

Beobachtungen über das Dickenwachsthum der Coniferen.

Von

Karl Mischke.

I.

Das Dickenwachsthum der Bäume geht von einem zwischen Holz und Rinde gelegenen dünnwandigen Gewebe, dem Cambium, aus. Das Cambium bildet einen den Holzkörper umgebenden und von Phloëm eingeschlossenen Cylindermantel und setzt sich aus langgestreckten zarten Zellen zusammen, deren Querschnitte rechteckige Formen zeigen. Wir werden uns also vor der Hand die Cambiumzellen in prismatischer Form — mit der grössten Ausdehnung in der Vertikalen — vorzustellen haben; das Genauere über ihre Form und ihre Begrenzung soll uns späterhin beschäftigen.

Die günstigsten Objecte für Untersuchungen über Dickenwachsthum und Jahrringbildung geben die Coniferen. Es ist nicht allein die Einfachheit der Elemente und die daraus folgende ungestörte radiale Anordnung derselben, welche ihre Brauchbarkeit für solche Zwecke bedingt, sondern auch die technische Möglichkeit, leicht zusammenhängende Stammstücke zu bekommen. Ich habe mich daher bei den nachfolgenden Untersuchungen auf die *Coniferen* beschränkt und vor Allem das klassische Object für derartige Zwecke, unsere gemeine Kiefer, *Pinus silvestris*, in's Auge gefasst. Andere Nadelhölzer wurden hier und da zur Vergleichung herangezogen.

Wir wissen seit Sanio*), dass für jede der Radialreihen, die sich bekanntlich vom Xylem durch das Cambium hindurch in die Rinde fortsetzen, nur eine Cambium-Initiale oder Mutterzelle vorhanden ist, durch deren fortgesetzte Theilung der Zuwachs erfolgt. Diese Initiale ist demnach als die eigentliche Cambiumzelle anzusehen, und wenn sie sich auch nur in den seltensten Fällen von den sie umgebenden Zellen — jungen Phloëm- und Xylemelementen — unterscheiden lässt, so haben wir doch in der Vorstellung den Cylindermantel, den das Cambium bildet, als ein nur einschichtiges Gewebe aufzufassen, gebildet von den einzelnen Initialen.

Durch tangentielle**) Theilungen dieser Cambiumzellen vermehren sich die Zellen der Radialreihen und es entstehen neue Zellen, die sich nach aussen der Rinde, nach innen dem Holze angliedern.

*) Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. IX.)

**) Ich nenne hier im Anschluss an die ältere Litteratur eine Theilung „tangential“, wenn die Theilwand tangential verläuft. Da die Theilung eine radiale Richtung hat, d. h. die sich trennenden Zellkern- und Plasmapartien in radialer Richtung auseinander treten, so sollte man hier eigentlich von radialer Theilung sprechen.

Diese Verhältnisse grundlegend behandelt zu haben, ist das Verdienst Sanio's. Er hat uns die Kriterien kennen gelehrt, nach welchen die jüngeren Theilungswände von den älteren zu unterscheiden sind, und nach denen wir also der Reihenfolge der Vorgänge in der Cambiumregion auf die Spur kommen. Es ist vor Allem die Verschiedenheit in der Grösse des Lumens, die Dicke der Zellwände und die Beschaffenheit der Ansatzstellen derselben, worauf zu achten ist. Engeres Lumen und dünnere Scheidewände deuten auf jüngere Theilung, als schon radial gestreckte Ausdehnung und dickere Wände; diejenigen tangentialen Wände, die sich in abgerundetem Winkel an die radialen ansetzen, sind als ältere anzusprechen, denen gegenüber, welche scharf rechtwinkelig ansetzen. Durch geschickte Benutzung dieser und einiger anderer Kennzeichen hat Sanio seine schönen Erfolge erzielt und weiteren Untersuchungen die Wege gebahnt.

Das Sanio'sche Theilungsgesetz lautet folgendermassen: „Von den beiden durch tangentialen Theilung der Cambiummutterzellen entstandenen Tochterzellen verbleibt entweder die obere als Cambiummutterzelle, während die untere, sich noch einmal tangential theilend, als Zwilling zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal theilt und als Zwilling zum Baste übertritt. Indem beide Fälle mit einander abwechseln, entstehen nach aussen Zellzwillinge für den Bast, nach innen für das Holz.“ Mit anderen Worten könnte man diese Regel so ausdrücken: „Die Initiale gibt nach aussen und innen Zellen ab, die sich noch einmal theilen, Die so entstehenden Xylem- und Phloënzwinglinge differenziren sich späterhin zu Tracheiden, bezw. Siebröhren und Phloëmparenchym.“

Sanio selbst führt einige Ausnahmen von dieser starren Regel an. „Es geschieht nicht selten, dass sich von den beiden Tochterzellen, welche entweder zum Holze oder Baste als Zwilling übertreten, eine noch einmal theilt; beim Holze ist es stets die äussere, beim Baste dagegen ist es meist die innere“ — d. h. die der Cambium-Initiale näherliegenden Zellen behalten ihre Theilungsfähigkeit länger als die entfernteren. „Endlich ist es nicht zweifelhaft, dass sich die zum Holze oder Baste übergehende Tochterzelle zweimal in vier Tochterzellen theilen kann.“ Wie sich aus der darauffolgenden Auseinandersetzung ergibt, ist der Sinn dieser Ausdrucksweise der, dass durch zweimalige Theilung der abgeschiedenen Holz- oder Phloënzellen vier Tochterzellen entstehen. Für alle diese Erweiterungen des Grundgesetzes der Theilung hat Sanio vereinzelte Beispiele gesehen und abgebildet. Im Anschluss an diese Beobachtungen spricht er die Vermuthung aus, dass bei sehr schwacher Entwicklung der Jahrringe die zweimalige, ja vielleicht auch die einmalige Theilung der zu Dauerzellen bestimmten Tochterzellen des Cambiums ausbleiben mag; „doch fehlen darüber noch Erfahrungen“.

Es ergibt sich hieraus, dass Sanio einer Erweiterung seines Theilungsgesetzes nicht abgeneigt war, und er hat es wohl nur deshalb unterlassen, dieselbe auszusprechen, weil ihm nicht das geeignete Material zu Gebote stand.

Es gelang mir, Material von einer Kiefer zu bekommen, deren Jahreszuwachs sich weit über das gewöhnliche Maass erhob. Während bei den meisten Kiefern die Anzahl der Tracheiden, welche eine Radialreihe des Jahrrings im Stamm bilden, zwischen den Grenzen 18 und 24 schwankte und sich nur in einem Falle auf 40 belief, zählte die Radialreihe des Jahrringes der in Rede stehenden Kiefer mehr als 120 Tracheiden, also das Drei- bis Sechsfache. Die Beobachtung des Dickenwachstums dieses Exemplares bot die erwünschte Gelegenheit, der Frage nach dem Theilungsgesetze näherzutreten.

Es zeigte sich, entsprechend dem intensiveren Wachstum des Jahrringes, auch eine schnellere Aufeinanderfolge der Theilungen, sowie eine grössere Theilungsfähigkeit der einzelnen Zellen.

Betrachten wir zunächst Fig. 1, welche einen Querschnitt durch die Cambi umgegend der in Rede stehenden Kiefer am Anfang der Entwicklung (3. Mai) darstellt.

Wir haben dort zwei Radialreihen AA und BB. Die zwischen diesen Reihen sichtbaren kleinen Zelllumina, a—g auf der Xylem- und m n auf der Phloëmseite, sind als hineingewachsene Spitzen einer höher oder tiefer liegenden Reihe aufzufassen; sie deuten also auf nachträgliches Wachstum hin und beweisen uns, dass sie sowohl wie die benachbarten Zellen der beiden Hauptreihen schon in Differenzirung begriffen sind. Die eigentliche Cambiumzone muss zwischen diesen Grenzen liegen. Wenn wir die Zellen der Reihe AA nach den von Sanio auf gestellten und vorher kurz erwähnten Prinzipien betrachten, so sehen wir sofort, dass die Zellwände zwischen 3 u. 4, 6 u. 7, 10 u. 11, 14 u. 15, 18 u. 19 älter sind als alle übrigen. Wir haben hier die Zellcomplexe (4—6), (7—10), (11—14), (15—18) vor uns, welche früher je eine Zelle gebildet haben. Die zwischen diesen älteren Wänden liegenden entspringen späteren Theilungen, und zwar ist sofort zu sehen, dass z. B. in dem Complex (4—6) die Wand zwischen 4 und 5 wieder älter ist als die zwischen 5 und 6. Die ursprünglich eine Zelle (4 u. 5 u. 6) ist also zuerst

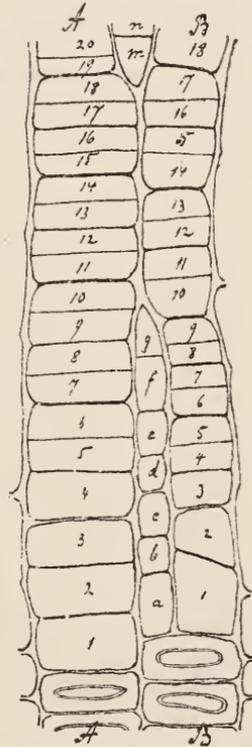


Fig. 1. *Pinus silvestris*, Exemplar mit starker Jahrringbildung. Querschnitt durch die Cambiumregion. Unten die letzten Herbsttracheiden des vorjährigen Ringes, oben junge Phloënzellen. Vergrößerung 300.

in die beiden Zellen 4 und (5 u. 6) und dann die letztere weiter in 5 und 6 zerlegt worden. Ebenso ergibt sich, dass die Zelle (7 u. 8 u. 9 u. 10) zuerst in die Zellen (7 u. 8) und (9 u. 10) zerfallen ist, ehe diese sich weiter theilten. Dasselbe gilt auch von den Zellcomplexen (11 bis 14) und (15 bis 18) der Reihe AA, sowie von den entsprechenden der Reihe BB, die nach dem Vorhergehenden leicht aufzufinden sein dürften. Auch die hineinragenden Spitzen zeigen, dass (d u. e u. f u. g) früher zusammengehört haben, wenn auch hier die Verhältnisse in Folge des secundären Wachstums mehr verwischt sind. Die Zellen A 1 bis 3 und B 1 u. 2, sowie a, b, c sind hier ausser Acht zu lassen, da ihre Wände schon zu alt und daher mehr gleichmässig sind, als dass sich mit Sicherheit eine Reihenfolge der Theilungen feststellen liesse; es liegt sogar die Möglichkeit vor, dass dieselben noch vorjährigen Theilungen ihr Dasein verdanken.

Wir haben uns schon vorher über die Lage der Initiale einigermaassen orientirt. Es ist klar, dass dieselbe in der Reihe AA entweder in dem Complexe (11—14) oder (15—18) zu suchen ist; im letzteren Falle können nur die Zellen 15 und 16 in Betracht kommen und 17 und 18 müssten schon als Phloëglieder betrachtet werden, von denen vielleicht eine nochmalige Theilung zu erwarten ist. Wie dem auch sei, jedenfalls ist die Reihenfolge der Zelltheilungen die folgende: Die Zellen von 4 bis 18 haben in einem Stadium eine Zelle gebildet, die damalige Initiale. Diese hat auf der Holzseite zuerst die Zelle (4 u. 5 u. 6), darauf (7 u. 8 u. 9 u. 10) abgegeben. Die Zelle (4 u. 5 u. 6) ist zuerst in 4 und (5 u. 6) zerfallen. Da wir uns im Anfange der Entwicklung des Jahresringes befinden, wo das Wachsthum noch ein schwächeres war, so ist die nochmalige Theilung der Zelle 4 unterblieben, während (5 u. 6), diejenige, die der Initiale näher lag, sich noch einmal getheilt hat. Die Zelle (7 u. 8 u. 9 u. 10) hat zuerst die beiden Tochterzellen (7 u. 8) und (9 u. 10) gebildet, die sich darauf noch einmal getheilt haben.

Wenn sich nachweisen liesse, dass die Theilwand zwischen 6 und 7 jünger wäre als die zwischen 3 und 4 und die zwischen 10 und 11, so müsste man sogar annehmen, dass der ganze Complex (4—10) zuerst als eine Zelle von der Initiale gebildet worden und erst durch secundäre Theilung in die Zellen (4—6) und (7—10) u. s. w. zerfallen wäre. Indessen ist dieser Nachweis nicht zu führen, weil die Wände in Folge ihres Alters schon zu gleichmässig sind, und da wir uns im Anfange der Jahresperiode befinden, ist eine solche Intensität des Wachstums an dieser Stelle auch nicht anzunehmen.

In der Reihe BB sind die Verhältnisse, abgesehen von der Bezifferung, genau dieselben. Auch hier haben sich die von der Cambiummutterzelle abgeschiedenen Xylemzellen (3 u. 4 u. 5), (6 u. 7 u. 8 u. 9) und, wenn (14 u. 15) die Initiale ist, auch (10—13) durch zweimalige successive Theilung in 4 Tochterzellen getheilt, welche nunmehr ihrer Differenzirung zu Tracheiden ent-

gegengehen. Bei Zelle 3 ist die zweite Theilung auch hier unterblieben.

Bei der Betrachtung der zum Phloëm abgeschiedenen Zellen ergeben sich ähnliche Bilder und daher dieselbe Reihenfolge der Zelltheilungen in den einzelnen Complexen.

Es zeigt sich also, dass unter günstigen Bedingungen, bei reicher Entwicklung des Jahrringes, das Sanio'sche Grundgesetz überschritten wird. Wir haben hier als Regel eine zweimalige Theilung der von der Cambium-Initiale abgeschiedenen Xylem- oder Phloënzelle, während bei Sanio die einmalige Theilung als die Regel erscheint. Es fragt sich nun, wo die Regel und wo die Ausnahme zu suchen ist. Die zweimalige Theilung findet nur unter günstigen Bedingungen, auf gutem Boden und bei ausreichender Feuchtigkeit statt. Diese Bedingungen werden den meisten Kiefern der norddeutschen Tiefebene nicht gewährt. Die Kiefer findet sich zumeist auf trockenem Sandboden, unter Verhältnissen, die ihr Gedeihen nicht gerade unmöglich machen, aber doch auch nicht sehr befördern. Sie ist ein Baum, der noch da vorlieb nimmt, wo andere Bäume nicht mehr wachsen oder wenigstens keine lohnende Cultur bieten würden. Unter diesen Umständen gelangt sie nicht dazu, die zweite Zelltheilung auszuführen, und unsere gewöhnlichen Heidekiefern zeigen daher stets nur die einmalige Theilung in zwei Tochterzellen, ganz wie es Sanio beschrieben hat. Will man nun die Regel aus der Mehrzahl der vorkommenden Fälle ziehen, so ist das Sanio'sche Gesetz die Regel und alle anderen Fälle nur Ausnahmen. Erwägt man aber, dass die Fälle, unter denen der Baum zu seiner günstigsten Entwicklung gelangt, die maassgebenden sein müssen und als die eigentlich normalen zu betrachten sind, und dass unsere gewöhnlichen Heidekiefern sich in Verhältnissen befinden, die man nicht gerade als sehr günstig, also gewissermaassen abnorm bezeichnen muss — so wird man nicht umhin können, die zweimalige Theilung als die Regel, und die einmalige als einen Specialfall derselben zu betrachten, der in ungünstigeren Fällen eintritt. Dass dieser Specialfall numerisch der häufigste ist, thut nichts zur Sache.

Die schon oben angeregte Vermuthung, dass unter Umständen auch eine dreimalige Theilung eintreten könne, findet keine Bestätigung. Auch spätere Wachstumsstadien zeigen keine anderen Bilder. Es ist mir niemals gelungen, mit Sicherheit einen zusammengehörigen Zellecomplex von mehr als vier Zellen zu finden, die aus einer zum Xylem oder Phloëm abgegebenen Zelle entstanden wären. Wo mehr als vier Zellen zusammengehörten, da zeigte sich jedesmal, dass die eigentliche Cambiumregion mit Einschluss der Initiale vorlag.

(Fortsetzung folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Mischke Karl

Artikel/Article: [Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen.
39-43](#)