

Todesursache der Pflanzen, sondern theilte mir auch mit, dass das *Cladosporium herbarum* schon seit einigen Jahren auch als Parasit bekannt sei.

## 56. Karl Schilberszky: Künstlich hervorgerufene Bildung secundärer (extrafasciculärer) Gefässbündel bei Dicotyledonen.

(Vorläufige Mittheilung.)

Mit Tafel XXII.

Eingegangen am 17. August 1892.

In dem hier näher zu behandelnden Thema über die Entstehung extrafasciculärer Secundärbündel — eine eigene Art von abnormalem Reproduktionsvermögen — wünsche ich meine in grosser Zahl und auf verschiedene Weise ausgeführten Experimente und deren Erfolg vorläufig in aller Kürze darzulegen. Es handelt sich nämlich um die Durchführung einer entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung und einer physiologischen Erläuterung der gedeuteten Reproduktionsvorgänge einstweilen bei verschiedenartig behandelten und verwundeten krautigen Stengeln einiger *Phaseolus*-Arten, unter welchen ich bisher vorzugsweise mit *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* experimentirte und die Folgen der Verwundungen in anatomischer Hinsicht beobachtet habe. In den meisten Fällen der Versuchsreihen ergänzte sich der durch Beschädigung oft bedeutend unterbrochene Stengeltheil, respective dessen Gefässbündelcylinder auf eine sogleich zu beschreibende Weise. Das Ergänzungsgewebe muss seiner Lage und Beschaffenheit nach als ein secundäres extrafasciculäres Ersatzbündel bezeichnet werden.

Die näher zu beschreibende Abweichung vom normalen Bau des unbeschädigten Stengels dieser krautigen Pflanze, respective der einjährige Dickenzuwachs ihres Gefässbündelringes birgt ein mit dem abweichenden anatomischen Bau des Stengels im innigsten Zusammenhang stehendes interessantes physiologisches Problem in sich, mit welchem ein nur annähernd analoger Fall, bloss die bereits als normal erkannte Anomalie bei Stämmen von *Gnetum*<sup>1)</sup>, besonders aber bei *Cocculus*<sup>2)</sup> und bei Menispermeeen in Beziehung steht.

1) HOFMEISTER, *Physiol. Botanik*. III, S. 603.

2) DECAISNE, *Mém. sur les Lardizabalées*. *Arch. du Mus. d'hist. nat.* I.

Bei anatomisch abweichend gebauten Holzgewächsen wurde in einer Arbeit von H. DE VRIES<sup>1)</sup> bloss das durch Beschädigungen hervorgegangene Wundholz selbst näherer Betrachtung unterzogen und eingehend behandelt.

Das Hauptmoment der in Rede stehenden Abweichung besteht darin, dass eine bestimmte Partie des Dauergewebes, nämlich die an den Phloëmbündeln knapp anliegenden, also die an die innersten Schichten der parenchymatischen Primärrinde anstossenden Zellgruppen sich nach vorhergegangener Beschädigung (durch Unterbrechung des ringartig zusammenschliessenden Gefässbündelcylinders) zu Theilungen anschicken und so zu einem Folgeristem sich gestalten. Dieses Folgeristem verhält sich analog dem Cambium, indem seine Elemente je nach den Umständen schneller oder minder rasch specifisch transformirt werden, in Xylem- und Phloëmbestandtheile sich verwandeln.

Auffallend mächtig ist der Holzkörper entwickelt, an dessen peripherischer Seite der Weichbast in der typischen Weise vorhanden ist. Zwischen den kleinzelligen und dünnwandigen Elementen des Weichbastes sind die Gerbstoffbehälter ebenfalls vorhanden. Erst in vorgeschrittener Entwicklung dieses extrafasciculären Gefässbündels erscheinen ausserhalb des Weichbastes einzelne Gruppen von dickwandigen Bastlamellen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass manche Pflanzentheile Eigenschaften besitzen, welche im normalen Lauf ihres Lebens selten oder niemals zur Entfaltung kommen. Es bedarf abnormaler oder krankhafter, oft mehr oder weniger zufälliger Umstände, künstlicher mechanischer Eingriffe, um solche latente Charaktere, abweichende Gewebebildungen (welche mit dem physiologischen Stoffwechsel im innigsten Zusammenhang stehen) zur Evolution gelangen zu lassen. Interessante Fälle bildet die secundäre Gewebebildung in Organen, welche noch vor Abschluss ihrer normalen Entwicklung, ja überhaupt je näher zum eigentlichen Beginn der Gewebegestaltung in Folge mechanischer Eingriffe in erhöhter Weise vom üblichen histologischen Bau abweichen, wie es mir im Laufe meiner Untersuchungen an mehreren gelungenen Versuchsobjecten zu beobachten ermöglicht war.

Ich habe bereits erwähnt, dass ähnliche Fälle bei gewissen Gewächsen normalerweise vorkommen; der Stamm gewisser Dicotyledonen zeichnet sich bekanntlich in anatomischer Beziehung dadurch auf das Auffälligste aus, dass im selben ausser dem gewöhnlich vorhandenen Gefässbündelcylinder noch andere isolirt aufzutreten pflegen. Diese Bündel sind entweder auf das Meristem der Vegetationsspitze zurückzuführen, oder aber sie sind Producte eines Folgeristems, welches bei gewissen Pflanzen normalerweise in der primären Rinde zu Stande

1) Ueber Wundholz. Flora. 1876. S. 1—9.

kommt, so z. B. bei *Cocculus*<sup>1)</sup>. Im ersteren Falle sind diese Bündel gleichen Ursprunges mit den gewöhnlichen, nach ihrer Stellung zu letzteren aber entweder rindenständig (*Centradenia*) oder markständig (*Piper*-Arten), welche letzteren in einem oder in mehreren concentrischen Kreisen erscheinen. Sowohl die rinden- als die markständigen Gefässbündel erweisen sich gewöhnlich als Blattspurstränge. Im Stamme der Umbelliferen, Orobanchen und Begonien wurden indess auch stamm-eigene markständige Gefässbündel aufgefunden.

Mehrere Jahre habe ich bei *Phaseolus*-Arten durch äussere mechanische Eingriffe hervorgerufene Abweichungen, welche das Stengelgewebe der durch Einschnitte verwundeten Versuchsobjecte erleidet, geprüft. Die verschiedenartig verwundeten Individuen boten mir in Rücksichtnahme auf die Altersstadien der Versuchsobjecte — welcher Umstand einen besonderen Einfluss auf die Art und Weise der Gewebegestaltung aufzuweisen hat — ein reiches Material mannichfaltigster anatomischer Veränderungen, aus welchen ich auf wichtige Consequenzen schliessen konnte. Auf diese Weise konnte ich mir auf eine längere Zeitperiode hin eine fast ununterbrochene Entwicklungsperiode dieser abnormalen Gewebebildung herstellen; auch war es mir möglich, aus den einzelnen Versuchen den Grad der Reproduktionsfähigkeit festzustellen, welcher je nach dem Alter der Versuchspflanzen und auch nach der Art der Verwundung verschiedenartig zu Tage tritt.

Was nun vor allem die einschlägige Litteratur anbelangt<sup>2)</sup>, so konnte ich trotz meiner diesbezüglich ausführlichen Litteraturstudien keine Angaben vorfinden, abgesehen von den bereits schon erwähnten Resultaten der DE VRIES'schen Untersuchungen, welche jedoch hier nicht streng in Betracht genommen werden konnten, insofern diese Untersuchungen sich theils auf Holzgewächse, theils aber auf die normale Gewebegestaltung einjähriger krautiger Stengel beziehen. Mein ernstes Bemühen, alle eventuell vorhandenen Angaben zu sammeln, welche sich auf ein ähnliches abnormales Verhalten beziehen sollten, war vergebens, weshalb ich mich bloss auf eigene Untersuchungen, durch Experimente erlangte Resultate stützen musste. Was die vor der DE VRIES'schen Abhandlung vorhandene Litteratur betrifft, so erachte ich es für nicht werthlos, die Bemerkung DE VRIES' selbst wiederzugeben, indem der hochverdiente Forscher sagt: „Die botanische Litteratur enthält eine lange Reihe von Aufsätzen über die Folgen der Verwundungen an Bäumen. Zum Theil behandeln diese jedoch nur die äussere Form der Ueberwallungswülste und beschreiben die

1) WIESNER, Elemente der Anat. und Physiol. II. Aufl. Fig. 105.

2) Insofern die zu behandelnde Thatsache als eine durch abnorme Verhältnisse hervorgerufene Gewebeaufbildung, keineswegs als eine Anomalie der Gefässbündelconstruction aufzufassen ist.

Vernarbungsvorgänge nur insofern, als sie sich mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen lassen. Die mikroskopischen Arbeiten auf diesem Gebiete behandeln hauptsächlich das Callusgewebe und die Holzbildung in diesem.“

Was die seither erschienenen Arbeiten über diesen Gegenstand betrifft, finde ich bloss bei L. KNY<sup>1)</sup> einen annähernd analogen Fall. Werden nämlich nach KNY junge, im lebhaften Wachsthum befindliche Internodien von *Salix*-Arten, *Aristolochia Sipho*, *Sambucus nigra*, *Solanum tuberosum*, *Solanum Dulcamara*, *Acer platanoides* u. s. w. dicht unterhalb der Stammspitze mittelst eines Scalpells der Länge nach gespalten, ohne dass der Vegetationspunkt verletzt wird, so entwickeln sie sich in der Regel ungestört weiter. Nach dem Auftreten eines Callus tritt dann nach einiger Zeit in einer mehrere Zellschichten unterhalb der Wundfläche liegenden Zone ein Cambium auf, das sich beiderseits dem Cambium der normalen Leitbündel des Internodiums anlegt und von nun ab gleich diesem Xylemelemente nach innen, Phloëmelemente nach aussen absondert. Der aufgeschlitzte Leitbündelkreis schliesst sich also in jeder Hälfte zusammen und erscheint verdoppelt.

Da meine Untersuchungen noch nicht völlig abgeschlossen sind, so beabsichtige ich mich zur Zeit in die Einzelheiten der gewonnenen Resultate — betreffs der qualitativen Andersgestaltung der Gewebeelemente — nicht einzulassen, auch keine eingehende Bearbeitung der Versuchsreihen zu geben, sondern bloss die Thatsache selbst, als das Hauptergebniss meiner Beobachtungen, in's Klare zu setzen.

Junge Keimpflanzen verschiedenen Alters von *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* wurden auf folgende Weise behandelt. Das Epicotyl von *Phaseolus multiflorus* und das Hypocotyl von *Phaseolus vulgaris* wurden der Länge nach mit einem scharfen Scalpell in zwei gleiche (I), in anderen Fällen aber in ungleiche (II) Theile gespalten (Taf. XXII.); sodann wurden auf diese Richtung senkrecht zwei laterale Schnitte geführt in den Richtungen *p r* und *t s* bis an die erste Schnittfläche *a b*. In Folge dieser letzteren beiden Schnitte fiel natürlicherweise ein dem *r s m n* entsprechendes Stengelstück heraus. (Vgl. den Holzschnitt auf S. 428). Die Experimente variirten sowohl in der Höhe als auch in der diametralen Tiefe der auf diese Weise entfernten intercalaren Stengelstücke. Besonders berücksichtigte ich letzteren Umstand, so dass das an der Schnittzone befindliche Ergänzungsstück *r s m n* 1) gleich mit diesem war, 2) eine grössere oder 3) eine geringere diametrale Tiefe besass. In den bisherigen Versuchen entsprach die

1) Künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dicotyledonen. Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin, Sitzung vom 19. Juni 1877.



Quantität aufwärts geführt werden, da den unter normalen Umständen durch den ganzen Querschnitt des Stengels dahin geleiteten rohen Nährstoffen jetzt nur ein wesentlich verringerter Theil des Stengels zur Verfügung stand. Trotzdem konnte Anfangs nicht genügendes Material zu den Gipfeltheilen geliefert werden, so dass das Längenwachsthum mit den Controllpflanzen nicht gleichen Schritt halten konnte. Dieses Retardement dauerte jedoch nur eine Zeit lang, später — als nämlich die Gewebereproduction im Stengel zu Stande kam — war das Längenwachsthum wieder normal. In der That wurde später fast dieselbe Stoffmenge durch den geminderten Stengeltheil der Pflanze zugeführt, nur Anfangs wurde das Längenwachsthum auf Conto verbrauchten Baumaterials am Orte der Neubildungen an der Wundstelle eingeschränkt. Es ist eine physiologisch bereits erwiesene Thatsache, dass eine ähnliche und so rapide Gewebeneugestaltung, wie die in Rede stehende, nicht anders als durch übermässige Zufuhr respective durch im Ueberfluss vorhandene bildende Säfte hervorgerufen werden kann. Es musste also unbedingt ein weit grösserer Saftstrom aufwärts durch das mit *rs* bezeichnete Stengelstück geführt werden, als es unter normalen Verhältnissen (bei unbeschädigten Individuen) stattfindet; sonst wäre die Möglichkeit einer derartig schnellen Gewebeneubildung ausgeschlossen.

Diese Thatsache steht ausser jeden Zweifel, da die von mir in zahlreichen Fällen beobachteten Versuchsobjecte bei ihrer Weiterentwicklung in den verschiedenen Phasen der Wachstumsperiode (einige Ausnahmen abgerechnet, wo jedoch andere Umstände hineinspielten) keine oder nur eine geringe Wachstumsverzögerung zeigten. Diesen Thatbestand konnte ich durch Vergleich mit normalen, gleich alten und unbeschädigten, unter ganz gleichen Verhältnissen gezogenen Controllpflanzen constatiren. Die beschädigten Pflanzen hielten später mit den gleich alten Controllpflanzen gleichen Schritt, ihre Organbildung stimmte in den einzelnen Phasen überein.

### Mikroskopischer Befund.

Am 18. Tage nach der Verletzung wurden einige Pflanzen dieser Versuchsreihe ( $\frac{3}{8}$  Umfangsverletzung) aus dem Boden genommen. Es wurden von den Primordial-Blättern abwärts an verschiedenen Stellen des Epicotyls zahlreiche Schnitte verfertigt, von welchen der unterste in Fig. II (5) durch die Insertion der Cotyledonen, der oberste aber in einer Höhe von 9 *mm* ober der Wunde (1) geführt worden ist. Es ergaben sich folgende Resultate: der unter der Schnittwunde (*y*) befindliche Stengeltheil zeigte sich ganz normal, während der zwischen *x* und *y*, mithin in der ganzen Länge des Schnittes *ab* gelegene (in diesem Falle 50 *mm* lange) Stengeltheil eine auffallende Incongruenz in der

Gewebeformation zeigte. Es soll nebenbei erwähnt werden, dass die Epidermoidalfläche des  $x-y$  Stengeltheils kurz nach vollzogener Operation in Folge der Gewebespannung aus leicht begreiflichen Gründen gegen die Wundfläche sich auffallend stark hinbog. Im Querschnitte der  $x-y$  Stengelpartie sehen wir auf der convexen Seite der Phloëmbündel zartwandige, cambiumförmige Meristemzellen in concentrischen und radialen Reihen genau geordnet auftreten (Fig. III).

Die dünnwandigen und grosslumigen Parenchymzellen der primären Rinde eignen sich bekanntlich am besten zur Bildung von secundärem Meristem.

Die meisten Folgemeristeme sind thatsächlich parenchymatischen Ursprungs.<sup>1)</sup> Hier schliesst sich also ein secundäres Meristemgewebe unmittelbar an das primäre, bereits differenzirte Meristem an, dessen Entstehung in einem parenchymatischen Muttergewebe erfolgt.

Die äusseren Contouren dieser meristematischen Zellencomplexe sind bogenförmig und werden an der peripherischen Seite von Dauerzellen der primären Rinde umgeben. Bei einer ebenso behandelten älteren Pflanze derselben Versuchsreihe ( $\frac{3}{8}$  Durchmesserletzung) konnte in einem späteren, vorgerückteren Stadium (30 Tage nach der beigebrachten Schnittwunde) schon eine mehr vorgeschrittene Gewebedifferenzirung constatirt werden.<sup>2)</sup>

In der ausserhalb des Basttheiles gelegenen, concentrisch gebildeten meristematischen Initialschichte aus periklingestreckten, genau parallelwandigen, cambiumartigen Zellen wurden Xylem- und Phloëmelemente gebildet (Fig. V).

Beide Theile hatten mit Ausnahme des Hartbastes genau denselben ausgeprägten Charakter und dieselbe Structur, wie jene der normalen primären Gefässbündel. Ausser dem mächtigen extrafasciculären Holzkörper sehen wir an dessen peripherischer Seite den Weichbast sehr schön ausgebildet (Fig. V); die Anordnung und Ausbildung seiner Elemente stimmt mit jenen der primären Bastbündel überein. Erst in sehr vorgeschrittener Entwicklung sehen wir ausserhalb des Weichbastes einzelne Zellgruppen des Hartbastes auftreten. Diese abnormalerweise entstandenen secundären Xylem- und Phloëmpartien gehen also aus wirklichem Dauergewebe hervor, aus den innersten Parenchymzellen der primären Rinde.

Wir sehen hier also ausser dem normalen Gefässbündelkreis einen zweiten, eine in centrifugaler Richtung sich ihm knapp anschliessende neue Zone entstehen, welche mit der bekannten Anomalie von *Gnetum*<sup>3)</sup> im Wesentlichen gleich ist.

1) HABERLANDT, G., „Physiologische Pflanzenanatomie“, S. 58.

2) Vom 25. Dec. 1885 bis 26. Jan. 1886.

3) HOFMEISTER, *Physiol. Bot.* III. S. 603.

Ich bezeichne diese neue Zuwachszone mit dem Ausdruck: extrafasciculäres Ersatzbündel.

Diese Thatsache zeigt, dass durch die Beschädigung indirect auch in den von der Verletzungsstelle fern liegenden Zellen Veränderungen eintreten, ja selbst Neubildungen zu Stande kommen können. Diese Veränderungen beziehen sich ausser der Umgestaltung der einzelnen Zellbestandtheile hauptsächlich auf die veränderte Lebensfunction dieser Zellen; hieraus sehen wir einen neuen Beleg dafür, dass gewisse Zellen unter veränderten Umständen den neuen Lebensverhältnissen entsprechend functioniren, welcher Function natürlicherweise die Formänderung dieser Gewebe unbedingt vorangeht. So zeigt z. B. dieser Fall, dass Zellen eines Dauergewebes — der primären Rinde — durch mechanische Eingriffe regelwidrig in ein Theilungsgewebe sich umwandeln können, welches späterhin den Bildungsherd neuer Gefässbündel liefert.

Die Autonomie der isolirten oder gänzlich von einander entfernten Zellen oder Zellgewebe muss bei der Beurtheilung der an verletzten Pflanzentheilen sich offenbarenden Erscheinungen genau in Betracht genommen werden, denn die Functionen einer Zelle oder eines ganzen Zellencomplexes äussern sich im normalen Zustand der unverletzten Pflanzen ganz anders als bei beschädigten Pflanzen, wo das harmonische Zusammenwirken der einzelnen Zellen, die Correlation der Organe und Gewebe durch künstliche Beeinflussungen gestört wird. Die Pflanze ist veranlasst auf diese Störungen zu reagiren, den etwaigen Verlust ihres Körpers ist sie bestrebt auf eine — je nach der Beschaffenheit der Pflanze und den Umständen gemäss — sehr mannichfaltige Weise wieder herzustellen; in dem Masse nämlich, wie ihre Kräfte und andere Thätigkeiten diese Reproduction ermöglichen.<sup>1)</sup>

So z. B. können die im Gewebeverband durch Spannungsverhältnisse in ihrem Wachsthum eingeschränkten Zellen des Dauergewebes von Neuem zu wachsen beginnen, sich zur Theilung anschicken, wenn ihnen frühzeitig genug durch Zerschneiden der betreffenden Pflanzenglieder eine grössere Freiheit (in Folge des verminderten Druckes) geboten wird.<sup>2)</sup>

Nun sehen wir, dass in Folge von Verletzungen an Stengeln dieser krautigen Pflanze, wodurch eine Zwischenpartie des Stengels respective eine Längshälfte des Gefässbündelcylinders entfernt worden ist, die innersten Zellen der primären Rinde<sup>3)</sup> ein meristematisches Gewebe entwickelten, welches zu secundären Gefässbündelelementen sich gestaltete. Es ist noch von besonderen Interesse diesen Bildungsherd neuer Gewebe, nämlich die innersten Zellreihen der primären Rinde

1) HOFMEISTER. *Physiol. Bot.* III. S. 603.

2) W. PFEFFER. *Pflanzen-Physiol.* Bd. I. S. 8.

3) Auf der anderen Hälfte des Stengels.



näher zu betrachten. Bekanntlich sind diese Zellen mit Stärke reich erfüllt und bilden die Stärkescheide. Dieses Gewebe ist eine dichtgeschlossene concentrische Schicht von Zellen, die so aneinander gereiht sind, dass ihre Zellwände im Querschnitt radiale Richtung haben und gewellt sind. Auf diese Stärkeschicht folgt die mehrschichtige eigentliche primäre Rinde.

In physiologischer Hinsicht ist leicht begreiflich, dass vorzüglich die Stärkescheide befähigt und dazu bestimmt ist, nach beträchtlichen Schnittwunden am Stengel, diesen Verlust durch Neubildungen nachzuholen. Thatsächlich sind es diese knapp an die Hartbastpartien angrenzenden stärkeführenden Zellen, welche sich zu theilen beginnen und binnen kurzer Zeit ein meristematisches Gewebe entwickeln, welches theils zu Xylemtheilen, theils zu Phloëmpartien sich umgestaltet.

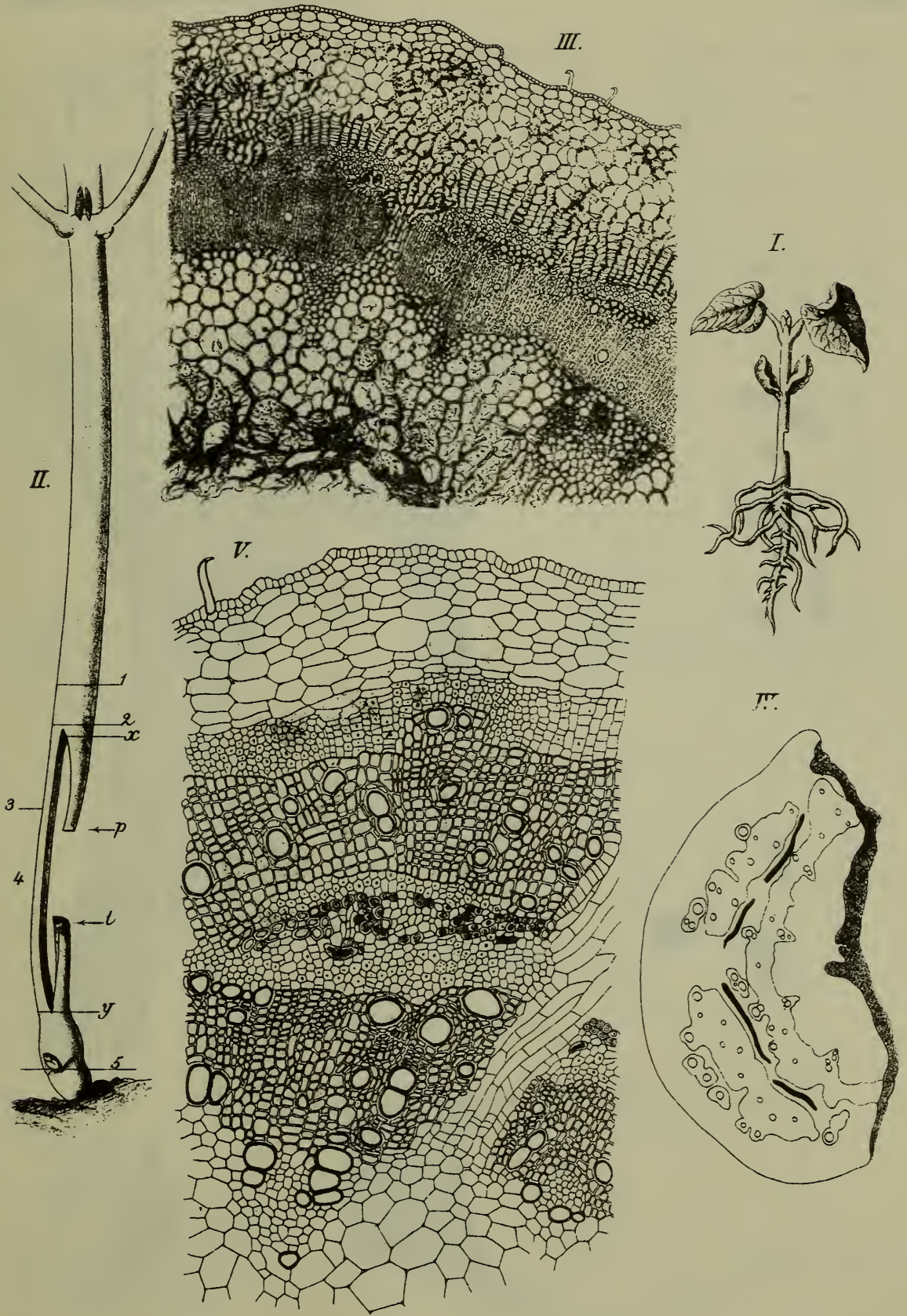
Die Stärkescheide ist also in diesem Fall als die Initialschicht der extrafasciculären Ersatzbündel zu betrachten; sie ist durch die aufgespeicherten Reservestoffe in erster Reihe dazu geeignet, das procambiale Gewebe der secundären Gefässbündel zu entwickeln.

---

#### Erklärung der Abbildungen.

---

- Fig. I. Keimpflanze von *Phaseolus vulgaris*, an welcher durch die am Hypocotyl beigebrachte Wunde ein  $\frac{1}{2}$  diametrales Stengelstück entfernt worden ist.
- „ II. Epicotyl von *Phaseolus multiflorus*, an dessen unterem Theile in der im Text beschriebenen und daselbst schematisch gezeichneten Weise die Schnitte ausgeführt worden sind; am 18. Tage nach der Verletzung in fast natürlicher Grösse gezeichnet. Die Zahlen bedeuten jene Stellen des Epicotyls, deren Querschnitte mikroskopisch untersucht worden sind.
- „ III. Partie eines Querschnittes aus dem verletzten Stengelstück von *Phaseolus multiflorus* (zwischen 3 und 4 gelegene Stengelregion); ausserhalb der Hartbastbündel sind die bereits in vorgeschrittener Theilung begriffenen meristematischen Zellgruppen zu sehen.
- „ IV. Querschnitt aus derselben Stengelregion wie in Figur III, um 12 Tage später untersucht. Die vorgeschrittene Entwicklung der Xylem- und Phloëmgruppen an Stelle des meristematischen Gewebes (Fig. III) ist bloss in ihren Contouren gezeichnet.
- „ V. Eine Partie aus dem Querschnitt der Fig. IV, vergrössert gezeichnet; ausserhalb der primären Hartbastbündel sind die Xylem- und Weichbastelemente des extrafasciculären Bündels wohlentwickelt; rechts ist ein durch einen primären Markstrahl abgesonderter Gefässbündeltheil vorhanden.
-



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Schilberszky Karl [Károly]

Artikel/Article: [Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer \(extrafasciculärer\) Gefässbündel bei Dicotyledonen. 424-432](#)