© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

44. F. C. von Faber: Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefässbündel von Cucurbita Pepo.

Mit Tafel XVII und XVIII.

Eingegangen am 25. Mai 1904.

Über die Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* sind bis jetzt in der Literatur keine Angaben vorhanden.

PETERSEN[1]), welcher in seiner Arbeit „Über das Auftreten bikollateraler Gefässbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien" einige Momente der Entwicklungsgeschichte kurz hervorhebt, untersuchte von den Cucurbitaceen nur *Trichosanthes villosa.*

HERAIL[2]) untersuchte unter den Cucurbitaceen nur *Bryonia dioica* und BARANETZKY[3]) *Bryonia alba, Rhynchocarpa dissecta* und *Rhynchocarpa africana.*

Bevor ich zur Beschreibung meiner Untersuchungen übergehe, möchte ich noch hier anführen, was überhaupt von den Fibrovasalsträngen von *Cucurbita Pepo* bekannt ist:

Die Bikollateralität der Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* wurde zuerst von HARTIG[4]) entdeckt. In einer Publikation: „Über die Querscheidewände zwischen den einzelnen Gliedern der Siebröhren in *Cucurbita Pepo*", welche er in der Botanischen Zeitung im Jahre 1854 veröffentlichte, spricht er sich folgendermassen aus:

„An Querschnitten aus dem Stengel der Cucurbitaceen erkennt man in einer die Cambialfasern nach aussen begrenzenden Schicht, ferner in einem Bündel langstreckiger Organe, zwischen den echten Spiralgefässen des Markzylinders und der Marklücke, grosse, dünnwandige, kurzgegliederte Röhren mit siebförmiger Tüpfelung nicht allein der Querscheidewände, sondern auch der Seitenwände." Genau dasselbe fand SANIO[5]) bei einer nahen Verwandten von *Cucurbita Pepo,* nämlich *Cucumis sativus.*

Hinsichtlich des Baues des Bastes sagt MOHL[6]) folgendes:

---

1) PETERSEN, Bicollaterale Karbundter. Kopenhagen 1882. (Siehe ENGLER's Botan. Jahrbücher, Bd. III, 1882, S. 359).

2) HERAIL, Annales des sciences naturelles. Bot., sept. série, p. 268.

3) BARANETZKY, Recherches sur les faisceaux bicollatéraux, p. 303. (Siehe Annales des sciences naturelles, Bot., sept. série.)

4) Bot. Zeitung, 1854, p. 51.

5) SANIO, Über endogene Gefässbündelbildung. Bot. Zeitung, 1864, p. 227.

6) HUGO VON MOHL, Einige Andeutungen über den Bau des Bastes. Bot. Zeitung, 1855, S. 889.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„Gar keine prosenchymatöse dickwandige Bastzellen finden wir bei *Cucurbita Pepo*, desto stärker sind dagegen die dünnwandigen Elementarorgane des Bastes entwickelt, welche ausser dem vor dem Cambium liegenden gewöhnlichen Bastbündel, auch noch einen kleineren auf der hinteren Seite des Holzes an der Grenze des Markes liegenden Bastbündel bilden, wie dieses da und dort auch bei anderen Pflanzen, namentlich bei den Asclepiadeen vorkommt.“

Über den Bau der Gefässbündel schreibt NÄGELI[1]):

„Der Querschnitt durch den Stengel von *Cucurbita Pepo* zeigt zwei Kreise von Gefässbündeln, innere grössere und äussere kleinere. Das einzelne Gefässbündel besteht aus folgenden Teilen. Auf der inneren Seite befindet sich ein Siebbündel von nierenförmigem Querschnitt, welches aus weiteren Siebröhren und aus engeren langgestreckten Zellen zusammengesetzt ist . . .“ „Auf das Siebbündel folgt nach aussen der Gefässteil . . .“ „Dann folgt das Cambium und zuletzt wieder ein Siebbündel, welches ganz die gleiche Structur zeigt, wie das innere nur mit umgekehrter Reihenfolge der Gewebe.“

PETERSEN[2]) hebt bei den Cucurbitaceen ebenfalls die bikollaterale Natur hervor.

DE BARY[3]) und DIPPEL[4]) beschreiben die bikollateralen Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* auch genau.

Aus vorstehendem ist ersichtlich, dass die Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* nur in fertigem Zustand beschrieben worden sind und man über deren Bau genau orientiert ist, wie aber diese Bikollateralität zustande kommt, ist meines Wissens nicht untersucht worden, es dürfte also vorliegende Arbeit, welche sich hauptsächlich mit der Entwicklungsgeschichte der Fibrovasalstränge von *Cucurbita* befasst, nicht überflüssig sein, umsomehr als VON BARANETZKY die Existenz bikollateraler Gefässbündel bei den Cucurbitaceen und anderen Pflanzen in Abrede gestellt wird.

Letzterer kam durch seine Untersuchungen zur folgenden Anschauung über die Natur der bikollateralen Gefässbündel derjenigen Pflanzen[5]), welche er untersuchte: „Ainsi, cette partie de mes recherches conduit aux résultats suivants:

---

1) NÄGELI, Über die Siebröhren von *Cucurbita*. Sitzungsber. d. kgl. bayerischen Akad. der Wissenschaften. Jahrg. 1861, Bd. 1, S. 213.

2) PETERSEN, Bicollaterale Karbundter. Kopenhagen 1882.

3) DE BARY, Vergl. Anat. der Vegetat.-Org. der Phanerogamen und Farne. 1877, S. 351.

4) DIPPEL, Das Mikroskop. 1898, p. 385.

5) Solanaceae, Apocynaceae, Rubiaceae, Convolvulaceae, Campanulaceae, Myrtaceae, Combretaceae, Cucurbitaceae, Araliaceae und Polygonaceae.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Les faisceaux bicollatéraux n'existent pas;
2. Les faisceaux vasculaires peuvent être complets, c'est-à-dire composés de xylème et de phloème ou bien incomplets, et en ce cas ils sont composés dans les tiges de phloème seul. Le faisceau vasculaire peut n'être complet que dans une partie de son étendue, pour, en perdant peu à peu son épaisseur, se transformer en un faisceau incomplet;
3. Les faisceaux de phloème situés, chez plusieurs Dicotylédones, en dedans de l'anneau normal des faisceaux vasculaires ou des faisceaux séparés de cet anneau, représentent des faisceaux autonomes, capables de s'épaissir par l'activité d'un propre cambium unilateral."

Nach ihm sind also auch die Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* nicht bikollateral, sondern zwei Bündel, wovon das innere nur das Phloëm entwickelt hat.

Einige Sicherheit über die Natur der Fibrovasalstränge kann nach meiner Ansicht uns erst die Entwicklungsgeschichte liefern, und stellte ich mir die Aufgabe, die Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* in dieser Hinsicht genauer zu verfolgen, weil bei dieser Pflanze zuerst die Bikollateralität der Bündel entdeckt wurde.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich Keimlinge von *Cucurbita Pepo.* Um recht deutliche und dünne Präparate zu bekommen, wurden Serienschnitte mittelst eines Mikrotomes hergestellt; ich konnte auf diese Weise die verschiedenen Entwicklungsstadien der Gefässbündel am Vegetationspunkt an Quer- sowie an Längsschnitten leicht verfolgen.

Ein Querschnitt (Fig. 1) des Vegetationspunktes zeigt, wie die Blatthöcker in decussierter Stellung angelegt werden. Die Zellen des Dermatogens treten deutlich hervor, diejenigen des Periblems und Pleroms dagegen sind nicht von einander zu unterscheiden, ihre Gestalt ist die eines Polyëders (Fig. 4).

Schon sehr früh treten an einzelnen Stellen im Plerom lebhafte Teilungen der Zellen ein, so dass man kurz unterhalb des Vegetationspunktes die Anlage der Prokambiumstränge unterscheiden kann (Fig. 4). Auf Längsschnitten durch den Vegetationspunkt konnte ich feststellen, dass diese Prokambiumstränge aus dem Blatthöcker in den Stamm treten, ein Beweis, dass die Gefässbündel, welche später daraus entstehen, Blattspurstränge sind. Figur 4 zeigt einen Teil des Vegetationspunktes mit zwei Prokambiumsträngen. Die Dermatogenzellen sind deutlich von den übrigen polyëdrischen Meristemzellen abgegrenzt. Bei genauerer Betrachtung der Prokambiumstränge ergibt sich, dass ihre Zellen im Querschnitt kleiner sind als die übrigen Urmeristemelemente und dass sie durch lebhafte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Teilungen der letzteren entstanden sind. Betrachten wir jetzt auch die Form des Vegetationspunktes, so finden wir, dass sie sich allmählich ändert, je mehr wir von oben nach unten die Untersuchung fortsetzen, und zwar deshalb, weil die Blatthöcker in den Vegetationspunkt übergehen. Fig. 2 zeigt, dass durch die Verschmelzung der vier Blatthöcker mit dem elliptischen Vegetationspunkt, dieselbe auch vier dementsprechende Höcker bekommen hat. Fig. 3, welche uns ein älteres Stadium vergegenwärtigt, zeigt, dass durch Verschmelzung der beiden letzten (bezw. die beiden ersten angelegten) Blätter, welche in Fig. 2 oben und unten noch gesondert waren, der Stamm eine Form bekommen hat, wie sie in Fig. 3 abgebildet ist. In diesem Querschnitt sehen wir die Prokambiumstränge in einer dem Umriss des Stammes parallel verlaufenden Linie angeordnet. Bei stärkerer Vergrösserung fällt sofort auf, dass die Prokambiumstränge nicht alle gleich gross sind, sondern dass kleinere mit grösseren abwechseln, es sind die grösseren die älteren, die kleineren die später angelegten.

An Längsschnitten ist es leicht festzustellen, wie die Zellen des Prokambiumstranges länger und schmäler sind als die übrigen Pleromzellen. Was die Anlage der Gefässe und Siebröhren betrifft, so findet diese schon ziemlich früh statt und zwar in einem Stadium, welches Fig. 5 wiedergibt. In den meisten Fällen konnte ich feststellen, dass die Siebröhren des äusseren Phloëms zuerst angelegt werden. Sie sind an ihrer glänzenden, etwas verdickten Membran sofort zu erkennen. Eigentümlich ist es, dass sie manchmal sehr weit nach aussen von den ersten Tracheen entfernt liegen, sie lassen auf diese Weise zwischen sich und den primären Gefässen viele Prokambiumelemente. Die Gefässe entstehen etwas später als die Siebröhren des äusseren Phloëms, sie liegen mehr an der Innenseite des Prokambiumstranges und lassen meist zwischen sich und dem Gewebe des Markes mehrere zarte Prokambiumzellen übrig; in diesen entstehen die Siebröhren des inneren Phloëms. Ich fand jedoch auch Fälle, wo zwischen den Ringgefässen und dem Mark höchstens nur eine Schicht von Prokambiumzellen übrig bleibt (Fig. 6). Was die Siebröhren des inneren Phloëms betrifft, so treten diese sehr früh am Vegetationspunkt auf, ja ich konnte feststellen, dass das äussere und das innere Phloëm schon vorhanden waren, während noch keine Gefässe existierten. Es ist hieraus ersichtlich, dass der innere Siebteil sehr früh angelegt wird, und zwar ist hierbei scharf zu betonen, dass die Siebröhren in demselben Prokambiumstrang entstehen wie die übrigen Elemente des Gefässbündels. Bei denjenigen Gefässbündeln, wo nur eine Schicht von Prokambiumzellen zwischen Gefässen und Mark übrig gelassen wird, entstehen die Siebröhren erst dann, wenn durch wiederholte Teilungen dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen das Gewebe zwischen Xylem und Mark mehrschichtig geworden ist. Weiter konnte ich feststellen, dass zur Bildung von Siebröhren nicht das ganze Gewebe benutzt wird, sondern dass zwischen den Gefässen und den Elementen des inneren Phloëms mindestens eine Schicht von Prokambiumzellen übrig bleibt.

Ein Kambium zwischen dem äusseren Phloëm und den primären Gefässen tritt früh auf (Fig. 7), manchmal schon, bevor die Siebelemente des inneren Phloëms gebildet werden. Von dem Bau der Gefässbündelelemente können wir uns nur an Längsschnitten ein klares Bild verschaffen. Die Siebröhren des äusseren und des inneren Phloëms stimmen genau miteinander überein, sie sind sehr eng, ihre Siebplatten im Anfang sehr nahe aneinander und hell aufleuchtend, ebenso sind die Längswände an ihrem Glanz sofort zu erkennen. Die primären Gefässe sind ebenfalls sehr eng und ihre Ringverdickungen infolge der lebhaften Streckung oft weit auseinander gerückt.

Über die Gesamtentwicklung des Gefässbündels ist folgendes hervorzuheben: Hand in Hand mit der Bildung der Gefässe geht auch eine regelmässige Vermehrung der Siebelemente sowohl des äusseren als des inneren Phloëms vor sich, es ist also sowohl im Bau als in der Entwicklung gar kein Unterschied zwischen dem äusseren und inneren Phloëm. Die Entwicklung der Phloëmelemente schreitet in den beiden Siebteilen zentripetal fort, d. h. die ältesten Elemente liegen der Peripherie des Gefässbündels am nächsten.

Fig. 8 zeigt uns einen Querschnitt des Gefässbündels in einem etwas älteren Stadium, es sind schon acht Gefässe vorhanden, im äusseren Phloëm fünf Siebröhren und sieben im Innern. Das Kambium ist in lebhafter Teilung begriffen und hat ungefähr drei bis fünf Zellen gebildet. Die Gefässe haben Ring und Spiralverdickung, die Anlagen der grösseren Tracheen sind an drei grossen, noch zartwandigen Zellen, welche nahe am Kambium liegen, kenntlich.

Fig. 9 zeigt uns ein noch älteres Stadium.

Habe ich bis jetzt die Entwicklungsgeschichte des Gefässbündels vom Vegetationspunkt an verfolgt, so möchte ich noch zurückkommen auf den Bau der fertigen Bündel in den älteren Teilen des Stammes und zwar, weil ich zufälligerweise ein Präparat zu Gesicht bekam, wo zwischen dem Xylem und dem inneren Phloëm ein wohlausgebildetes Kambium entwickelt war. Dieses Kambium tritt in dem zartwandigen Gewebe auf, welches das innere Phloëm und Xylem zwischen sich übrig lässt, und zwar in der Weise, dass das Xylem und dieses Kambium immer durch einige Zelllagen von einander getrennt bleiben. In Fig. 10 habe ich solch ein Bündel teilweise wiederzugeben versucht. Wir sehen, dass das innere Phloëm das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Xylem halbmondförmig umfasst. Das innere Kambium besteht aus ungefähr fünf bis sieben Zellen, welche deutlich in Reihen angeordnet sind. Auf dieses Kambium folgt nach der Peripherie des Stammes hin ein zartwandiges Gewebe, welches aus kleineren Zellen besteht, es folgen dann die primären Gefässe. Ein Längsschnitt durch dieses Gefässbündel zeigt auf das deutlichste, dass wir es hier mit einem echten Kambium zu tun haben, wir sehen deutlich, wie auch auf dem Längsschnitt die Zellen dieses Kambiums hintereinander liegen (Fig. 11).

Was jetzt die Entwicklungsgeschichte dieses inneren Kambiums anbelangt, so ist diese nicht schwer zu verstehen. In der Beschreibung des Gefässbündels am Vegetationspunkt habe ich schon hervorgehoben, dass die ersten Siebröhren des inneren Phloëms am meisten nach dem Marke hin gebildet werden, also auf der Grenze von dem Prokambiumstrang und des Marks. Es bleibt auf diese Weise immer Prokambialgewebe zwischen Xylem und innerem Phloëm übrig. Es sind dies Zellen, welche später wieder teilungsfähig werden und eine Art von Folgemeristem bilden. Wir reden hier lieber von einem Kambium, weil dieses Gewebe ebenso wie das andere (äussere) Kambium zwischen Xylem und Phloëm liegt und neue Phloëmelemente zu bilden imstande ist.

Über das Vorkommen dieses Kambiums lässt sich nichts bestimmtes sagen, ich fand es sowohl in jungen als in älteren Stämmen. Solch ein inneres Kambium, welches ich hier beobachtete, wurde von BARANETZKY schon bei *Campanula pyramidalis*, *C. pendula*, *C. simplex*, *C. collina* u. a. gesehen. Weiter fand er, dass die exotischen Cucurbitaceen, so z. B. *Cucurbita perennis*, *Bryonia abyssinica*, *Rhynchocarpa dissecta* und *Zehneria* (*Pilogyne*) *suavis* imstande waren, durch ein zweites Kambium, welches sich zwischen Xylem und innerem Phloëm befindet, noch ein neues Xylem zu bilden. Er sagt in dieser Beziehung:

„Il semble que, dans les tiges vivaces des Cucurbitacées, les faisceaux intérieurs de phloème sont toujours pourvus sur leur côté extérieur de cambium, qui, cependant, dans les cas ordinaires, ne dépose que du phloème secondaire. Mais, comme je viens de le dire, il arrive assez souvent que dans quelques faisceaux se forme aussi du bois secondaire, dont la structure est alors la même que dans les faisceaux normaux, excepté la présence des vaisseaux primaires.“

Eine Erscheinung, welche vielleicht mit diesen Beobachtungen BARANETZKY's im Zusammenhang steht, möchte ich hier kurz erwähnen. In einem Präparat, welches ein Gefässbündel und sein inneres Kambium deutlich erkennen liess, fand ich an der Seite des Phloëms, dort wo die grössten Tüpfelgefässe liegen, zwei kleine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Xylemelemente. Ein so plötzlicher Übergang dieser kleinen Xylemelemente zu den grössten getüpfelten war so auffallend, dass ich geneigt war, anzunehmen, diese Elemente gehören nicht zum normalen Xylem. Auch scheint es, als ob sie vom zweiten Kambium gebildet worden sind, sie liegen gerade vor einer Reihe von Kambiumzellen. Es liegt hier nahe anzunehmen, dass diese beiden Xylemelemente tatsächlich vom zweiten Kambium gebildet worden sind, und hätten wir hier denselben Fall, welchen BARANETZKY bei den andern Cucurbitaceen beobachtete.

Ich untersuchte noch viele andere Stellen, fand aber diese Erscheinung nicht wieder; es ist jener Fall allem Anschein nach ein sehr seltener.

Überblicken wir jetzt kurz die Resultate dieser Untersuchungen, so haben wir gefunden, dass die Anlage der Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* wesentlich eine rein bikollaterale ist.

Das zweite Phloëm wird sehr früh im selben Prokambiumstrang angelegt als die anderen Elemente des Gefässbündels und ist in keiner Weise vom äusseren Phloëm verschieden. Schliesslich kommt es hier nur auf die Bezeichnung an, ob man solch ein Gefässbündel betrachtet als zwei nebeneinander liegende Bündel, wovon das zweite nur Phloëm entwickelt hat, oder ob man dieses Gefässbündel bikollateral nennt; die Natur des Bündels wird dadurch nicht geändert. Ich sehe nicht ein, weshalb man hier nicht von bikollateral reden soll, hierdurch wird mehr der einheitliche Charakter des Fibrovasalstranges zum Ausdruck gebracht. Die Entwicklungsgeschichte zeigte, dass das zweite Phloëm zum normalen Bündel gehört.

Was die älteren Bündel betrifft, so würde man geneigt sein, durch das Auftreten eines inneren Kambiums das innere Phloëm als ein unvollständiges zweites Gefässbündel zu betrachten. Dieses letztere würde dann zeitweise durch ein eigenes Kambium sich vergrössern können. Auch das Auftreten von Holzelementen, welche höchstwahrscheinlich vom zweiten Kambium gebildet sind, würde für diese Auffassung sprechen. Es ist möglich, dass dieses wirklich der Fall ist bei andern Pflanzen; die schönen Untersuchungen BARANETZKY's sprechen dafür.

Es wurde aber hier oben schon betont, dass das Auftreten von Xylemelementen am zweiten Phloëm ein sehr seltener Fall ist, es konnte deshalb auch nicht untersucht werden, wie diese Holzelemente entstanden sind. Diese Tatsachen beweisen genügend, dass man die bikollateralen Gefässbündel von *Cucurbita Pepo* noch nicht als zwei nebeneinander liegende Fibrovasalstränge auffassen darf. Was das innere Kambium betrifft, so ist durch das Auftreten dieses der einheitliche Charakter des Bündels noch nicht im geringsten widerlegt; können wir doch sehr gut annehmen, dass die Fibrovasalstränge von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Cucurbita Pepo manchmal imstande sind, an ihrer Innenseite zwischen Xylem und innerem Phloëm ein normales Kambium zu bilden, welches neue Phloëmelemente nach der Innenseite des Stammes hin abgibt. Auch Holzelemente würde dieses Kambium zu erzeugen imstande sein, aber dies kommt nur äusserst selten vor.

Es fragt sich nun, was man als massgebend betrachten will für die bikollaterale, einheitliche Natur des Bündels, die Entwicklungsgeschichte oder das fertige Bündel. Nur die Entwicklungsgeschichte kann nach meiner Ansicht einen zwingenden Beweis liefern; somit haben wir es bei *Cucurbita Pepo* mit Gefässbündeln zu tun, welche rein bikollateral angelegt werden, wo das zweite Phloëm ohne Zweifel zum normalen Bündel gehört.

Was die späteren Veränderungen innerhalb des Bündels betrifft, so wird durch dieselben nicht im geringsten die Einheit des Bündels gestört.

Stuttgart, Botanisches Institut der königl. techn. Hochschule.

Erklärung der Abbildungen.

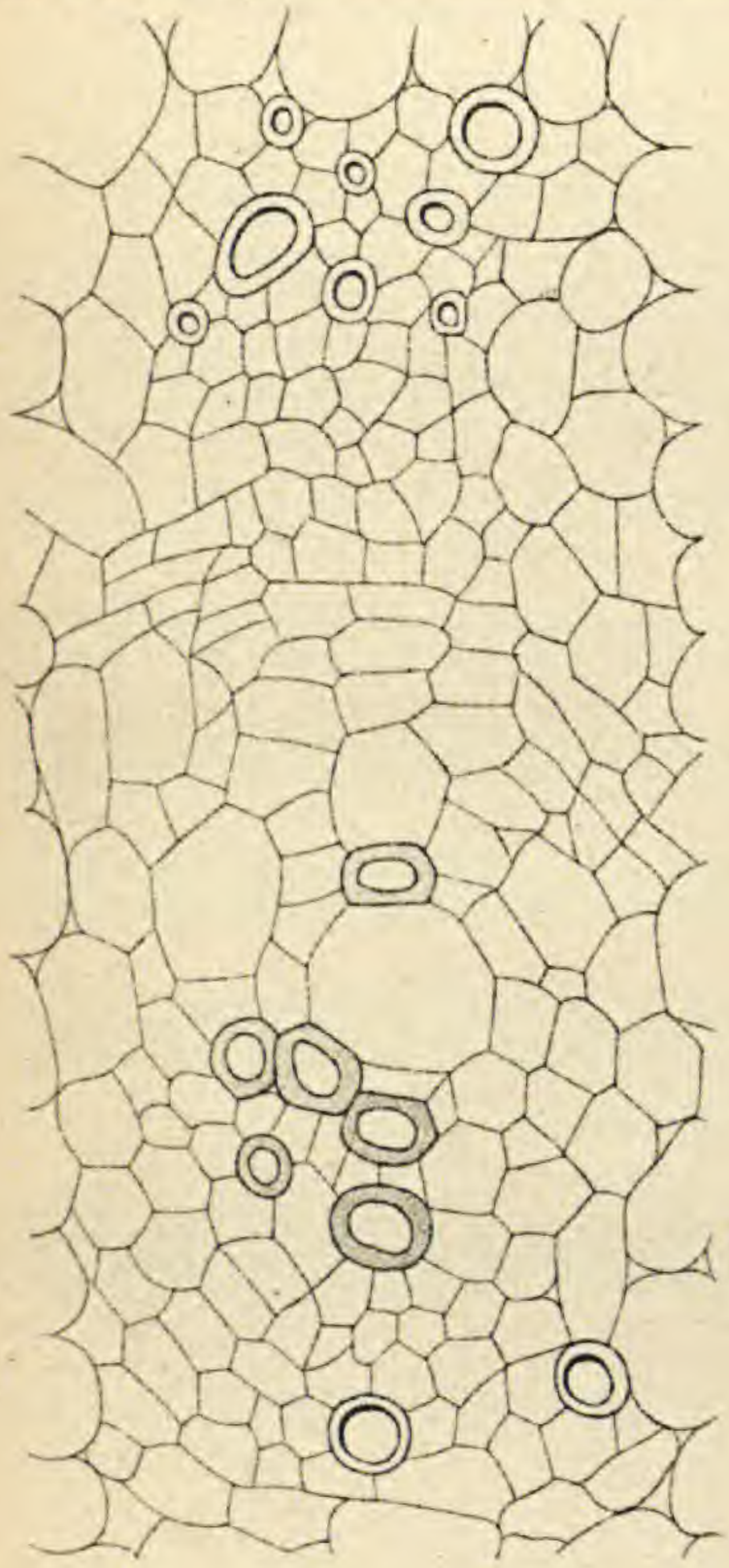
Tafel XVII.

Fig. 1, 2 und 3. Vegetationspunkt von *Cucurbita Pepo* im Querschnitt. Verschiedene Stadien.
„ 7. Querschnitt des Gefässbündels.
„ 8. Desgleichen.
„ 10. Desgleichen das innere Kambium zeigend.

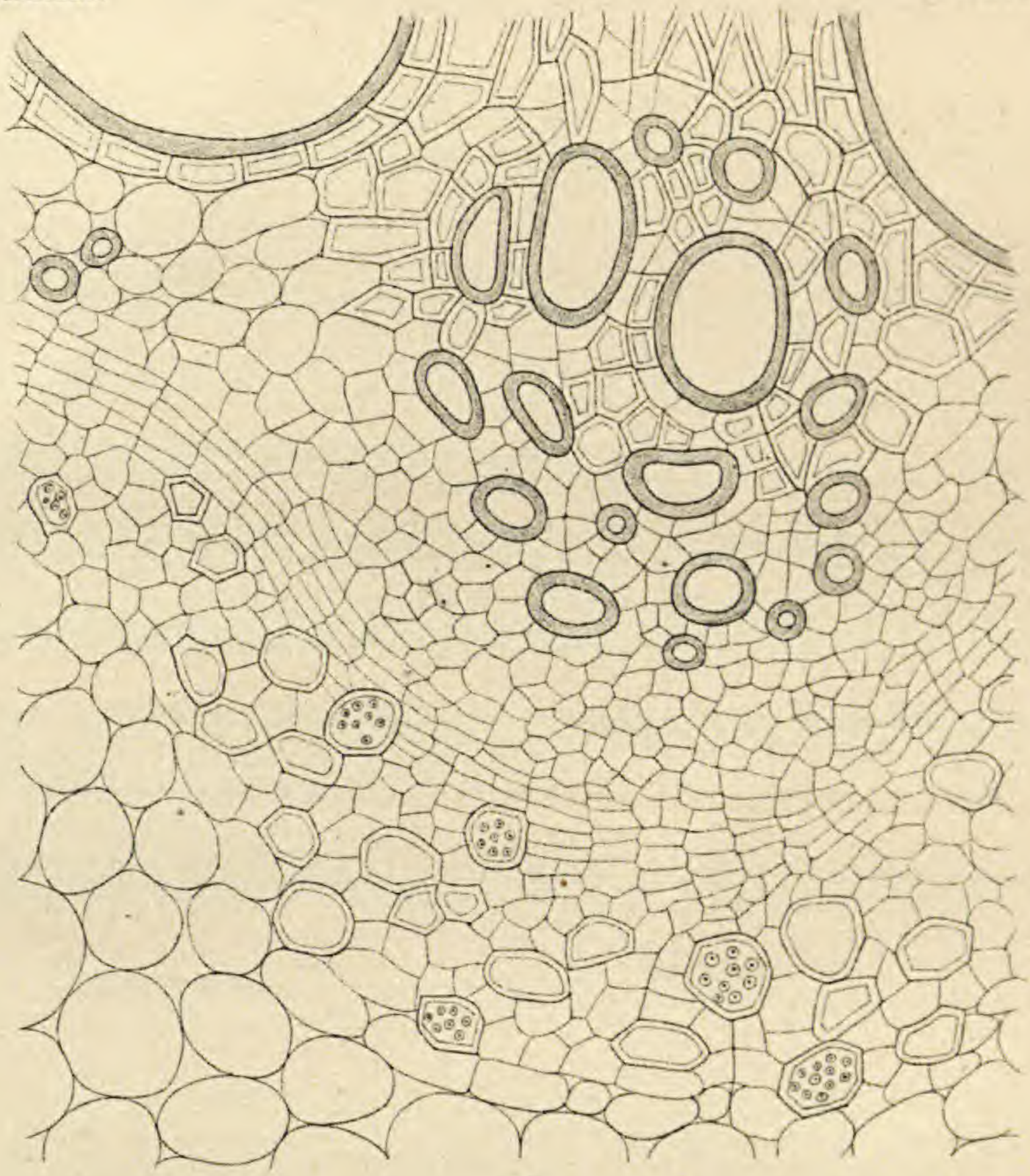
Tafel XVIII.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes des Vegetationspunktes mit zwei Prokambiumsträngen.
„ 5. Querschnitt eines Gefässbündels.
„ 6. Desgleichen.
„ 9. Der innere Teil des Gefässbündels im Querschnitt dargestellt.
„ 11. Längsschnitt eines ausgewachsenen Gefässbündels.

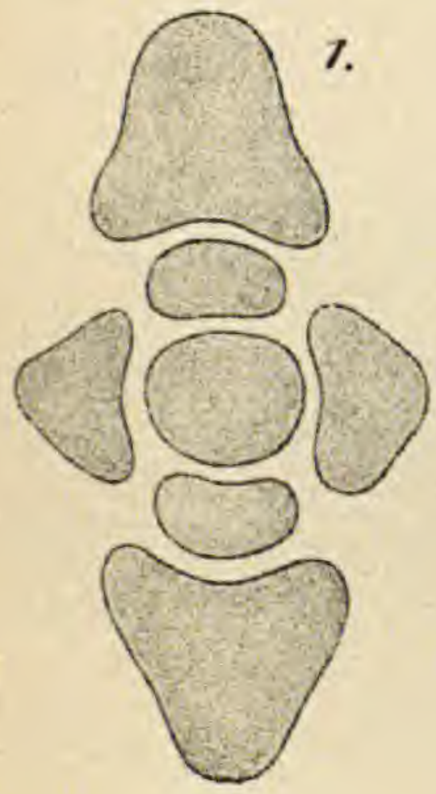
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



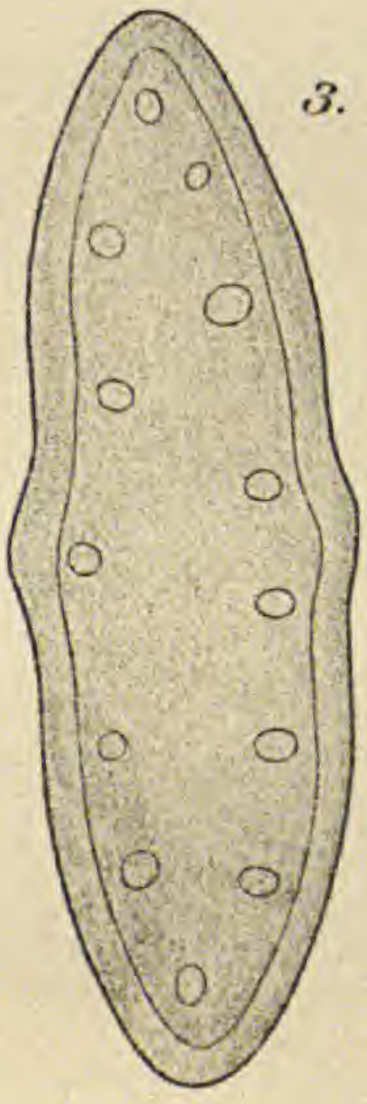
7.



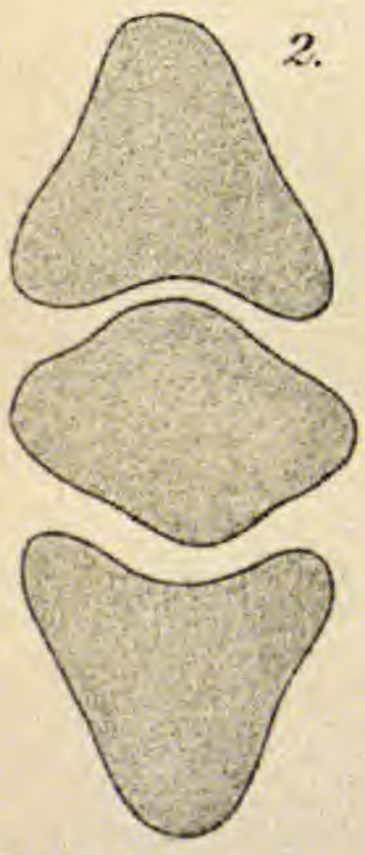
10.



1.

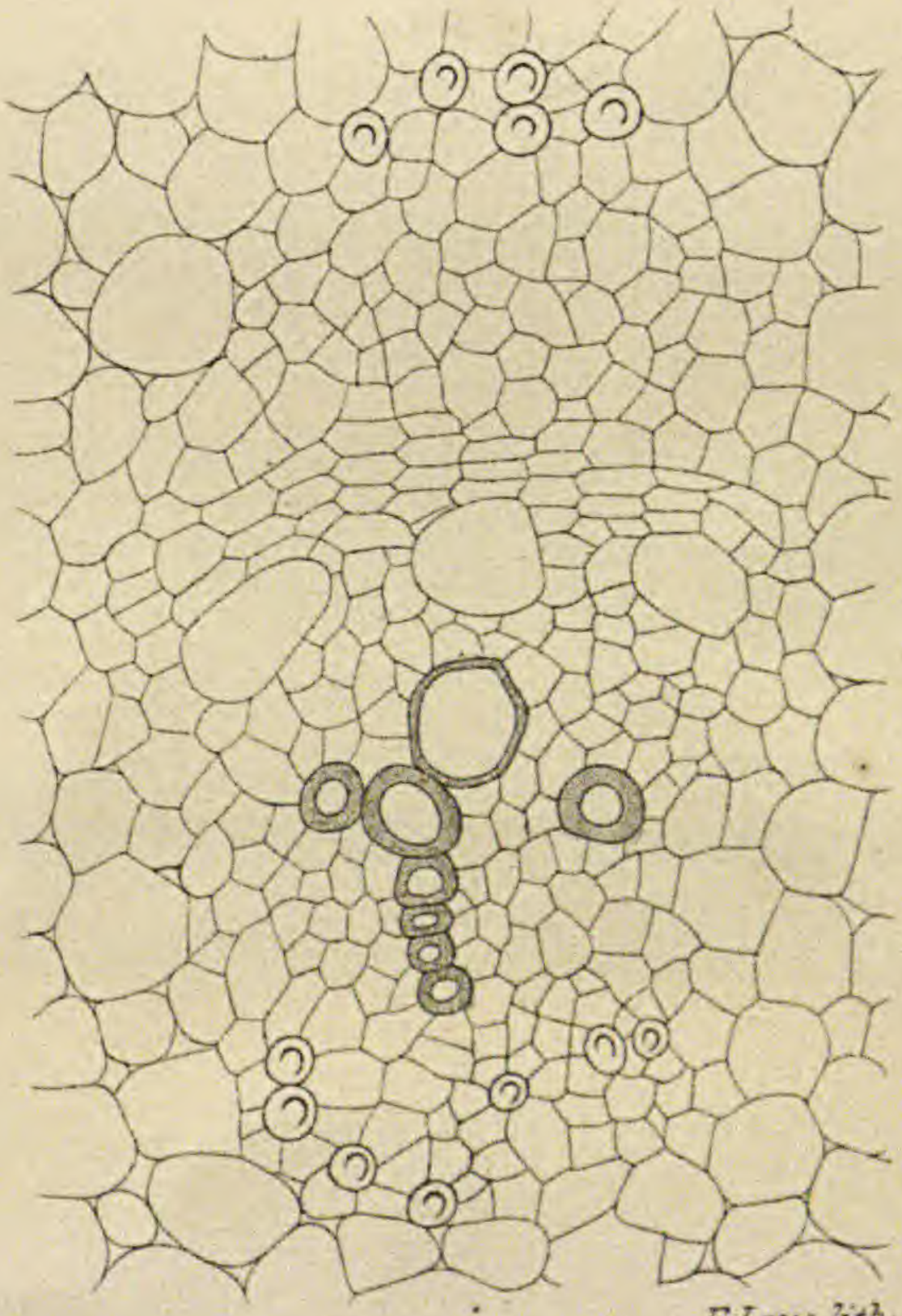


3.



2.

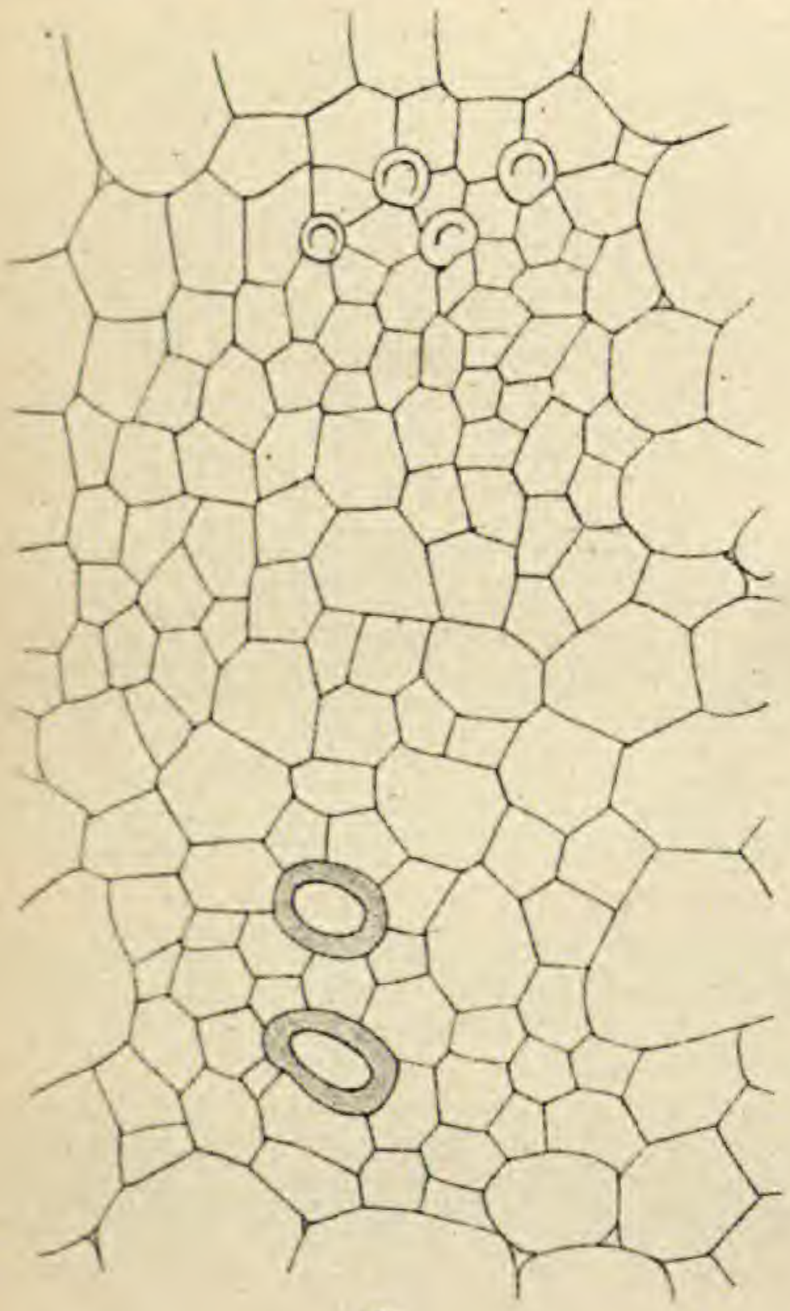
8.



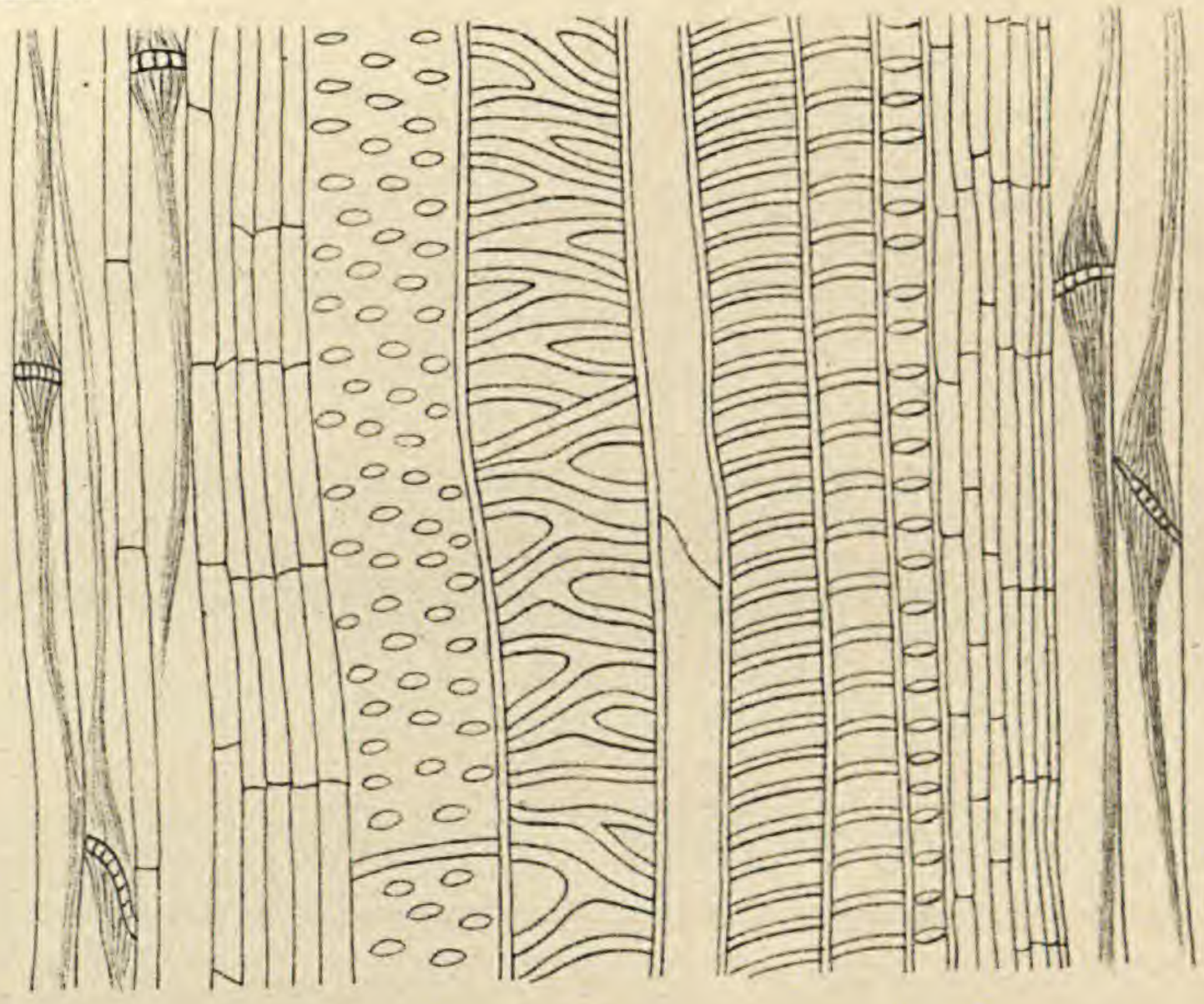
F. C. v. Faber gez.

E. Laue lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

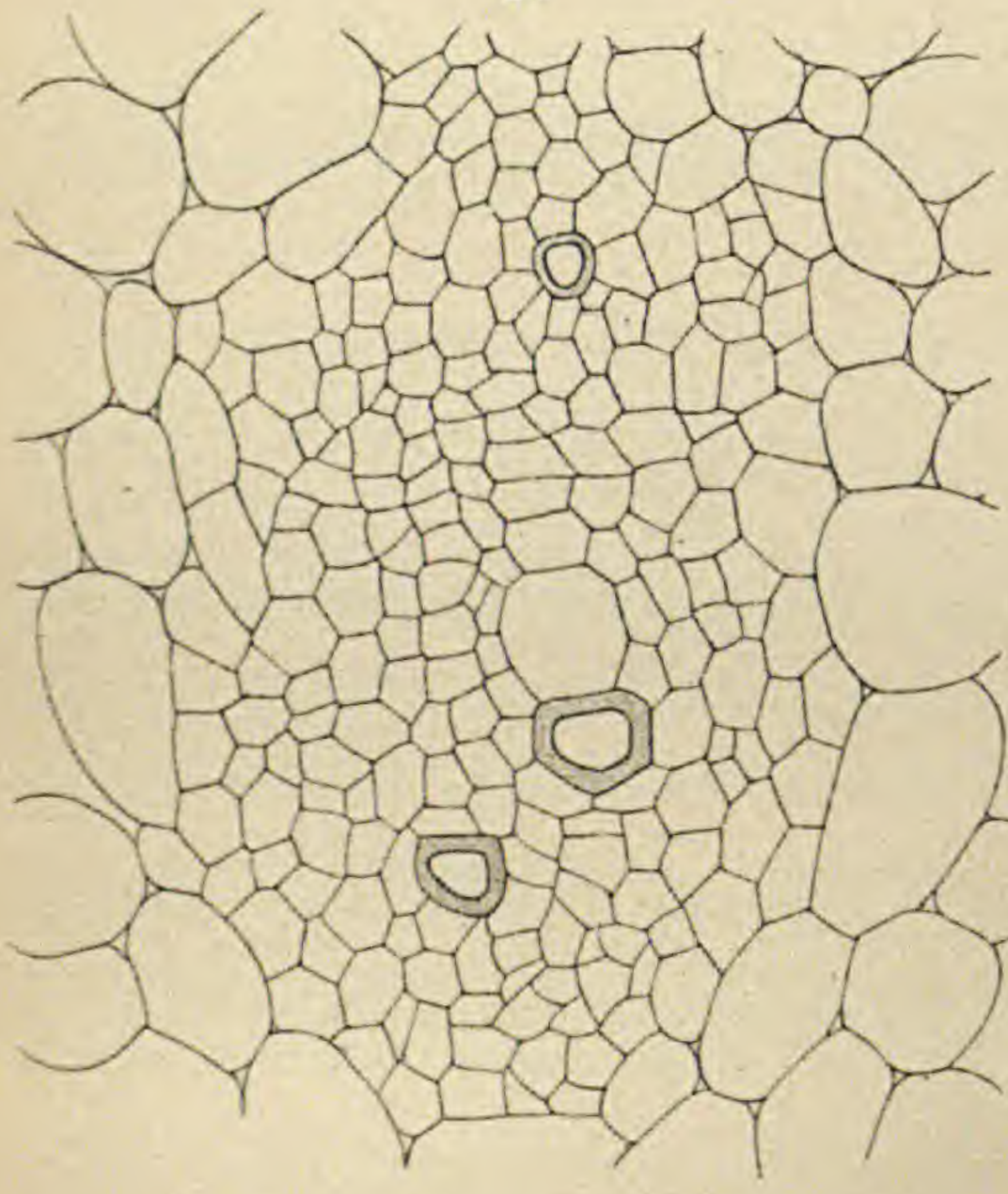


6.

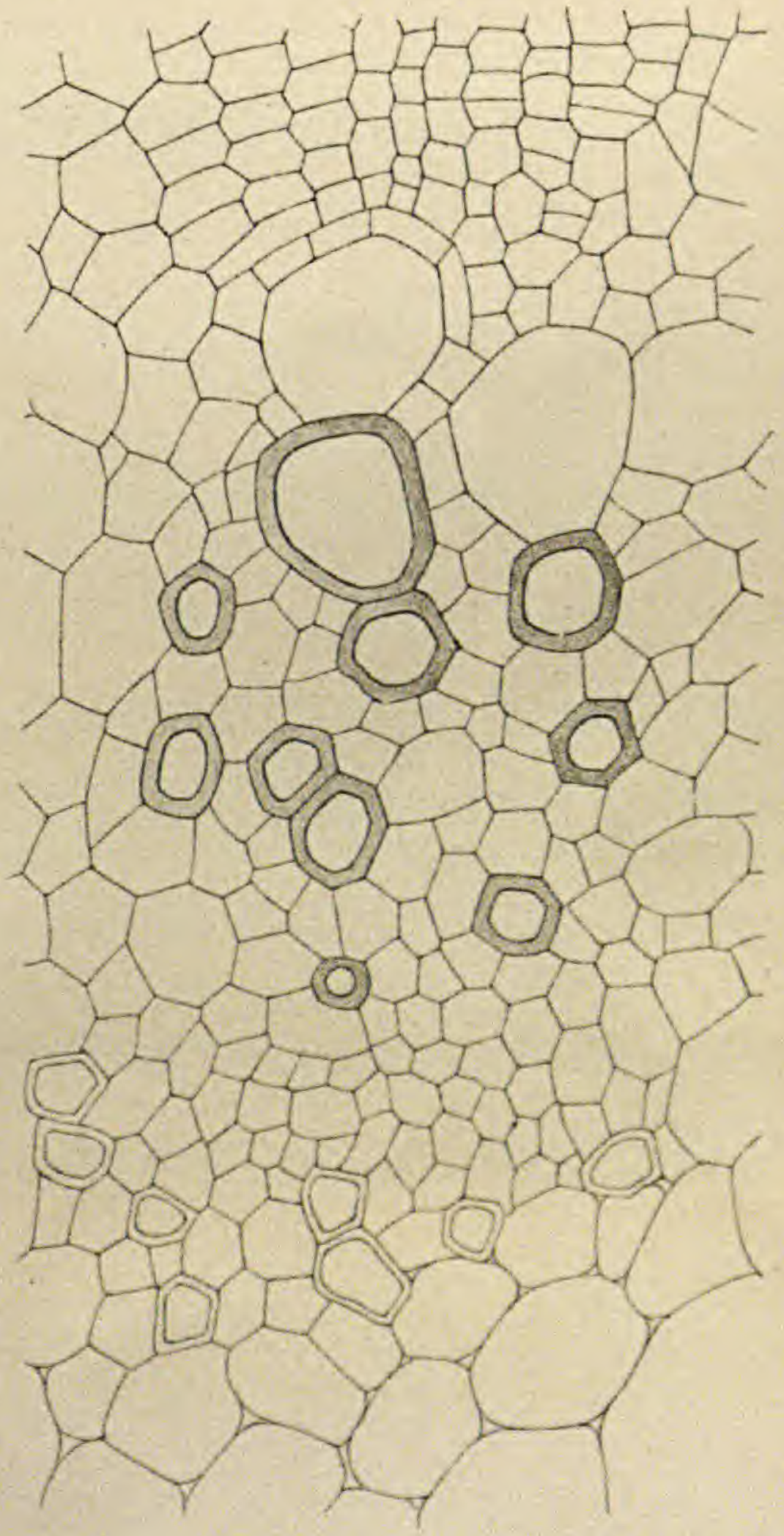


11.

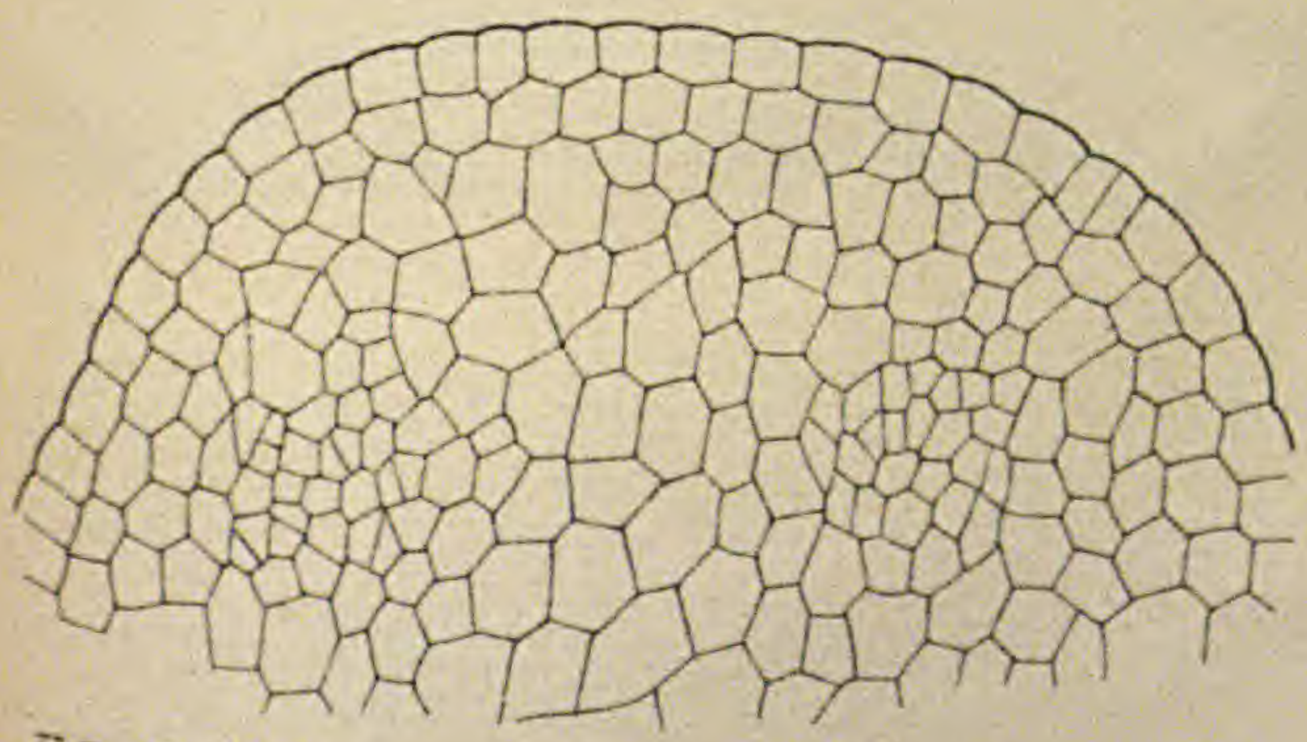
5.



9.



4.



F. C. v. Faber gez.

E. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Faber von Friedrich Carl

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefässbündel von Cucurbita Pepo 296-303