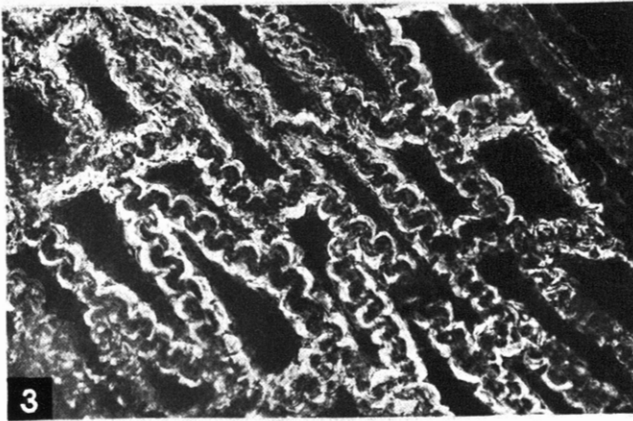
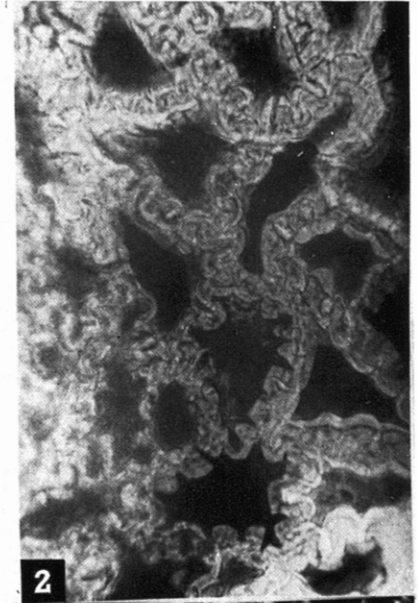
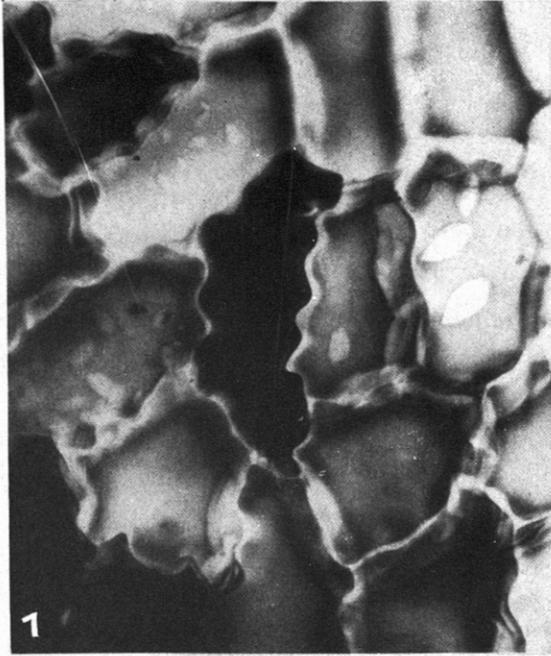
- Fig. 1. Tangentialschnitt durch die Basisnähe der Grenzlage von Korkparenchym zum Buchtenkork mit dicker, polygoner Zellbegrenzung. — Präp. 55115; 80fach. Zu S. 102
- Fig. 2. Tangentialschnitt durch phellogennahes Gewebe mit alterndem Plasma: „Fensterbildung“ (Zellen der Mitte und am oberen Bildrand links); Zellen mit scheinbarer Wabenstruktur und endgültigem, tropfigem Plasmazerfall (Bildmitte und rechter Bildrand). — Präp. 55110; 200fach. Zu S. 105
- Fig. 3. Tangentialschnitt durch phellogennahes Gewebe mit alterndem Plasma: balsamig-öliger Tropfenzerfall. — Präp. 55202; 200fach. Zu S. 105
- Fig. 4. Tangentialschnitt durch jugendlichen Buchtenkork aus phellogennaher Zone: Plasma im Zustand der Plasmolyse; sehr große, kugelige Zellkerne gleicher Größe. — Präp. 55204. Zu S. 104; 105
- Fig. 5. Tangentialschnitt durch phellogennahe Zone. Plasma noch nicht in Alterung. Gleiche Dimension der Zellinhaltskörper spricht für Zellkerne und gegen Kunstprodukte. — Präp. 41109; 200fach. Zu S. 104
- Fig. 6. Phellogennahe Zellen bei 525facher Vergrößerung. Scharf eingestellt auf die nur schwach wellige, nicht verzahnte Radial-Membran. — Präp. 41109. Zu S. 104; 105
- Fig. 7. Tangentialschnitt durch jugendlichen Buchtenkork mit dem die Zellen noch voll erfüllenden, dunkleren Plasma. Grundfläche schwach gewellt, mit kleinen Calcium-oxalat-Kristallen besetzt. — Präp. 5549; 200fach. Zu S. 104; 105



321/59

### Tafel 19

- Fig. 1. Tangentialschnitt durch Buchtenkork. Blick in die Tiefe der Zellräume. Radialmembranen oberhalb der tangentialen Basisfläche wellig verzahnt (Buchtenkork). Tangential-Membran mit eingebauten, zum Teil sehr großen, morphologisch gut ausgebildeten Calciumoxalat-Kristallen. — Präp. 5549; 320fach. Zu S. 103; 106
- Fig. 2. Tangentialschnitt durch die Radialwände des alten, typischen Buchtenkorkes mit dicken, überaus stark verzahnten Membranen und herrlichen Plasmodesmen. — Präp. 55103; 320fach. Zu S. 102; 103
- Fig. 3. Tangentialschnitt durch alten, reihenförmig angeordneten Buchtenkork mit sehr betonter Membranverzahnung. Kork eines Wurzelholzes. — Präp. 55206; 200fach. Zu S. 25; 106
- Fig. 4. Reihenbuchtenkork (Basis noch wenig gewellt) einer anderen Stelle desselben Präparates. Radialwände von Porenkanälen (Tüpfeln) durchsetzt (entstammt einem Wurzelholz). — Präp. 55206; 200fach. Zu S. 25; 106
- Fig. 5. Fraßsplitter aus „marmoriertem“ Stein. Holz, schräg-quer, in Zersetzung. — Präp. 5591; 100fach. Zu S. 110
- Fig. 6. Ausschnitt aus demselben Präparat bei 200facher Vergrößerung. Bildmitte: Holzsplitter ungefähr im Querschnitt, in starker Zersetzung durch den InsektenSpeichel. — Oberer Bildrand: Wolke aus Gasblasen verschiedener Größe. — Präp. 5591; 200fach. Zu S. 110



322/59

**Tafel 20**<sup>11)</sup>

- Fig. 1. Holz, quer, mit drei — im Vergleich mit rezenten Objekten — riesigen Harzkanälen. Sie treten im ersten einer Reihe stärkerer Jahresringe auf. Ihre Bildung begann schon frühzeitig im Frühholz und hielt nicht in allen Fällen bis ins Spätholz an. — Präp. 55232; 100fach. Zu S. 27; 33; 34; 38
- Fig. 2. Querschnitt durch weitringiges Holz. In der Mitte des mittleren Jahresringes ein atypischer Harzkanal (auslaufender Gang?). Im großen Felde anomales Holzparenchym. — Rechte, obere Bildecke: Gebiet eines zweiten Harzkanals, leider bei Präparation eingerissen. — Präp. Ho 17 w; 100fach. Zu S. 27; 35
- Fig. 3. Querschnitt durch weitringiges Holz. Typischer Holzkanal mit papillösen, bis zur Berührung vorgewölbten Sekretzellen. Sie schließen das Ganglumen. In den Sekretzellen ist der wandständige Balsam dunkelbraun getönt, das Innere heller. — Präp. 55216; 175fach. Zu S. 30; 38
- Fig. 4. Holz, tangential, Splint (durch Nachbarschaft der lebenden Rinde ausgewiesen) im Zustand echter Verkienung. Tüpfelung der radialen Tracheiden-Membranen und der Markstrahlparenchymzellen stellenweise gut erkennbar. — Präp. 5556; 100fach. Zu S. 53
- Fig. 5. Rindenzone I, quer. Der das Gewebe sprengende Harzfluß (im Schnitt helle, zellfreie Flächen) entstammt den hohen Rindenstrahlen. Schmale, dunkelbraune Zellbänder sind einschichtige Rindenstrahlen, durch Wachstums- und Harzungsdruck sehr stark verbogen. Siebzellenpakete stellenweise in ungestörtem, primären Verbandsstellenweise aber mit gleichsinnig stark verbogenen Tangential-Membranen. — Präp. Ho 53 a; 100fach. S. 68
- Fig. 6. Rindenzone I, tangential. Sehr wenig-zellige, niedere Rindenstrahlen mit bauchig geschwollenen Zellen in Succinose. Rechter Rindenstrahl: Tangentialwände getüpfelt. — Präp. 5573; 170fach. Zu S. 81

---

11) Den Figuren fehlt — bestimmt nicht aus Gründen der Reproduktion! — die hohe Leuchtkraft, welche den Schmuckwert der hellgelben bis orangeroten Bernsteinstücke im Original ausmacht. Jeder Rest pflanzlichen Gewebes bedingt durch postmortale Prozesse Bräunung des Harzes in verschiedenem Grade.

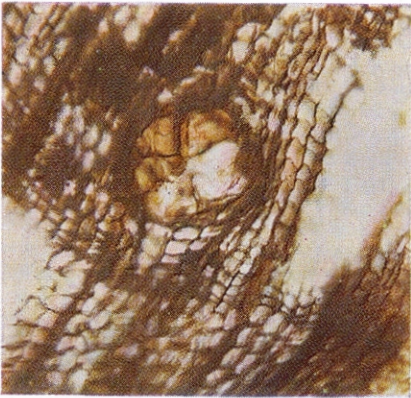




1



2



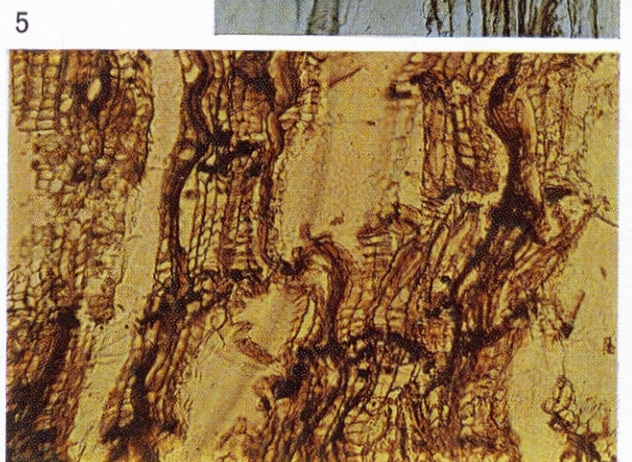
3



4



6



5

## Tafel 21

- Fig. 1. Rindenzone III, tangential. Großzahl von Rindenstrahlen mit bauchiger Anschwellung ihrer Zellen mit zahlreichen verquollenen Stärkekörnern (Analogieschluß zum Befund bei rezenten Arten). Gewebe in Succinose. — Präp. 46<sub>1</sub>; ca. 190fach. Zu S. 84
- Fig. 2. Rindenzone II, tangential. Schnitt geht durch Kettenparenchym-Schicht. Stellenweise sind ihre mit braunem Farbstoff erfüllten Elemente durch Druckkräfte aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht. — Bei Lupenbetrachtung: Calciumoxalat-Kristalle in schmalen „Schläuchen“. Am rechten Bildrand Kettenparenchymzellen mit „Fenster“-bildungen im Plasma. — Präp. 5541; ca. 190fach. Zu S. 69, 83
- Fig. 3. Rindenzone III, tangential (wahrscheinlich aus einer Borkenschuppe), in vollkommener Verkienung. Siebzellenpakete zu dunkelbraunen, strukturlosen Bändern zusammengedrückt. Gelbe Harzlinsen erfüllen die Räume der stark erweiterten, ehemaligen Rindenstrahlen. — Präp. 61 a; ca. 70fach. Zu S. 87
- Fig. 4. Borkenschuppe, beiderseits von goldbrauner Schlaube überlagert, nur am unteren und oberen Rande als dunkler, brauner Einschuß zu erkennen. Die matte Verwitterungskruste des Steines bedingt seine braune Tönung. — Gesamtgewicht 90 g. Ungefähr  $\frac{1}{2}$  nat. Größe. Zu S. 91
- Fig. 5. Borkenschuppe (scheinbar blau). Von unten nach oben rechts: gekrümmte, schierklare, goldgelbe Schlaube. Der dichte Stein der konkaven Seite ist weißgelb, flogmig, mit herrlicher Fließstruktur, die dazwischen liegende Borkenschuppe in Wirklichkeit braun. — Gesamtgewicht 50 g. Ungefähr  $\frac{1}{2}$  nat. Größe. Zu S. 91
- Fig. 6. Borkenschuppe in tangentialer Aufsicht. — Das fast handgroße, planparallel angeschliffene, danach noch ungefähr 1 cm mächtige, dichte, schierklare Bernsteinstück ist von leuchtend gelber Farbe, erscheint aber in der Figur wegen des blauen Untergrundes in grüner Mischfarbe. — Nur der beiderseits von Harz überdeckte Teil der Borkenschuppe (Bildmitte) ist dunkelbraun. Der freie tangential Anbruch (oben links) ist graubraun durch Totalreflexion der in den Buchtenkorkzellen eingeschlossenen Luft. — Ungefähr  $\frac{1}{3}$  nat. Größe. Zu S. 91

Zu Fig. 4—6:

Bei der Aufnahme lagen die Bernsteinstücke auf blauem Samt. Dadurch erscheinen die ursprünglichen Farben  $\pm$  abgeändert.



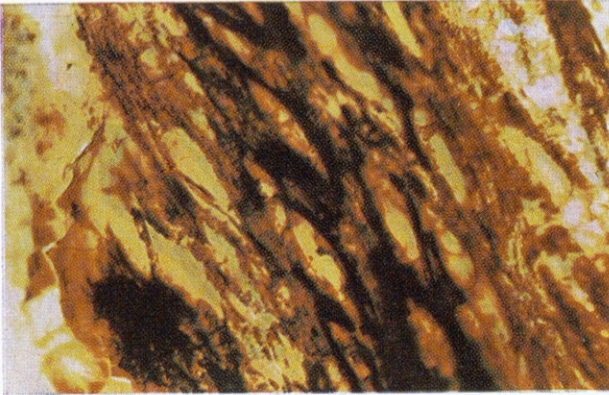
1



2

3

5



4

6





- Beiheft 20: MÜLLER, KLAUS JÜRGEN: Cephalopodenfauna und Stratigraphie des Oberdevons von Schleiz und Zeulenroda in Thüringen. 93 S., 2 Taf., 15 Abb., 1 Übersichtstabelle, 1956 . . . . . 9,— DM
- Beiheft 21: SCHMIDT, WOLFGANG: Neue Ergebnisse der Revisions-Kartierung des Hohen Venns. 146 S., 5 Taf., 8 Abb., 1956 . . . . . 12,— DM
- Beiheft 22: STILLE, HANS: Die assyntische Tektonik im geologischen Erdbild. 255 S., 3 Taf., 20 Abb., 3i. Dez. 1958 . . . . . 20,— DM
- Beiheft 23: POTONIÉ, ROBERT: Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. I. Teil: Sporites. 103 S., 11 Taf., 1956 . . . . . 12,— DM
- Beiheft 24: WESTERMANN, GERD: Monographie der Bajocien-Gattungen *Sphaeroceras* und *Chondroceras* (Ammonoidea). 125 S., 14 Taf., 67 Abb., 4 Tab., 1956 . . 18,— DM
- Beiheft 25: MALZAHN, ERICH; MEMPEL, GERHARD; BISCHOFF, GERHARD; DIETZ, CURT (mit einem Beitrag von THIERGART, FRIEDRICH) & PUTZER, HANNFRIT: Beiträge zur Geologie von Brasilien. VI + 202 S., 7 Taf., 71 Abb., 5 Tab., 1957 . . . 18,— DM
- Beiheft 26: NEUMAIER, FERDINAND; BLISSENBACH, ERICH; WITTMANN, DIETER; GRIMM, WOLF-DIETER; STIEFEL, JÖRG; BATSCHKE, HANS & MAYR, MARKUS: Geologische und sedimentpetrographische Untersuchungen in der ungefalteten Molasse Niederbayerns. 384 S., 13 Taf., 90 Abb., 9 Tab., 1957 . . . . . 30,— DM
- Beiheft 27: HOFKER, JAN: Foraminiferen der Oberkreide von Nordwestdeutschland und Holland. 464 S., 495 Abb., 1957 . . . . . 40,— DM
- Beiheft 28: BUSCHENDORF, FRIEDRICH; RICHTER, MAX & WALTHER, HANSJUST W.: Die Blei-Zink-Erzvorkommen des Ruhrgebietes und seiner Umrandung. Lieferung 2: C. Der Erzgang Christian Levin in den Blei-Erz-Feldern König Wilhelm III/IV und Rheinstahl (Zechen Christian Levin in Essen-Dellwig und Prosper in Bottrop). 163 S., 21 Taf., 85 Abb., 16 Tab., 1957 . . . . . 30,— DM
- Beiheft 29: METZ, RUDOLF; RICHTER, MAX & SCHÜRENBERG, HORST: Die Blei-Zink-Erzgänge des Schwarzwaldes. Mit einer petrographischen Übersichts- und Gangkarte des Südschwarzwaldes von RUDOLF METZ & GERHARD REIN. 277 S., 15 Taf., 113 Abb., 24 Tab., 1957 . . . . . 40,— DM
- Beiheft 30: PRATSCH, JOHANN-CHRISTIAN: Stratigraphisch-tektonische Untersuchungen im Mesozoikum von Algarve (Südportugal). 123 S., 2 Taf., 14 Abb., 1958 . . . 9,— DM
- Beiheft 31: POTONIÉ, Robert: Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. II. Teil: Sporites (Nachträge), Saccites, Aletes, Praecolpates, Polyplicates, Monocolpates. 114 S., 11 Taf., 1958 . . . . . 12,— DM
- Beiheft 32: WESTERMANN, GERD: Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. 103 S., 49 Taf., 9 Abb., 2 Tab., 1958 . . . . . 30,— DM
- Beiheft 33: JELETZKY, JURIJ A.: Die jüngere Oberkreide (Oberconiac bis Maastricht) Südwestrußlands und ihr Vergleich mit der Nordwest- und Westeuropas. I. Dnjepr-Donetz-Senke und Nordwestrand des Donezbeckens sowie einige Vergleichs- und Gliederungs-Probleme der russischen borealen Oberkreide. 157 S., 11 Abb., 1 Tab., 1958 . . . . . 12,— DM
- Beiheft 34: GIERS, RUDOLF: Die Mukronatenkreide im östlichen Münsterland. Fazies, Stratigraphie und Lagerung. 148 S., 4 Taf., 12 Abb., 1958 . . . . . 9,50 DM
- Beiheft 35: BERCKHEMER, FRITZ † & HÖLDER, HELMUT: Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. 135 S., 27 Taf., 89 Abb., 1959 . . . . . 17,50 DM
- Beiheft 36: GOTHAN, WALTHER †; LEGGEWIE, WILHELM & SCHONEFELD, WINFRIED (unter Mitarbeit von REMY, WINFRIED): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands. Lieferung 6. 90 S., 50 Taf., 6 Abb., 1 Tab., 1959 . . . . . 18,— DM
- Beiheft 37: BOIGK, H.; DIETZ, C.; GRAHLE, H.-O.; HOFFMANN, K.; HOLLSTEIN, W.; KÜHNE, F.; RICHTER, WOLFG.; SCHNEEKLOTH, H. & WAGER, R. (mit Beiträgen von HILTMANN, H. & MÜHLEN, W. v. z.): Zur Geologie des Emslandes. 419 S., 5 Kt., 5 Taf., 51 Abb., 43 Tab., 1960 . . . . . 60,— DM
- Beiheft 38: SCHIEMENZ, SIEGFRIED: Fazies und Paläogeographie der Subalpinen Molasse zwischen Bodensee und Isar. 119 S., 6 Taf., 23 Abb., 17 Tab., 1960 . . 10,— DM

Fortsetzung siehe 4. Umschlagseite

- Beiheft 39: POTONIÉ, ROBERT: Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. III. Teil: Nachträge Sporites, Fortsetzung Pollenites. Mit Generalregister zu I—III. 189 S., 9 Taf., 1960 . . . . . 14,— DM
- Beiheft 40: PILGER, ANDREAS; HESEMANN, JULIUS; KNEUPER, GOTTFRIED; STOLZE, FRIEDRICH u. a.: Die Blei-Zink-Erzvorkommen des Ruhrgebietes und seiner Umrandung. Lieferung 3: D—J (Klara-Gang — Auguste Victoria — Julia-Constantin-Störung und Ewald Hannibal-Sprung — Primus — Kleinere Vorkommen — Übersicht u. Zusammenfassung. Schrifttum und Register für Lfg. 1—3). 386 S., 20 Taf., 162 Abb., 1961.
- Beiheft 41: KOKORSCH, RUDOLF: Zur Kenntnis von Genesis, Metamorphose und Faziesverhältnissen des Staßfurtlagers im Grubenfeld Hildesia-Mathildenhall, Diekholzen bei Hildesheim. 140 S., 10 Taf., 9 Abb., 4 Tab., 1960 . . . . . 16,— DM
- Beiheft 42: VOLL, GERHARD: Stoff, Bau und Alter in der Grenzzone Moldanubikum/Saxothuringikum in Bayern, unter besonderer Berücksichtigung gabbroider, amphibolitischer und kalksilikatführender Gesteine. 382 S., 5 Taf., 96 Abb., 17 Tab., 1960 . . . . . 32,— DM
- Beiheft 43: KOCH, EDWIN & BLISSENBACH, ERICH (mit einem Beitrag von HANS FÜCHTBAUER): Die gefalteten oberkretazisch-tertiären Rotschichten im Mittel-Ucayali-Gebiet, Ostperu. 103 S., 3 Taf., 21 Abb., 1 Tab., 1960 . . . . . 9,60 DM
- Beiheft 44: BRINKMANN, ROLAND; DAHM, HANS; MENSINK, HANS u. a.: Der Jura und Wealden in Nordost-Spanien. 46 Taf., 37 Abb., div. Tab. [In Druckvorbereitung]
- Beiheft 45: SCHUBERT, KURT: Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern [*Pinus succinifera* (CONW.) emend.]. Ein Beitrag zur Paläohistologie der Pflanzen. 149 S., 21 Taf., 1 Tab., 1961.

---

### Sonderdrucke

von Arbeiten aus dem Geologischen Jahrbuch von Band 65 an sind noch  
erhältlich; wir geben einige Beispiele:

- MÄDLER, K.: Erhaltungszustände der tertiären Laubblätter und die Möglichkeiten ihrer Auswertung. 8 S., 66, 1952 . . . . . 1,80 DM
- POTONIÉ, R. & KLAUS, W.: Einige Sporengattungen des alpinen Salzgebirges. 30 S., 1 Taf., 11 Abb., 68, 1954 . . . . . 4,— DM
- GREBE, H.: Die Mikro- und Megaflora der pliozänen Ton- und Tongyttjaline in den Kieseloolithschichten vom Swisterberg/Weilerswist (Blatt Sechtem) und die Altersstellung der Ablagerung im Tertiär der Niederrheinischen Bucht. 40 S., 3 Taf., 8 Abb., 4 Tab., 70, 1955 . . . . . 6,60 DM
- MÄDLER, K.: *Azolla* aus dem Quartär und Tertiär sowie ihre Bedeutung für die Taxionomie älterer Sporen. 16 S., 1 Taf., 1 Abb., 70, 1955. — [Sep. 1954] . . . . . 3,— DM
- MÄDLER, K.: Zur Taxionomie der tertiären Charophyten. 64 S., 4 Taf., 3 Abb., 70, 1955 . . . . . 8,40 DM
- BHARDWAJ, D. CH. & KREMP, G.: Die Sporenführung der Velener Schichten des Ruhrkarbons. 18 S., 1 Taf., 5 Tab., 71, 1956. — [Sep. 1955] . . . . . 4,20 DM
- SCHÖNFELD, E.: Ein Lauraceenholz aus dem Pliozän Westdeutschlands. 18 S., 2 Taf., 10 Abb., 1 Tab., 71, 1956 . . . . . 3,60 DM
- GREBE, H.: Zur Mikroflora des niederrheinischen Zechsteins. 24 S., 3 Taf., 2 Abb. 73, 1958. — [Sep. 1957] . . . . . 5,40 DM
- MÄDLER, K.: *Ullmannia*-Blätter und andere Koniferenreste aus dem Zechstein der Bohrung Friedrich Heinrich 57. 16 S., 3 Taf., 73, 1958. — [Sep. 1957] . . . . . 4,20 DM
- IMGRUND, R.: Sporae dispersae des Kaipingbeckens, ihre paläontologische und stratigraphische Bearbeitung im Hinblick auf eine Parallelisierung mit dem Ruhrkarbon und dem Pennsylvanian von Illinois. 61 S., 4 Taf., 7 Abb., 4 Tab., 77, 1960 . . . . . 8,40 DM