

## II.

# Ueber Dickenwachsthum cylindrischer Organe.<sup>1)</sup>

Von

Dr. Emil Detlefsen.

Hierzu Tafel I und II.

Die Aufgabe, die zu bearbeiten ich mir vorgenommen habe, ist, allgemein zu untersuchen, welcher Zusammenhang zwischen der Vertheilung des Querwachsthums in den verschiedenen concentrischen Schichten eines cylindrischen Organes und der Form und Anordnung der Zellen desselben auf dem Querschnitt besteht. In einem speciellen Falle, die Anordnung der aus dem Cambium hervorgehenden Zellen betreffend, ist dieser Gegenstand schon von Nägeli<sup>2)</sup> behandelt worden. Für seine Zwecke genigte es, die Vergrößerung des ganzen Radius des Cambiums als gegeben anzunehmen, da es ihm nur darauf ankam, zu bestimmen, nach wie viel Theilungen senkrecht zum Radius eine ihm parallele Theilungswand im Cambium auftritt, und so das mehr oder minder deutliche Hervortreten radialer Zellreihen in der Markseide, im Holz und in den verschiedenen Theilen der secundären Rinde dicotyler Holzpflanzen aus den bei ihrer Entstehung stattfindenden Wachsthumsvorgängen zu erklären.

Meine Aufgabe ist eine wesentlich andere. Für eine allgemeine Betrachtung der Wachsthumsvorgänge, die in einer ebenen kreisförmigen Scheibe, dem Querschnitt eines cylindrischen Organes, stattfinden können, ist es nöthig, zu untersuchen, in welcher Weise alle einzelnen concentrischen Zonen derselben sich an der Vergrößerung der ganzen Kreisscheibe betheiligen. Es ist a priori klar, dass dies in der verschiedensten Weise geschehen kann. Ich will hier nur an den Unterschied zwischen solchen Organen erinnern, die auf dem ganzen Querschnitt in die Dicke wachsen, und andern, die einen mittleren sich nicht mehr vergrößernden Holzcylinder besitzen. Denken wir uns zum Zweck der geometrischen Orientirung den Querschnitt durch aequidistante concentrische Kreise und Radien in Flächenelemente von gleichem radialen und peripherischen Durchmesser zerlegt, so kann man diese Flächenelemente, wenn sie klein genug sind, als Quadrate betrachten. Ihre Seiten sind gleich und parallel.

1) Als Dissertation der philos. Facultät zu Würzburg vorgelegt im Juni 1877

2) »Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefäßstränge bei den Sapindaceen«, München 1864. p. 13 ff.

Die peripherischen Seiten fallen mit der Tangente zusammen. Ich bezeichne sie daher im Folgenden immer als tangential und spreche im selben Sinne von einem tangentialen und einem radialen Durchmesser der Flächenelemente.

Wenn wir von etwa auftretenden Torsionen absehen, können wir jede Vergrößerung des Querschnitts eines cylindrischen Organes auf ein Wachstum des radialen und des tangentialen Durchmessers seiner Flächenelemente zurückführen, und da die Form des Querschnitts und die concentrische Anordnung der Flächenelemente erhalten bleiben soll, also alle gleichweit vom Centrum entfernten Flächenelemente sich in gleicher Weise verhalten, so genügt für jede Entfernung vom Mittelpunkte die Betrachtung eines einzigen. Bei demselben radialen Wachstum eines Flächenelements ist natürlich ein sehr verschiedenes tangenciales Wachstum desselben möglich. Die quadratischen Flächenelemente werden so zu je nach den Umständen radial oder tangential gestreckten Rechtecken, und nur in einem ganz bestimmten leicht ersichtlichen Falle bleiben sie Quadrate.

Machen wir die Voraussetzung, dass die Continuität der Querschnittsfläche erhalten bleiben soll, so ist das tangential Wachstum eines Flächenelements wegen des constanten Verhältnisses von Radius und Peripherie durch die Vergrößerung seines Radius bestimmt.

Diese Zunahme des Radius ist eine Folge des radialen Wachstums der anderen innern Flächenelemente. Durch dasselbe wird ein weiter nach aussen gelegenes Flächenelement in eine grössere Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, und es muss nun, da sonst ja die ganze Scheibe sich in getrennte radial ausstrahlende Reihen von Flächenelementen auflösen würde, ein tangenciales Wachstum jedes Flächenelements erfolgen, das durch die Umfangszunahme des Ringes, in dem dasselbe liegt, bestimmt wird. Wir sind also im Stande, bei gegebener Vertheilung des radialen Wachstums das zugehörige tangential Wachstum jedes Flächenelements zu berechnen. Ich habe daher das radiale Wachstum der Flächenelemente meiner Betrachtung zu Grunde gelegt und werde zeigen, wie unter gewissen einfachen Voraussetzungen über die Vertheilung desselben in den verschiedenen concentrischen Ringen radiales und tangenciales Wachstum in jeder Entfernung vom Mittelpunkt sich zu einander verhalten, und welche Formänderungen dem entsprechend die Flächenelemente erleiden müssen.

Mit Hilfe der so gewonnenen Sätze können wir aber auch umgekehrt aus gegebenen Formänderungen der Flächenelemente einen Rückschluss auf die unter diesen Verhältnissen stattfindende Vertheilung der radialen Einlagerung machen. Betrachten wir nämlich die Querschnitte der Zellen eines cylindrischen Organes als Flächenelemente der von dem Querschnitt des ganzen Organes gebildeten Kreisscheibe, so sind wir im Stande, aus den beobachteten Form- und Grössenänderungen der Zellen uns eine Vorstellung

über die Vertheilung der radialen Einlagerung innerhalb des betreffenden Organs zu bilden. Nicht selten wird jedoch durch auftretende Theilungswände, die in ihrer Richtung und Häufigkeit durch die allgemeinen Zelltheilungsgesetze<sup>1)</sup> bedingt sind, das Erkennen der Form erschwert, welche die Zellen angenommen hätten, wenn die Theilungen in ihnen unterblieben wären. Doch ist es in manchen Fällen auch an älteren Pflanzentheilen noch möglich, aus der gegenseitigen Lagerung der Zellen und der verschiedenen Dicke ihrer Wände die Form zu erkennen, welche die Zellen angenommen hätten, wenn keine Theilungen in ihnen aufgetreten wären. Zugleich bieten uns diese Theilungen ein Mittel, die Anordnung der Zellen am Querschnitt cylindrischer Organe geometrisch zu erklären, wie dies NÄGELI ja schon in einem speciellen Falle gethan hat. Alle folgenden Ableitungen sind ohne Rücksicht auf etwa auftretende oder unterbleibende Zelltheilungen gemacht. Sollte es mir nun gelingen, den Leser zu überzeugen, dass die Wachstumsvorgänge auf dem Querschnitt eines cylindrischen Organes, vollständig unabhängig von etwa stattfindenden Zelltheilungen, ganz anderen Bedingungen unterliegen, so hoffe ich damit eine neue Widerlegung der seit SCHLEIDEN verbreiteten und noch immer von einigen Schriftstellern festgehaltenen Ansicht zu liefern, dass das Wachstum in manchen Fällen durch Zelltheilungen bedingt werde, und dass man unterscheiden müsse zwischen Wachstum mit und Wachstum ohne Zelltheilungen.

In derselben Weise lassen sich die Formänderungen grosser regelmässig im Gewebe vertheilter Intercellularen zur Beurtheilung der Wachstumsvorgänge benutzen.

Dagegen stossen wir auf grosse Schwierigkeiten, wenn wir die Entstehung der Intercellularen zu deuten suchen. Denn hier handelt es sich um mechanische Vorgänge von oft sehr complicirter Natur. Dadurch dass das Wachstum des Radius der Zellschichten nicht dem ihres Umfanges entspricht, wird nicht sofort eine Trennung der einzelnen Zellen bewirkt, sondern erst wenn der gegenseitig ausgeübte Zug einen bestimmten Höhepunkt erreicht hat, können Zerreibungen des Gewebes auftreten.

Nur in vollkommen homogenen Geweben, deren Zellhäute ebenso leicht in radialer als in tangentialer Richtung spalten, könnte man aus dem Auftreten der Intercellularen auf die Richtung des sie hervorrufenden Zuges schliessen. Für die Erweiterung der so gebildeten Intercellularen und somit für die Bildung von grösseren radialen oder tangentialen Reihen ist ausserdem die Lagerung der Zellen in radialen oder tangentialen Reihen von grosser Bedeutung. Da die Ränder eines vorhandenen Spaltes wie Hebelarme wirken und da somit die Trennung der Theilchen eines homo-

1) cf. SACHS. »Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.« Würzburg 1877. p. 5 ff.

genen Körpers in der Richtung des Spaltes den geringsten Kraftaufwand erfordert, so müssen Spalten in einem homogenen Gewebezylinder mit radialer oder tangentialer Reihenlagerung der Zellen, dessen Theilchen durch äussere Kräfte in verschiedenen Richtungen dieselbe Spannung erfahren, sich besonders in Richtung der Zellreihen verlängern, da sie in anderen Richtungen alsbald auf eine zu ihnen senkrechte Zellwand treffen und alsdann die Hebelwirkung der Spaltränder sich auf ein Minimum reducirt. Diese Gründe zwingen zur grössten Vorsicht bei der Deutung der bestehenden Verhältnisse. Nie darf man aus dem Verlauf der Intercellularen ohne Weiteres den Schluss ziehen, es wäre ein senkrecht zu ihnen wirkender Zug zur Zeit ihrer Entstehung im betreffenden Gewebe wirksam gewesen. An der Hand vorsichtiger Erwägungen sind sie aber ein sehr wichtiges und in manchen Fällen das einzige Mittel, mit Hilfe dessen wir uns eine Vorstellung über die Spannungsverhältnisse und die sie hervorrufenden Wachsthumsvorgänge innerhalb eines Gewebes bilden können.

Beobachtete Spannungen weisen immer auf die oben erwähnte Ungleichförmigkeit in der Grössenzunahme der Zellen hin. Ist man dagegen nicht im Stande, Spannungen in einem Gewebe aus Dimensionsänderungen und Intercellularen nachzuweisen, so darf man daraus durchaus nicht schliessen, es wären überhaupt keine Spannungen in demselben vorhanden oder vorhanden gewesen. Ob Spannungen in einem Gewebe sich experimentell durch Dimensionsänderungen bei Trennung der Gewebeschichten constatiren lassen, hängt von der Dehnbarkeit und Elasticität der gespannten Theile ab. Ob man sie aus der Bildung von Intercellularen erschliessen kann, ist ausserdem auch von der Turgescenz der betreffenden Zellen und der Festigkeit ihrer Membranen bedingt.

NÄGELI zeigte zuerst in der Wachstumsgeschichte der Stärkekörner<sup>1)</sup> die Wichtigkeit der mit dem Wachsthum der Schichten stets verknüpften Spannungen zwischen den einzelnen Moleculen jeder Schicht, sowie zwischen den einzelnen Schichten für die mechanische Beurtheilung dieser Wachsthumsvorgänge. Die dort abgeleiteten Sätze werden dann<sup>2)</sup> von ihm und LEITGEB ganz allgemein auf die Spannungen in wachsenden Geweben angewandt, und man findet so, dass die mehr minder weitgehende Ausgleichung der Spannungen in wachsenden Pflanzentheilen durch das dem ausgeübten Zuge folgende Wachsthum wesentlich eine Folge dieser Spannungen ist. Ebenso wie wir aktive und passive Spannungen der Gewebe an jedem wachsenden Organ unterscheiden können, müssen wir also auch zwischen aktiv und passiv wachsenden Geweben unterscheiden. Bei dem

1) Stärkekörner, pg. 289—331.

2) NÄGELI und LEITGEB. »Entstehung und Wachsthum der Wurzeln«. München 1867. pg. 91.

Wachstum der ersten Art wird die Einlagerung neuer Zellstoffmoleküle in die Zellmembran nur durch Kräfte, die innerhalb der wachsenden Zelle ausgelöst werden, hervorgerufen und bedingt, während bei dem passiven Wachstum Spannungen der Zellhaut durch in Bezug auf die wachsende Zelle äussere Kräfte eine wesentliche Rolle spielen<sup>1)</sup>. Gerade das Dickenwachstum der cylindrischen Organe bietet in dieser Beziehung eine grosse Anzahl sehr lehrreicher Beispiele.

Die Formänderungen der Zellen einer ebenen kreisförmigen Scheibe (des Querschnitts eines cylindrischen Organes) werden durch das Verhältniss der radialen und der tangentialen Einlagerung in verschiedenen Entfernungen vom Mittelpunkt bedingt. Sind radiale und tangentiale Einlagerung innerhalb eines Flächenelements gleich, so behält dasselbe seine quadratische Form; überwiegt die Einlagerung in einer Richtung, so wird das Flächenelement zu einem in dieser Richtung gestreckten Rechteck. Es ist nun leicht, unter gegebenen Voraussetzungen über die Vertheilung der radialen Einlagerung auf dem Querschnitt für jeden Punkt der Querschnittsfläche die durch die Continuität der Fläche geforderte tangentiale Einlagerung und somit die unter diesen Bedingungen auftretende Formänderung der Zellen durch Rechnung zu bestimmen. Um den Gang der Darstellung nicht zu sehr zu stören, habe ich diese einfachen Berechnungen in einen Anhang gebracht, wo man dieselben nachsehen möge.

Der Leser möge sich einstweilen unter Flächenelementen quadratische Durchschnitte von Zellen denken, denn sie sind ja die kleinsten Theile der Querschnittsfläche, an denen man noch Form- und Grössenänderungen beobachten kann, sie sind also gewissermassen die natürlichen Flächenelemente des Querschnitts. In Taf. I, Fig. 3 sind aus der grossen Mannigfaltigkeit der denkbaren Fälle von Vertheilung der radialen Einlagerung auf dem Querschnitt einige der einfacheren derart dargestellt worden, dass die Grösse der Einlagerung in radialer Richtung durch die mehr oder minder dunkle Schattirung angedeutet ist, so dass den dunkelsten Stellen ein Maximum radialen Wachstums, den ganz weiss gelassenen keine Einlagerung in Richtung des Radius entspricht. Zugleich bezeichnen die eingezeichneten Quadrate und Rechtecke die Form, welche anfangs quadratische und gleiche Durchschnitte von Zellen in den entsprechenden Entfernungen vom Mittelpunkt unter den gegebenen Verhältnissen annehmen müssen. Da es nun leicht ist, die hier für Quadrate berechneten Formänderungen auch auf anders geformte Durchschnitte von Zellen zu übertragen und ferner

<sup>1)</sup> Weitere Auseinandersetzungen über diesen Gegenstand findet man. SACHS Lehrbuch IV. Aufl. pg. 757 ff.

die für einzelne Zellen gezeichneten Formänderungen auf alle Zellen des betreffenden Querschnitts auszudehnen, so sind die folgenden Sätze geeignet, deductiv eine geometrische Erklärung für die Zellbilder, welche Querschnitte cylindrischer Organe darbieten, zu geben und zu zeigen, wie in anfangs gleichzeitigen Geweben ungleiches radiales Wachsthum<sup>1)</sup> ungleiche Zellschichten hervorbringt.

Der Einfachheit halber bezeichne ich die einzelnen Sätze entsprechend den Sektoren in Taf. I, Fig. 3:

A) Ist die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich gross, so behalten alle Zellen des ganzen Querschnitts ihre ursprüngliche Form.

B) Steigert die radiale Einlagerung sich continuirlich von innen nach aussen fortschreitend, so dass also im Mittelpunkt sich das Minimum, an der Peripherie das Maximum derselben befindet, so nehmen alle Zellen eine radial gestreckte Form an<sup>2)</sup>.

C) Andererseits müssen alle Zellen eine tangential gestreckte Form annehmen, wenn die radiale Einlagerung vom Centrum bis zur Peripherie beständig abnimmt<sup>2)</sup>.

Wie oben schon mehrfach angedeutet, ist die tangentiale Verbreiterung einer Zelle ganz unabhängig von der radialen Verlängerung derselben, weil nämlich die tangentiale Verbreiterung eine nothwendige Folge davon ist, dass die betreffende Zelle durch die radial wachsenden andern zwischen ihr und dem Centrum des Organes gelegenen Zellen in eine grössere Entfernung vom Mittelpunkt hinausgerückt wird. Dasselbe geschieht mit allen andern Zellen, die mit ihr in demselben Ringe liegen; der Umfang dieses Ringes vergrössert sich, und soll derselbe sich nicht in seine einzelnen Zellen auflösen, so ist es nöthig, dass die tangentialen Seiten der Zellen sich in demselben Verhältniss vergrössern, in dem der Radius des Ringes gewachsen ist. Wächst z. B. der Radius eines Zellringes von 25 auf 40, so verhält sich dementsprechend sein jetziger Umfang zu seinem ursprünglichen wie 40 : 25 oder 8 : 5, und der tangentiale Durchmesser jeder Zelle muss  $\frac{8}{5}$ mal so gross geworden sein, als er anfänglich war. War derselbe anfangs 40, so ist er nunmehr 46 geworden. Wegen der Kleinheit der Zellquerschnitte, verglichen mit dem ganzen Querschnitt des

1) Dieselben Sätze würden sich natürlich unter den nothigen Annahmen über die Vertheilung des tangentialen Wachsthums herleiten lassen. Doch ist in diesem Falle die Rechnung und die Aufstellung so einfacher Typen, wie bei Zugrundelegung der radialen Einlagerung schwieriger, worüber im Auhang das Nothige nachzusehen ist.

2) Es ist ersichtlich, dass die in den Sätzen B und C geforderten Formänderungen der Zellen auch dann stattfinden, wenn die radiale Einlagerung bis zu einer gewissen Entfernung vom Mittelpunkt in allen Flächenelementen gleich ist, und erst dann sich steigert oder abnimmt. Hier findet in der äussern Zone im ersteren Falle radiale, im zweiten peripherische Streckung der Zellen statt.

Organes, können wir die im Allgemeinen zu erwartende Differenz im Verhalten der innern und der äussern tangentialen Zellwand unberücksichtigt lassen und also annehmen, dass die Zellen immer rechteckig bleiben. Die Vergrösserung der innern Zellwand wird nämlich durch die Vergrösserung des radialen Durchmessers aller anderen Zellen bedingt, die zwischen der betrachteten Zelle und dem Mittelpunkt des betreffenden Organes liegen, sie ist also vollkommen unabhängig von der Grösse der Einlagerung in den radialen Wänden der Zelle, während der Radius der äussern Zellwand auch noch den radialen Durchmesser der Zelle selbst mit umfasst, also das tangentiale Wachstum der äussern Zellwand auch durch die radiale Einlagerung innerhalb der Zelle selbst etwas beeinflusst wird.

Doch können wir, wie gesagt, diese Unterschiede ganz unberücksichtigt lassen, und wir betrachten demgemäss die tangentiale Verbreiterung der Zelle als nur resultirend aus der radialen Verlängerung aller andern innerhalb derselben liegenden Zellen. Die radiale Verlängerung der Zelle selbst ist hingegen ganz unabhängig von der radialen Verlängerung der innenliegenden Zellen und also auch von dem tangentialen Wachstum derselben Zelle.

Beide zusammen bestimmen die Form der Zelle.

Die Sätze *B* und *C* sind die allgemeineren. *A* ist nur der Grenzfall von beiden. Die unter den in *B* und *C* gemachten Voraussetzungen auftretenden Formänderungen der Zellen glaube ich am besten an einem Zahlenbeispiel verständlich machen zu können. Ich möchte bei dieser Gelegenheit noch einmal die 3 folgenden, die Form der Zellen bestimmenden Momente hervorheben:

1. Die Zelle verlängert sich selbst in radialer Richtung.
2. Ihre Entfernung vom Mittelpunkt des Organs wird durch die radiale Verlängerung der andern innerhalb derselben liegenden Zellen vergrössert.
3. Die geforderte Continuität der Fläche erheischt eine tangentiale Verbreiterung der Zelle, die der Vergrösserung ihres Abstandes vom Mittelpunkt direct proportionirt ist.

I, II, III, IV, V seien 5 quadratische Zellquerschnitte, deren radiale und tangentiale Seiten gleich 10 sind, der Abstand der Zelle V vom Centrum ist also 40. Bei einer von innen nach aussen sich steigenden radialen Einlagerung sollen die radialen Durchmesser der Zellen folgende Längen annehmen:

I	II	III	IV	V
12	16	22	30	40.

Der Abstand der Zelle V vom Mittelpunkt ist nunmehr 80 geworden, d. h. er hat sich verdoppelt, und demgemäss müssen auch ihre tangentialen Seiten auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge gewachsen sein. Die Zelle ist zu einem radial gestreckten Rechteck geworden; die Länge

ihrer radialen Seiten ist 40, die ihrer tangentialen 20 geworden. Allgemein können wir das Verhalten von nach dem Typus *B* wachsenden Kreisscheiben folgendermassen bezeichnen: Jede Zelle der Scheibe wird durch die radiale Verlängerung der andern innen liegenden Zellen, die sich sämmtlich weniger verlängern wie sie, in eine Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, die geringer ist als diejenige, in der sie ihre isodiametrische Form behalten würde. Daher ist das tangentielle Wachsthum derselben geringer als das radiale, und sie muss also eine radial gestreckte Form annehmen.

Nimmt die radiale Einlagerung von innen nach aussen ab, so können z. B. die radialen Durchmesser der 5 obigen Zellen folgende Grösse annehmen:

I	II	III	IV	V
50	32	22	16	12.

Der Abstand der Zelle V vom Mittelpunkt wächst von 40 auf 120, er verdreifacht sich, und demgemäss müssen die tangentialen Seiten der Zelle ebenfalls auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Länge wachsen. Während der radiale Durchmesser der Zellen sich nur von 10 auf 12 vergrössert hat, ist der tangentielle von 10 auf 30 gewachsen. Ueberhaupt ist im Falle *C* die aus der radialen Verlängerung der andern innern Zellen resultierende Entfernung einer Zelle vom Mittelpunkt des Querschnitts stets grösser als diejenige, in der sie ihre isodiametrische Form beibehalten würde.

Die in *B* und *C* gemachten Voraussetzungen über die Vertheilung der radialen Einlagerung involviren, dass im ersteren Falle die peripherischen Zellen, im zweiten die centralen sich am meisten radial verlängern. Welche Zellen dagegen die grösste Ungleichheit in ihren radialen und tangentialen Dimensionen zeigen, das hängt nur von der Art ab, wie die radiale Einlagerung von innen nach aussen sich steigert oder abnimmt. Nur in ganz speciellen Fällen zeigen alle Zellen des Querschnitts dasselbe Verhältniss ihrer radialen und tangentialen Seiten, d. h. sie werden alle zu ähnlichen Rechtecken. Einen sehr einfachen derartigen Fall habe ich im Anhang berechnet, wo die radiale Einlagerung sich so von innen nach aussen steigert, dass die radiale Seite jeder Zelle sich zu ihrer tangentialen verhält wie 3 : 2.

Alle andern Vorkommnisse lassen sich als Combinationen von nach diesen Typen wachsenden concentrischen Flächen mit einander und mit solchen ohne radiale Einlagerung auffassen, von denen ich einige in den Sektoren  $\alpha-\delta$  (Taf. 1, 3) dargestellt habe.

Die an dieselben sich anknüpfenden Sätze sind:

- $\alpha$ ) Steigert sich die radiale Einlagerung vom Centrum bis zu einer mittleren Zone, in der sie ein Maximum erreicht (Vertheilung der

radialen Einlagerung nach *B*) und nimmt sie von dort aus bis zur Peripherie beständig ab (Vertheilung der radialen Einlagerung nach *C*), so findet sich ausserhalb des Maximums eine Zone, in der die Zellen isodiametrisch bleiben. Alle weiter nach innen liegenden Zellen sind radial, alle in grösserer Entfernung vom Mittelpunkt befindlichen sind tangential gestreckt.

- β) Liegt hingegen in einer mittleren Zone ein Minimum radialer Einlagerung, von dem aus dieselbe sich gegen die beiden im Centrum und an der Peripherie befindlichen Maxima fortwährend steigert (Combination einer centralen nach dem Typus *C* mit einer äusseren nach dem Typus *B* wachsenden Fläche), so liegt auch hier ausserhalb des Minimums eine Zone von Zellen, die isodiametrisch bleiben, alle weiter innen befindlichen Zellen strecken sich tangential, alle weiter nach aussen gelegenen radial.

Wie wir oben sahen, wird bei von innen nach aussen sich steigerner der radialer Einlagerung jede Zelle in eine Entfernung vom Mittelpunkt gerückt, die kleiner ist als diejenige, in die hinein verschoben sie isodiametrisch bleiben würde. Andererseits wird bei von innen nach aussen abnehmender radialer Einlagerung der Radius der Zellschichten grösser, als er bei in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleicher radialer Einlagerung geworden wäre. Es ist daher klar, dass bei einer Combination von nach dem Typus *B* und *C* wachsenden Zellschichten in der Art, wie sie eben für  $\alpha$  und  $\beta$  auseinander gesetzt ist, es einen mehr oder minder breiten Ring von Zellen geben muss (selbstverständlich der äussern Zellschicht angehörend), die gerade in eine solche Entfernung vom Mittelpunkt gelangen, dass ihr Radius in demselben Verhältniss grösser geworden ist, in dem sie selbst sich durch die radiale Einlagerung verlängert haben. Da die Zellen dieser Zone sich in gleicher Weise radial und tangential vergrössern, bezeichne ich dieselbe im Folgenden kurz als die indifferente Zone. Je nach der Vertheilung der radialen Einlagerung in der äussern und der innern Zellschicht befindet die indifferente Zone sich in mehr minder grosser Entfernung vom Mittelpunkt. Es ist daher recht wohl der Fall denkbar, dass diese Zone auf einem Querschnitt mit der angegebenen Vertheilung der radialen Einlagerung nicht beobachtet wird, sondern es sind alle Zellen radial ( $\alpha$ ) oder tangential ( $\beta$ ) gestreckt, aus dem einfachen Grunde, weil unter den gegebenen Verhältnissen die indifferente Zone in einer Entfernung vom Mittelpunkte liegen würde, die grösser ist als der Radius des untersuchten Organes. Die bei dieser Vertheilung der radialen Einlagerung resultirenden Zellformen sind leicht von den in *B* und *C* entstehenden zu unterscheiden, da ja immer die Zellen an der Stelle, wo das Maximum der radialen Einlagerung sich befindet, sich am meisten radial verlängern. Dies Maximum liegt bei *B* im Centrum, bei *C* liegt es an der Peripherie. Bei  $\alpha$  befindet es sich hingegen

in einer mittleren Zone zwischen Centrum und Peripherie, und bei  $\beta$  haben wir 2 Maxima, ein centrales und ein peripherisches. In einem Grenzfall ist bei endlicher Entfernung des Maximums der radialen Einlagerung vom Centrum des betreffenden Organes der Radius der indifferenten Zone unendlich gross.

- γ) Liegt ein Ring von in radialer Richtung nicht wachsenden Zellen ausserhalb anderer wachsender Zellecomplexe, so müssen die Zellen desselben sich in peripherischer Richtung strecken und zwar jede Zelle bei gegebener Vergrösserung des Radius um so mehr, je kleiner die ursprüngliche Entfernung derselben vom Mittelpunkt ist.

Dies möchte auf den ersten Blick überraschend erscheinen, wird aber leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass 2 gleiche Zellen der äusseren Schicht, die einen verschiedenen Abstand vom Mittelpunkt haben, durch das Wachsthum des innern Gewebes um dasselbe Stück hinausgedrängt werden, dass aber das tangential Wachsthum einer Zelle durch das Verhältniss des gewachsenen Radius zum ursprünglichen bestimmt wird.

- δ) Centrale Gewebe ohne radiale Einlagerung zeigen natürlich kein tangential Wachsthum. Durch ihr Vorhandensein wird aber die Formänderung der Zellen in den sie umgebenden radial wachsenden Schichten in auffallender Weise beeinflusst.

Liegt im Umkreise einer centralen Fläche ohne radiales und tangential Wachsthum eine Zone, in der überall dieselbe radiale Einlagerung stattfindet, so nehmen alle Zellen derselben eine radial gestreckte Form an. Je grösser der Radius einer Zellschicht verglichen mit dem der innern nicht wachsenden Fläche ist, desto mehr nähert sich die Form, welche die Zellen annehmen, der ursprünglichen.

Zusatz. Welcher Art auch die Vertheilung der radialen Einlagerung in der äusseren Zone sei, immer müssen die Zellen am innern Rande derselben, wo sie an die centrale sich nicht vergrössernde Kreisfläche angrenzt, weil hier ja keine tangential Verbreiterung der Zellen stattfinden kann, eine radial gestreckte Form annehmen. Grosse Aehnlichkeit mit der im obigen Satze erwähnten Formänderung der Zellen hat diejenige, welche eintritt, wenn im Umkreise einer centralen nicht wachsenden Zone eine solche liegt, in der das radiale Wachsthum sich beständig von innen nach aussen steigert (eigentlich nur ein specieller Fall von B). Auch in diesem Falle sind alle Zellen der äussern Fläche radial gestreckt. Wegen der überwiegenden radialen Vergrösserung der peripherischen Zellen ist eine Verwechslung dieses Vorkommens mit dem obigen unmöglich. — Nimmt hingegen in dem äussern radial wachsenden Ringe die radiale Einlagerung beständig von innen nach aussen ab, so bleiben die in einer mittleren Zone desselben liegenden Zellen isodiametrisch, die

innern werden radial, die äussern tangential gestreckt. Von dem in  $\alpha$  behandelten Vorkommen unterscheidet dieser Fall sich dadurch, dass entsprechend der Lage des Maximums radialer Einlagerung die unmittelbar am Rande der nicht wachsenden Scheibe liegenden Zellen die bedeutendste Grössenänderung in radialer Richtung erfahren und dass die radiale Vergrösserung einer Zelle um so geringer ist, je weiter entfernt vom Mittelpunkt des Organes sie sich befindet.

Könnte man Messungen über die Grössenänderungen der Zellen desselben Organes in verschiedenen Altersstufen anstellen, so wäre es leicht, an der Hand der obigen Sätze aus der hieraus zu folgernden Vertheilung der radialen Einlagerung und der entsprechenden tangentialen Einlagerung die beobachteten Formänderungen der Zellen geometrisch zu erklären. Dies ist leider unmöglich, denn nicht nur die Dimensionen der verschiedenen Gewebe, sondern auch die Grösse der Zellen desselben Gewebes findet man bei verschiedenen Individuen und oft sogar an verschiedenen Querschnitten desselben Objects sehr wechselnd. Dagegen zeigen sich die Formänderungen der Zellen entsprechender Gewebe fast ganz unabhängig von individuellen Eigenthümlichkeiten, und indem wir nun umgekehrt aus den Formänderungen der Zellen einen Rückschluss auf die Vertheilung der radialen Einlagerung machen, folgern wir, dass dieselbe in den entsprechenden gleichaltrigen Organen derselben Pflanze constant und unabhängig von individuellen Eigenthümlichkeiten ist. Die beobachteten Formänderungen der Zellen sind, wie die obigen Sätze beweisen, nur bei einer ganz bestimmten Vertheilung der radialen Einlagerung möglich. Wir sind daher im Stande, mit Hilfe derselben uns einen Aufschluss über die Vertheilung der radialen Einlagerung zu verschaffen. Freilich kann man, wie leicht verständlich, die obigen Sätze nicht allgemein umkehren, so dass man also aus den beobachteten Formen der Zellen auf dem Querschnitt eines anfangs gleichzelligem cylindrischen Organes ohne weiteres einen Rückschluss auf die Vertheilung der radialen Einlagerung machen dürfte. Doch ist es im Allgemeinen immer leicht, aus der geringen Zahl von Vertheilungsweisen der radialen Einlagerung, auf welche die beobachteten Zellformen hinweisen, bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Grössenänderungen der Zellen, die in einem bestimmten Fall vorliegende Vertheilung der radialen Einlagerung zu erschliessen. Wir sahen z. B. oben, dass radial gestreckte Zellen auf dem ganzen Querschnitt sowohl bei stetiger Steigerung der radialen Einlagerung von innen nach aussen auftreten können, als auch dann, wenn die radiale Einlagerung in einer innern Schicht sich so steigert und in einer äussern Schicht so abnimmt, dass die indifferente Zone in einer Entfernung vom Mittelpunkt liegen würde, die grösser als der Radius des betreffenden Querschnitts ist. Finden wir nun aber gleichzeitig, dass von allen Zellquerschnitten die am Umfange des Organes liegenden die längsten sind (radial), so ist hiermit bewiesen,

dass im vorliegenden Falle die radiale Einlagerung sich von innen nach aussen continuirlich steigerte.

Weitere derartige Fälle werden wir in den folgenden Beispielen kennen lernen.

Im hypocotylen Glied von *Ricinus communis* findet man, wenn man Querschnitte desselben aus dem reifen trocknen Samen untersucht, die Taf. II, Fig. 1 für eine Lamelle interfascicularen Gewebes dargestellte Anordnung der Zellen. Die Zellen der Epidermis sind in radialer Richtung gestreckt. Rinde und Mark werden aus regelmässig polygonalen Zellen gebildet. An der Grenze findet man eine Schicht kleinerer Zellen (c Taf. II, 1). Diese sowohl als die angrenzenden Rinden- und Markzellen sind etwas in radialer Richtung gestreckt. Taf. II, 2 zeigt uns den Querschnitt desselben Gewebes von einer andern Keimpflanze, die ihre Cotyledonen schon vollständig entfaltet hat. Der Durchmesser des hypocotylen Gliedes ist während der Keimung ungefähr auf das Vierfache gewachsen. Während dieser Zeit sind fast gar keine Zelltheilungen auf dem Querschnitt zu beobachten, und die Zellen des ganzen Organes haben sich entsprechend der Umfangszunahme desselben vergrössert, ohne ihre Form zu ändern. Es war also nach Satz A die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe. Nur die Zellen der Epidermis haben ihre Form geändert. Anfangs radial gestreckt, sind sie nunmehr quadratisch geworden. Während der ersten Stadien der Keimung behielten auch sie ihre Form bei, in ihnen war also die radiale Einlagerung derjenigen im ganzen innern Gewebecylinder gleich. Dann aber beginnen sie sich in peripherischer Richtung zu strecken (geringere radiale Einlagerung als in den übrigen Zellen des Querschnitts; Satz C, Anm.), und man kann direkt beobachten, dass das radiale Wachsthum der Epidermiszellen bald vollständig erlischt, dieselben müssen also nach Satz  $\gamma$  in peripherischer Richtung, der Vergrösserung des innern Gewebes folgend, wachsen, wie man dieses auch überall beobachten kann. Haben sie dabei eine gewisse Grösse überschritten, so treten fast immer in ihnen radiale Theilungswände auf, eine secundäre durch das Wachsthum der Zellen bedingte Erscheinung. Dies ist ganz allgemein das Verhalten der Epidermis, und ich werde dieselbe daher im Folgenden bei der Darstellung der an anderen Querschnitten beobachteten Wachsthumverhältnisse ganz unberücksichtigt lassen.

Kurz vor der Ausbildung des Cambiumringes strecken die äussersten Zellen der Rinde sich in peripherischer Richtung, es findet also in der Rinde, am äussersten Rande derselben beginnend und von aussen nach innen fortschreitend, eine Abnahme der radialen Einlagerung statt (Satz C, Anm.). Während der Ausbildung des Cambiumringes und des nun folgenden cambialen Dickenwachsthums des Organes strecken die Zellen der Rinde sich immer mehr in tangentialer Richtung und zwar die innersten

Schichten am meisten (Taf. II, Fig. 3). Diese Formänderung tritt nach Satz  $\gamma$  dann in einem äussern Ringe von Zellen auf, wenn in demselben keine radiale Einlagerung stattfindet, während seine Entfernung vom Mittelpunkt des betreffenden Organes sich durch das Wachstum des innern Gewebes fortwährend vergrössert. Der Mangel der radialen Einlagerung in der primären Rinde während des cambialen Dickenwachstums folgt auch direkt aus der Beobachtung, dass dieselbe während dieser Zeit nicht dicker wird. Es scheint sogar, als ob durch die peripherische Zerrung und den radialen Druck, die von dem innern sich vergrössernden Gewebe auf die Rinde ausgeübt werden, die Dicke derselben merklich vermindert würde, und als ob so auch diese Factoren einen sichtbaren gleichsinnigen Einfluss auf die Formänderungen der Rindenzellen ausübten. Wenn die Zellen eine gewisse Grösse überschritten haben, treten in ihnen radiale Theilungswände auf. (Man vergleiche Taf. I, 4 oben, die primäre Rinde des Stammes von *Anona cherimolia*.) Die Zellen des Marks vergrössern sich, ohne ihre Form zu ändern. Im Mark ist also noch die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich. Ueber die Formänderungen der cambiumbildenden Zellen werde ich weiter unten reden.

Ein wesentlich anderes Bild bietet der Querschnitt des Stammes von *Clematis montana*, *Clematis recta*, *Aristolochia Siphon* u. a.

Taf. II, Fig. 4 zeigt uns den Querschnitt des interfasciularen Gewebes aus einem Internodium von *Clematis montana* kurz vor Bildung des Cambiums. Das auch hier anfangs gleichzellige Gewebe vergrössert sich eine Zeit lang ohne wesentliche Formveränderung der Zellen, also durch in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleiche radiale Einlagerung. Dann beginnt aber, während die inneren Zellen des Marks noch fortfahren, sich wenn auch nur unbedeutend ohne Aenderung ihrer Form zu vergrössern, ein breiter Ring von theils dem Mark, theils der Rinde angehörigen Zellen sich radial zu strecken. Am meisten verlängern sich die bei *M* liegenden Zellen. Darüber hinaus nimmt die radiale Streckung der Zellen beständig ab, es folgt eine Schicht isodiametrischer Zellen (*i*) und die äussersten Rindenzellen endlich sind etwas in peripherischer Richtung gestreckt. Nach Satz  $\alpha$  haben wir hier im Centrum und an der Peripherie eine Verminderung der radialen Einlagerung. Das Maximum derselben liegt bei *M*, die indifferente Zone bei *i*. Entsprechend dem citirten Satze zeigen auch noch eine Anzahl von ausserhalb *M* liegenden Zellen bei geringerer radialer Vergrösserung eine Streckung in der Richtung des Radius. Da nicht alle Zellen bis zum Mittelpunkt des Organs radial gestreckt sind, vielmehr in einer mittleren Zellfläche dieselben isodiametrisch bleiben, so schliessen wir hieraus, dass die radiale Einlagerung nicht continuirlich vom Centrum bis in die Gegend von *M* sich steigert, sondern eine centrale Schicht von Zellen zeigt in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe radiale Einlagerung und am Rande derselben, bei

N, beginnt die Steigerung der radialen Einlagerung, die sich hier sofort durch die radiale Streckung der Zellen bemerklich macht<sup>1)</sup>.

Zur Zeit, wo in der Zone  $x y$  das Cambium sich ausbildet, vergrössern weder die Zellen der Rinde noch die des Marks sich in radialer Richtung. Die Wandungen der letzteren verholzen von aussen nach innen fortschreitend. Auch in der Rinde bildet sich ein die halbe Breite derselben einnehmender geschlossener Ring von verholzten Zellen aus. Dieselben wachsen aber ebenso wie die übrigen Rindenzellen in peripherischer Richtung, sie werden gleich jenen allmählig isodiametrisch und nehmen dann eine peripherisch gestreckte Form an. Bei weitergehendem cambialen Dickenwachsthum bekommen, wie man dies besonders gut an der Rinde der Zweige von *Aristolochia Sipo* beobachten kann, einzelne in radiale Reihen geordnete Zellen einen feinkörnigen trüben Inhalt, ihre vorher verholzten Membranen zeigen nunmehr die gewöhnlichen Celluloseactionen und sie allein wachsen nun in tangentialer Richtung, durch radiale Theilungswände sich in concentrische Zellreihen auflösend. Was der Rinde dieser Pflanzen besonders einen so fremdartigen Charakter verleiht, ist, dass die inneren Zellschichten derselben, nachdem schon ein mehr minder beträchtlicher Holzkörper sich ausgebildet hat, radial gestreckt sind, während wir bei fast allen anderen Pflanzen gewohnt sind, gerade diese Zellschichten in peripherischer Richtung gestreckt zu sehen (Taf. II, 3). Dies hat zunächst seinen Grund darin, dass zur Zeit, wo das cambiale Dickenwachsthum beginnt, die Vergrösserung des Marks aufgehört hat, während sie bei den anderen Pflanzen meist noch eine Zeit lang fort-dauert. Die Vergrösserung des Radius einer Rindenschicht und dem entsprechend ihr tangenciales Wachsthum wird nur durch das radiale Wachsthum der sich zu Cambium umbildenden Zone von Zellen bewirkt, und es ist klar, dass bei gleicher radialer Vergrösserung des Cambiums das tangential Wachsthum der Rindenzellen hier viel geringer wie dort sein muss. Dazu kommt noch, dass die Rindenzellen beim Beginn des cambialen Wachsthum hier radial gestreckt sind, dass sie also ein immerhin beträchtliches peripherisches Wachsthum erfahren müssen, ehe sie isodiametrisch werden, d. h. die Form annehmen, welche die Rindenzellen der meisten anderen Pflanzen gleich beim Beginn des cambialen Wachsthum haben.

Die das Cambium bildenden Zellen strecken sich stets radial (Taf. II, Fig. 3), in ihnen ist also immer die radiale Einlagerung grösser als im Mark (Anmerkung zu Satz B). In den radial gestreckten cambiumbildenden Zellen treten nun tangentiale und radiale Theilungswände auf.

1) Ganz ebenso ist wahrscheinlich die Vertheilung des radialen Wachsthum im hypocotylen Glied von *Ricinus communis* zur Zeit, wo beim Reifen des Samens das Wachsthum in demselben erlischt. Man vergleiche Taf. II, 4.

Die so entstandenen Cambiumzellen sind, weil sie selbst stets in peripherischer Richtung gestreckt sind, und weil sie aus der Theilung radial gestreckter Zellen hervorgehen, immer in radiale Reihen geordnet. Es ist klar, dass bei gleicher radialer Vergrößerung der cambiumbildenden Zellen dieselben um so weniger in tangentialer Richtung wachsen, also um so mehr radial gestreckt erscheinen, je geringer die Vergrößerung der angrenzenden innern Gewebe ist, und desto schärfer tritt auch die Reihelagerung der Cambiumzellen bei gleichen Dimensionen derselben hervor. Dementsprechend ist auch die Anordnung der aus dem Cambium zur Zeit seines Entstehens und später hervorgehenden Zellcomplexe, wie dies NÄGELI (l. c.) nachgewiesen hat. Nur eine schmale Zone von Zellen, die cambiale Zone, zeigt radiale Einlagerung und nur in einer mittleren Schicht derselben, dem Cambium, bleibt dieselbe beständig erhalten, hier theilen die Zellen sich fortwährend. Wegen der raschen Aufeinanderfolge der Theilungen und der Gleichförmigkeit der Theilungswände ist es mir bis jetzt unmöglich gewesen, zu einer klaren Einsicht in die Vertheilung der radialen Einlagerung innerhalb dieses Theiles der cambialen Zone zu gelangen. Die aus der cambialen Zone heraustretenden Zellen zeigen keine weitere Vergrößerung ihrer radialen Wände. Innerhalb der cambialen Zone strecken sowohl gegen den inneren als auch gegen den äusseren Rand derselben hin alle Zellen sich in radialer Richtung. Wir haben hier also eine Zone mit vermehrter radialer Einlagerung, die gegen den innern und den äussern Rand derselben erlischt. Die am innern Rande der cambialen Zone aus derselben hervorgehenden Elemente des Holzkörpers zeigen nach dem Aufhören des radialen Wachstums überhaupt keine Vergrößerung mehr (Satz 2). Anders ist es mit den Elementen der secundären Rinde. In selteneren Fällen (z. B. Wurzel von *Chelidonium majus*) wachsen fast alle Rindenzellen in peripherischer Richtung. Die äussersten Zellen sind am meisten peripherisch gestreckt, je weiter nach innen, desto geringer ist die Streckung derselben. Die dickeren Zweige und Wurzeln zeigen in gegebener Entfernung vom Centrum viel weniger peripherisch verbreiterte Zellen als die entsprechenden dünneren Organe derselben Pflanze. Dies ist unmittelbar verständlich, wenn man bedenkt, dass im letzteren Falle eine viel geringere Vergrößerung des inneren Gewebes genügt als im ersteren, um den ursprünglichen Abstand einer Rindenzelle beispielsweise zu verdoppeln. Man kann, wie leicht ersichtlich, nicht nur für jede einzelne Rindenzelle die Entfernung vom Mittelpunkt bestimmen, in der sie ihre Breite beliebig vervielfachen muss, sondern es ist auch, wenn man weiss, wie breit die Zone von Rindenzellen ist, die sich bildet, wenn der Radius des Organs sich um ein gegebenes Stück vergrößert, leicht, durch Construction sich eine Anschauung von den erfolgenden Grössenänderungen der Rindenzellen zu machen. Bei Construction der Fig. 5, Taf. 4 wurde angenommen, dass zur Zeit, als das

Cambium bei  $A$  lag, radiale Einlagerung nur noch in der cambialen Zone, nicht aber im weiter nach innen gelegenen Gewebe (Mark) stattfand, und dass der radiale Durchmesser der gebildeten Holzschichten doppelt so gross war als derjenige der gleichzeitig entstehenden Rindenschicht. Als das Cambium bei  $A$  lag, wurde eine Rindenschicht von der Breite  $a$  (tangential) gebildet. Dann wuchs der Radius der so gebildeten Rindenschicht um  $AB + A'B'$ , das nun bei  $B$  liegende Cambium bildete einen Ring von Rindenzellen von der Breite  $b$  u. s. w. Wüchsen die Rindenzellen nicht in peripherischer Richtung, so müsste die Rinde radiale Risse bekommen und die den einzelnen Sektoren entsprechenden Rindenlagen müssten sich keilförmig nach aussen zuschärfen (Fig. 5, rechts). Durch das peripherische Wachsthum der Rinde wird aber  $a$  zu  $a'$ ,  $b$  zu  $b'$ ,  $c$  zu  $c'$  u. s. w. Denken wir uns nun statt der Linien  $a, b, c, d$  Reihen von quadratischen Zellen, die alle gleich gross sind, so ist klar, dass dieselben sich im Verhältniss

$$a' : a = A' M : A M,$$

$$b' : b = B' M : B M,$$

$$c' : c = C' M : C M \text{ u. s. w. in peripherischer Richtung strecken}$$

müssen. Die so entstehenden Rechtecke geben uns, in einen Sector eingetragen, ein Bild, das dem Zellnetz einer Rinde vollkommen entspricht.

In der secundären Rinde der meisten Pflanzen wachsen nur an gewissen den Spiegelfasern des Holzes entsprechenden Stellen der Peripherie die Rindenzellen in tangentialer Richtung (Rindenstrahlen), die zwischenliegenden Gewebe-Lamellen schärfen sich nach aussen keilförmig zu (Rinde von *Anona cherimolia* Taf. I, 4), was mit den obigen Deductionen übereinstimmt. Die Zellen der Rindenstrahlen findet man hier viel mehr in peripherischer Richtung gestreckt als die Rindenzellen in dem oben behandelten Falle, und zwar *ceteris paribus* um so mehr, ein je grösserer Theil der Peripherie von Dauergewebe eingenommen wird. Die peripherische Vergrösserung der Rinde, an der in jenem Falle alle Rindenzellen sich betheiligen, resultirt hier nur aus dem tangentialen Wachsthum eines Theiles der Rindenzellen, und dieselben müssen sich natürlich um so mehr in peripherischer Richtung strecken, je geringer der von ihnen eingenommene Raum im Verhältniss zum Umfang der ganzen Rinde ist.

Wegen der bedeutenden peripherischen Streckung dieser Zellen und der alsbald in ihnen auftretenden radialen Theilungswände verschwindet die ursprüngliche radiale Reihenordnung derselben rasch und in den äusseren Rindenschichten verhältnissmässig dünner Stämme und Wurzeln findet man immer eine concntrische Reihenordnung der Rindenzellen (Taf. I, 4).

Ueberhaupt lässt sich leicht einsehen, dass, wenn die Voraussetzung gemacht wird, dass die Zellen eines Querschnitts, die in Folge der Vertheilung des radialen Wachsthums eine radial oder tangential gestreckte Form annehmen müssen, durch auftretende Theilungswände immer wieder

in isodiametrische Zellen zerfallen sollen, im ersteren Falle radiale, im zweiten concentrische Zellreihen auftreten müssen.

Bei günstiger Lagerung anfangs isodiametrischer polygonaler Zellen genügt schon eine sehr geringe radiale oder peripheriale Streckung derselben, um die Anordnung in dieser Richtung besonders stark hervortreten zu lassen. Es ist dies in einer Eigenthümlichkeit unseres Sehens begründet. Wäre z. B. der Querschnitt eines Gewebes aus gleichen regulären Sechsecken gebildet, so können wir dieselben nach 3 um  $120^\circ$  gegen einander geneigten Richtungen zu Reihen verbinden, und ein solches Gewebe macht im Allgemeinen den Eindruck auf uns, als ob die Zellen desselben ungeordnet wären. Sind die Zellen dagegen in der Richtung  $AB$  (Taf. 1, Fig. 7) etwas gestreckt, so überwiegt der Eindruck der Reihenordnung in dieser Richtung so vollständig, dass die gleichfalls stattfindende Anordnung in den Richtungen  $EF$  und  $CD$  meist gar nicht zu unserm Bewusstsein gelangt. Ebenso ist es, wenn die Zellen die Form anderer regulärer Polygone haben. Beispiele für dieses Verhalten findet man auf dem Querschnitt fast jedes Pflanzentheiles.

Sehr modificirt werden die Lagerungsverhältnisse der Zellen in der Rinde, wenn eine Anzahl derselben in Dauergewebe übergeht, oder wenn sich weite regelmässige Intercellularen, z. B. Harzgänge, im Gewebe ausbilden.

Ein schönes Beispiel für den Einfluss der frühen Ausbildung von Dauergewebe inmitten noch kräftig wachsender Zellen auf die Form und Anordnung derselben bietet uns die Ausbildung des Gewebes der Markkronen vieler Pflanzen. Wir finden dort die zuerst angelegten Gefässe umgeben von einer Rosette strahlenförmig angeordneter Zellen, die sämmtlich in der Richtung zum Mittelpunkt des Gefässes langgestreckt sind. SCHWENDENER<sup>1)</sup> erwähnt eine ähnliche Anordnung der die Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen auf dem Querschnitt des Stengels von *Papyrus antiquorum* und weist die mechanische Bedeutung dieser Anordnung für die Erhaltung der Querschnittsform des Stengels nach. Derartige strahlige Anordnungen der Zellen müssen immer entstehen, wenn ein grösserer oder kleinerer Theil des Gewebes zu wachsen aufhört, während in den umgebenden Zellen noch radiale und tangentialer Einlagerung fort-dauern. Als einfachsten Fall habe ich bei der Construction der Fig. 6, Taf. 1 angenommen, dass eine sich in Dauergewebe umbildende sechs-seitige Zelle von 6 andern wachsenden Zellen derselben Form umgeben in einem Gewebe liege, in dem radiale und tangentialer Einlagerung gleich sind. In dem Fig. 6,  $A$  gezeichneten Zustand hat die mittlere Zelle eben ihr Wachsthum beendigt, die sie umgebenden Zellen sind ihr daher noch

1) »Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen«. Leipzig 1874, pg. 88.

an Form und Grösse gleich. Dauerte nun in der mittleren Zelle das Wachsthum in derselben Weise wie in den andern fort, so würden wir nach einiger Zeit einen Zustand finden, der nur ein vergrössertes Bild des vorigen wäre, wie dies durch die punktirte Linie in Taf. I, Fig. 6 B veranschaulicht wird. Da die innere Zelle sich aber nicht vergrössert, so müssen, damit der Zusammenhang des Gewebes erhalten bleibt, die zu ihr radial gestellten Zellhäute ein vermehrtes Wachsthum zeigen, woraus unmittelbar die Fig. 6 B gezeichnete rosettenförmige Anordnung des Ganzen resultirt. Bedenkt man nun, dass der Einfluss des gebildeten Dauergewebes sich häufig nicht nur auf die ihm unmittelbar angrenzenden, sondern auch auf entferntere Zellen erstreckt, und hält man damit das zusammen, was ich oben über die Reihenordnung nach einer Richtung gestreckter Zellen sagte, so wird die bekannte strahlige Anordnung der Parenchymzellen um die Gefässe herum (z. B. im Xylemtheil der Wurzel von *Daucus Carota*, in der Markkronen des Stammes von *Impatiens Royleana* u. s. w.) unmittelbar verständlich. Auf dieselbe Weise entstehen im hypocotylen Glied von *Ricinus* die bogig von dem primären Xylem der Gefässbündel gegen die Rinde ausstrahlenden Reihen von Parenchymzellen. Diese Fälle sind besonders deshalb interessant, da sie uns zeigen, wie gewisse Anordnungen der Zellen, deren Bedeutung für den festen Aufbau des Organes erwiesen ist, aus den bestehenden Wachsthumverhältnissen mit Nothwendigkeit hervorgehen müssen.

Während so in der Ausbildung von Dauergewebe die Ursache einer vermehrten Einlagerung in der Richtung gegen dasselbe liegt, entstehen andererseits die Harzgänge und die grossen regelmässigen Intercellularen im Gewebe vieler Wasserpflanzen, wenn in den im Umkreise eines Punktes gelagerten Zellen bei fortdauerndem Wachsthum des Gewebes eine Verminderung der gegen diesen Punkt gerichteten Einlagerung stattfindet. Man kann sich das Bild des Querschnittes eines entstehenden Harzganges sehr leicht a priori construiren, wenn man z. B. annimmt, in  $\frac{1}{4}$  in einem Punkt zusammenstossenden Zellhäuten eines Gewebes, das sonst gleiche radiale und tangentiale Einlagerung zeigt, sei die Einlagerung geringer als in den übrigen. Dass diese Ansicht richtig ist und die Harzgänge und verwandte Gebilde nicht durch ein vermehrtes Wachsthum im Umkreise des sich bildenden Hohlraums, also auf ihn bezogen in peripherischer Richtung, entstehen, geht schon aus der Form und Grösse der sie umgebenden Zellen und den zeitlichen und räumlichen Verhältnissen ihrer Entstehung hervor. Sie bilden sich nämlich nur in solchen Geweben, die zugleich in radialer und tangentialer Richtung wachsen. Bildung dieser Intercellularen in Geweben mit nur tangentialer Einlagerung oder gar in solchen, deren Wachsthum in beiden Richtungen bereits erlosch, ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends beobachtet worden.

Besonders einfach und schön sind diese Gebilde im saftigen Paren-

chym vieler Wasserpflanzen (Taf. II, Fig. 5, Querschnitt der Wurzel von *Acorus Calamus*; Fig. 6, Querschnitt des Stammes von *Hippuris vulgaris*). Hier sind die luftführenden Intercellularen nur durch eine aus einer Zellschicht gebildete Wand getrennt. Schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium erlischt in den die Intercellularen trennenden Zellmauern die Einlagerung senkrecht zur Oberfläche des Intercellularraumes vollständig. Die Zellmauern wachsen daher ganz in derselben Weise, wie in einem gewöhnlichen Pflanzengewebe die Zellwände, und wir können ebenso, wie wir oben aus den Form- und Grössenänderungen der Zellen die Vertheilung der radialen Einlagerung herleiteten, dieselben Schlüsse auch hier aus den Formänderungen der Intercellularen ziehen. Während der anfänglichen Vergrösserung des ganzen Querschnitts behalten die Intercellularen ihre regelmässige polygonale Gestalt. Es findet also in allen Entfernungen vom Mittelpunkt dieselbe radiale Einlagerung statt (Satz A). Dann erlischt das Wachsthum des innern Gefässcyinders und nun beginnt auch eine Formänderung der Intercellularen, die mit der Umfangszunahme des ganzen Organes immer deutlicher wird. In der Wurzel von *Acorus* strecken dieselben sich sämmtlich radial, während im Stamme von *Hippuris* nur die innersten radial gestreckt sind, in einer mittleren Schicht bleiben sie isodiametrisch und die äussersten sind peripherisch gestreckt; zugleich zeigt uns die überwiegende Grössenzunahme der innersten Intercellularen, dass hier das Maximum der radialen Einlagerung liegt. Wir haben also hier ausserhalb eines Cylinders ohne radiale Einlagerung von innen nach aussen fortschreitend im ersten Falle (Fig. 5) eine beständige Steigerung, im zweiten eine continuirliche Abnahme der radialen Einlagerung (Zusatz zu Satz 2).

Die obigen Deductionen gingen von der Annahme aus, es geschehe die Einlagerung immer vollkommen den theoretisch geforderten Formänderungen der Flächenelemente entsprechend und die beobachteten Vergrösserungen der Zellen würden nur durch die Einlagerung in die Membranen, nicht aber durch elastische Dehnung derselben bewirkt. Diese Annahme ist auch richtig, so lange es sich darum handelt, aus den Form- und Grössenänderungen der Zellquerschnitte sich eine Vorstellung über die räumliche Vertheilung der radialen und tangentialen Einlagerung zu bilden, denn nur in seltenen Fällen (z. B. in der Rinde der Wurzel von *Archangelica officinalis* Taf. II, Fig. 7) wird ein so beträchtlicher Theil der Querschnittsfläche von Intercellularen bedeckt, dass die Form und Grösse der Zellen hierdurch in sichtbarer Weise beeinflusst wird.

Anders ist es aber, wenn es sich um eine mechanische Erklärung der stattfindenden Wachsthumsercheinungen handelt, dann kann schon eine sehr geringe Discrepanz in der radialen und tangentialen Einlagerung von grosser Bedeutung sein. Denn durch dieselbe wird immer ein Zug in der Richtung hervorgerufen, in welcher die Vergrösserung der Zellen

auch nur um ein Geringes hinter der theoretisch aus der Correlation von radialer und tangentialer Einlagerung abzuleitenden zurückbleibt. Wie schon in der Einleitung dargethan, ist das Auftreten von Spannungen innerhalb eines in die Dicke wachsenden Pflanzentheiles immer a priori zu erwarten. Ob dieselben sich aber nachweisen lassen, ist eine ganz andere Sache. Denn sowohl sehr dehnbare und dabei fast unelastische, als auch sehr elastische, aber wenig dehnbare Gewebe werden weder durch innere Zerreibungen noch durch Formänderungen, wenn man sie isolirt, uns erkennen lassen, dass ein Zug auf sie ausgeübt wurde. Ist dagegen das gedehnte Gewebe sehr dehnbar und elastisch, so sind wir oft im Stande, die zwischen den verschiedenen Gewebetheilen obwaltenden, mehr oder minder beträchtlichen Spannungen nachzuweisen.

Es ist klar, dass die innerhalb eines Gewebes auf einen Punkt wirkenden Querspannungen sich immer durch zwei senkrecht zu einander wirkende Spannkraften, eine radiale und eine tangentiale, ersetzen lassen, und zwar kann jede derselben activ (Druck) oder passiv (Zug) sein.

- 1) Wird ein Gewebe durch einen dasselbe umgebenden Ring von in peripherischer Richtung wachsenden Zellen gedehnt, so findet auf jeden Punkt desselben sowohl in radialer als auch in tangentialer Richtung ein Zug statt.
- 2) Liegt im Umkreis einer sich vergrößernden Gewebeschiebt ein durch dieselbe gespannter Cylindermantel, so wird derselbe überall in peripherischer Richtung gezerrt, in der radialen dagegen comprimirt.

Suchen wir uns nun eine Vorstellung über die Vertheilung der Querspannungen innerhalb eines wachsenden cylindrischen Organes zu bilden, so scheint die einfachste Methode die bisher so vielfach angewandte zu sein. Man legt dünne Querscheiben des zu untersuchenden Organes in einen Wassertropfen auf einer Glasseibe und halbirt dieselben durch einen scharfen Schnitt. Besitzen die Zellhäute eine hinreichende Dehnbarkeit und zugleich möglichst vollständige Elasticität, so bewirken die momentan stattfindenden Formänderungen der Zellen, wenn man die beiden Hälften wieder zusammenlegt, an gewissen Stellen ein Klaffen der Schnittländer, und man schloss nun, dass an den klaffenden Stellen die betreffenden Gewebepartien vorher in peripherischer Richtung gedehnt waren. Dieser Schluss ist nur dann richtig, wenn in dem zu untersuchenden Organ keine Längsspannungen stattfinden. Durch dieselben werden nämlich die Querspannungen in ganz auffallender Weise modificirt, und untersucht man eine dünne Querscheibe, in der die Längsspannungen so gut wie aufgehoben sind, in der angeführten Weise auf ihre Querspannungen, so ist es klar, dass man an derselben oft Querspannungen finden wird, die mit denen an unverletzten Internodium nicht übereinstimmen. So fand ich dünne Querscheiben aus dem Stamme von

*Symphytum officinale* ohne Querspannungen. Machte ich dagegen in ein unverletztes Internodium einen Längsschnitt, so zeigte das sehr beträchtliche Klaffen der Schnittländer die Querdehnung der Epidermis und, da der Schnitt auch nach dem Abziehen der Epidermis noch klaffte, auch der Rinde an. Der aus diesem Experiment gezogene Schluss ist richtig, denn durch dasselbe wird die Längsspannung nicht in merklicher Weise vermindert oder modificirt. Da die Längsspannung normal ist (Mark  $>$  Holz  $>$  Rinde), so begreifen wir nun auch, warum die Epidermis, in einer dünnen Scheibe ohne Längsspannung weit genug für das innere Gewebe, am unverletzten Internodium wegen der starken longitudinalen Dehnung auch in der Querriehung gedehnt ist, und warum andererseits das Mark hier auch in der Querriehung comprimirt sein muss. Es können sogar an dünnen Querscheiben Formänderungen sichtbar werden, die, wenn man aus ihnen den Spannungszustand des betreffenden Gewebes ohne weiteres erschliessen wollte, dem factischen Verhalten gerade entgegengesetzte Resultate geben würden. So fand ich an Querscheiben junger Internodien von *Rheum* die Epidermis am grössten, dort berührten die Schnittländer sich, während sie in ihrer ganzen innern Ausdehnung weit klafften. Da gleichzeitig sehr energische Längsspannungen bestehen, so sind wir bei dem Verhalten der Querscheiben nicht im Stande zu sagen, ob die dort beobachteten Querspannungen trotz der Längsspannungen am unverletzten Internodium fortbestehen, ob sie durch die letzteren gerade compensirt oder in die entgegengesetzten Spannungen umgewandelt werden. Auch hier zeigt ein Längsschnitt, am unverletzten Internodium angebracht, Klaffen der Schnittländer; die Epidermis ist also in der Querriehung gedehnt. Diese Methode kann uns in allen den Fällen, wo in dehnbaren Geweben die Spannungen nicht durch den Complex von physikalischen Eigenschaften der Zellen, den wir als grosse Wachstumsfähigkeit bezeichnen, immer wieder ausgeglichen werden<sup>1)</sup>, einen Aufschluss über das Bestehen einer peripherischen Dehnung der Rinde geben.

In jedem wachsenden Gewebe üben die einzelnen Zellen vermöge ihres Turgors einen oft sehr beträchtlichen Druck auf einander aus. Ein in einer Richtung auf die Zellen wirkender Zug bewirkt, wenn er eine gewisse Grenze nicht überschreitet, zuvörderst nur eine Verminderung des gegenseitigen Drucks der Zellen in dieser Richtung. Dann aber bei stär-

1) Ein sehr hübsches Beispiel bietet uns in dieser Richtung *Daucus Carota*. Macht man in eine Möhre einen Längsschnitt, der nur die Zellen der primären Rinde von einander trennt, so findet kein Klaffen statt. Wird dagegen auch die secundäre Rinde mit durchschnitten, so zeigt das energische Klaffen der Wundländer die bedeutende Dehnung der secundären Rinde an. Hier findet man also die Verschiedenheit, die man gewöhnlich an verschiedenartigen Organen derselben Pflanze oder an verschiedenen Pflanzen beobachtet, an zwei sonst nicht sehr verschiedenen Geweben desselben Organs.

kerer passiver Spannung des betreffenden Gewebes macht dieselbe sich auch direct als Zug bemerklich und bewirkt in vielen Fällen die Bildung von Spalten zwischen den einzelnen Zellen. Nicht die Richtung, wohl aber das Vorhandensein von solchen Spalten innerhalb eines wachsenden Pflanzentheils ist theoretisch wichtig. Denn die Richtung derselben steht, wie in der Einleitung auseinander gesetzt, gewöhnlich in keiner directen Beziehung zur Richtung der wirkenden Spannkkräfte. Ihr Vorhandensein aber ist ein sicherer Beweis, dass zur Zeit ihrer Entstehung ein mehr minder beträchtlicher Zug von aussen auf das betreffende Gewebe ausgeübt wurde. Die Befürchtung, durch Artefacte geläuscht zu werden (Zerreissung des Gewebes während der Präparation und durch dieselbe), ist in den sehr zahlreichen Fällen ausgeschlossen, wo man, wie im Mark von *Aesculus hippocastanum*, im Holzparenchym der Wurzel von *Archangelica officinalis* in der Rinde von *Clematis recta* u. s. w., ein Auswachsen der umgebenden Parenchymzellen in den gebildeten Hohlraum hinein beobachten kann.

Finden wir nun im centralen nicht mehr wachsenden Gewebe dickerer Wurzeln von *Archangelica officinalis* (Taf. II, Fig. 7) radial verlaufende Spalten, so wissen wir, dasselbe muss von aussen liegenden Gewebemassen gezerrt sein und zwar ebensowohl in radialer als in peripherischer Richtung (Satz 1). Der radiale Verlauf der Intercellularen hat seinen Grund in der Anordnung der Zellen und vielleicht auch in der geringeren Cohäsion der Zellhäute in dieser Richtung. Da der Bau der Wurzelrinde, deren Zellen gar nicht in radialer Richtung und mit Ausnahme der wenigen äussersten Schichten nur wenig in peripherischer Richtung wachsen, gleichfalls auf das Vorhandensein von radialem Druck und peripherischer Dehnung innerhalb derselben hinweist (man vergleiche Satz 2), so folgt hieraus unmittelbar, dass die auf dem ganzen Querschnitt beobachteten Spannungserscheinungen zurückzuführen sind auf das Wachsthum der cambialen Zone. In derselben findet sowohl radiale als peripherische Einlagerung statt, und zwar geschieht die letztere nicht in dem durch die Vergrösserung des Radius bedingten, sondern in einem grösseren Verhältniss. — Ueberall, wo die cambiale Zone innen an weiches wenig dehnbares Gewebe angrenzt, in dem die radiale und die tangentielle Einlagerung geringer sind, als sie der Umfangszunahme der cambialen Zone entsprechend sein müssten, können wir das Auftreten von Intercellularen im centralen Gewebecylinder beobachten, und hieraus das Vorhandensein von Spannungen (Satz 1) erschliessen, die direct durch's Experiment zu constatiren uns fast immer unmöglich ist. Grenzt dagegen die cambiale Zone im Innern an einen festen Holzkörper, so kann man schon vermuthen, dass auch hier ähnliche Verhältnisse obwalten. Beobachtungen, durch welche diese Vermuthung zur Gewissheit würde, sind aber unmöglich.

Die experimentelle Constatirung von Spannungen in der Rinde nach Ausbildung des Cambiumringes ist nach der oben auseinandergesetzten Methode fast immer leicht ausführbar. Ausserdem weist häufig das mikroskopische Bild des Querschnitts der Rinde direct auf dieselben hin. Entweder findet man eine Schicht von Zellen, die durch die Ausdehnung des inneren Gewebes zerdrückt sind (Taf. II, 3), und man ist also im Stande, hieraus die gleichzeitig stattfindende peripherische Dehnung der Rindenzellen zu folgern, oder Zerreibungen des Rindengewebes deuten auf die peripherische Zerrung desselben hin (Rindenstrahlen von *Anona cherimolia* Taf. I, 4) und lassen so auf den gleichzeitig stattfindenden radialen Druck schliessen, dessen Folgen man nicht selten gleichzeitig direct beobachten kann (primäre Rinde von *Anona* Taf. I, 4, oben links).

Die Spannungen während des der Ausbildung der cambialen Zone vorausgehenden Dickenwachsthums nachzuweisen, war mir bis jetzt unmöglich. Nur die während dieser Entwicklungsperiode stattfindende Dehnung der Epidermis konnte ich constatiren. Direct ergab sie sich am hypocotylen Glied der Keimpflanzen von *Helianthus annuus* durch das Klaffen der Ränder eines Längsschnitts. Bei *Clematis recta*, *Clematis montana* u. a. Pfl. konnte ich sie aus der mikroskopischen Vergleichung verschieden alter Querschnitte folgern. Die anfangs tiefgefurchten Internodien runden sich, während sie in die Dicke wachsen, immer mehr ab, so dass die ältern Internodien eine glatte Epidermis und einen nahezu kreisförmigen Querschnitt haben. Auf Querschnitten sieht man, wie die straff gespannte Epidermis sich zusammen mit den äussersten Zellsehichten der Rinde an den den Furchen entsprechenden Stellen vom innenliegenden Gewebe abgehoben hat (Taf. II, Fig. 4), ein Verhalten, das sich nur auf diese Weise erklären lässt. Bei andern runden Internodien, die in ihren ersten Entwicklungsstadien ebenfalls kantig sind, beobachtet man an den vertieften Stellen ein vermehrtes radiales Wachstum der äussersten Rindenzellen während der Abrundung. Man findet hier also dieselbe durch die physikalischen Eigenschaften der betreffenden Zellen bedingte Differenz, wie bei der Dehnung der Rinde durch das Wachstum der cambialen Zone. — Auch an den meisten von Anfang an runden Organen kann man auf mikroskopischem Wege die peripherische Dehnung der Epidermis constatiren. In den jüngsten Entwicklungsstadien derselben ist die Membran jeder einzelnen Epidermiszelle bogig nach aussen gewölbt. Die Wölbung derselben wird aber immer geringer, je dieker das betreffende Organ wird, und sehr bald verschwindet sie vollkommen. Dies ist nur dann möglich, wenn ein starker peripherischer Zug dem fortdauernden Abrundungsbestreben der Zellen entgegenwirkt.

In der Wurzel von *Acorns Calamus* ist die Epidermis durch das innenliegende Rindenparenchym sehr stark in peripherischer Richtung gedehnt. Leider mangelte es mir an brauchbarem Material, um bei *Hippuris* die

Vertheilung der auch hier unzweifelhaft vorhandenen Spannungen constatiren zu können.

Betrachten wir mit NÄGELI und SACS das Wachsthum derjenigen Zell-complexe, durch deren Vergrößerung Spannungen in einem Organ hervorgerufen werden, als eine Ursache des diesen Spannungen folgenden und sie mehr oder minder ausgleichenden Wachsthum's anderer geweblich mit ihnen verbundener Zellen, und unterscheiden wir demgemäss auch beim Dickenwachsthum cylindrischer Organe activ und passiv wachsende Gewebeschichten, so ist hiermit, wie ich glaube, der erste Schritt zu einer weitergehenden mechanischen Erklärung dieser Wachsthumsvorgänge gethan. Wir können die oben für die Spannungen ausgesprochenen Sätze nun auch so formuliren:

- 1) Wird ein wachsthumfähiges Gewebe durch einen dasselbe umgebenden Ring von in peripherischer Richtung wachsenden Zellen gedehnt, so zeigt dasselbe sowohl in radialer als auch in tangentialer Richtung passives Wachsthum.
- 2) Liegt im Umkreis einer activ wachsenden Gewebeschicht ein durch dieselbe gespannter Cylindermantel, so wird in demselben nur in peripherischer Richtung passives Wachsthum hervorgerufen.

Beispiele für den ersten Satz bietet uns das durch das sich bildende Cambium in radialer und tangentialer Richtung gedehnte Mark vieler Pflanzen.

Den zweiten Fall finden wir überall in der Rinde von Wurzeln und Stämmen, während des cambialen Dickenwachsthum's desselben. Analog verhält sich die Rinde der in die Dicke wachsenden baumartigen Liliaceen (Querschnitt des Stammes von *Dracacna*, SACS, Lehrbuch IV Aull. Fig. 104 pag. 130), sowie die Zellen der Vaginula bei *Polytrichum commune*. Die Rindenzellen wachsen passiv in peripherischer Richtung und ich will hier noch einmal darauf hinweisen, dass es für die theoretische Behandlung dieser Wachsthumsvorgänge ganz gleichgültig ist, ob man in jedem speciellen Falle die das passive Wachsthum der Rinde hervorrufende peripherische Dehnung derselben durch's Experiment oder an der Bildung von Intercellularen demonstriren kann oder nicht.

Vielleicht dürfen wir noch einen Schritt weiter gehen, indem wir annehmen, dass auch in den activ wachsenden Geweben die Einlagerung ursprünglich nur in einer Richtung (radial oder tangential) stattfindet, und dass das Wachsthum in der andern Richtung in derselben Weise durch die resultirenden Spannungen hervorgerufen, also passiv ist.

In welcher Richtung wir actives und in welcher wir passives Wachsthum in den activ wachsenden Gewebeschichten annehmen sollen, darüber kann uns häufig das Verhalten der mit demselben verbundenen und durch sie gedehnten Gewebecomplexe Aufschluss geben. So lassen sich die auf

dem Querschnitt eines Stammes oder einer Wurzel mit cambialen Dickenwachsthum beobachteten Erscheinungen recht wohl durch ein actives tangentialcs Wachstum der cambialen Zone erklären, während die Annahme eines activen radialen Wachsthumcs dieser Zone zwar für das Verständniss des tangentialen Wachsthumcs in derselben und in der Rinde ausreicht, sich dagegen für die Erklärung der Dehnung des Markes als ungenügend erweist.

### A n h a n g.

Oben bei Aufstellung der Sätze über die Formänderungen der Zellquerschnitte haben wir die Zellen geradezu wie Flächenelemente behandelt, also angenommen, dass innerhalb der Querschnittsfläche einer Zelle die radiale Einlagerung constant sei.

Bei der mathematischen Deduction können und müssen wir von unendlich kleinen Flächenelementen ausgehen. Taf. 1, Fig. 4 zeigt ein solches Flächenelement. Seine gleich langen radialen und tangentialen Seiten seien  $dr$  und  $b$ ;  $r$  sei seine Entfernung vom Mittelpunkt.

Nachdem das Organ gewachsen ist (Taf. 1, Fig. 2), ist  $dR$  aus  $dr$ ,  $B$  aus  $b$  geworden. Die Entfernung des Flächenelements vom Mittelpunkt ist nunmehr  $R$ . Der radiale und der tangentialc Durchmesser des vergrößerten Flächenelements  $dR$  und  $B$  sind im Allgemeinen verschiedene Grössen; dasselbe ist zum Rechteck geworden. Es ist

$$dR = n \cdot dr$$

$$B = m \cdot b = m \cdot dr.$$

Die Grössen  $n = \frac{dR}{dr}$  und  $m = \frac{B}{dr}$  bezeichne ich als die Coefficienten des radialen und des tangentialen Wachsthumcs. Da  $B : b$  oder  $B : dr = R : r$ , so ist auch

$$m = \frac{R}{r}.$$

Man kann somit das radiale Wachstum als Wachstum der einzelnen Elemente des Radius, das tangentialc Wachstum als Wachstum der ganzen Radien der betreffenden Flächenelemente auffassen. Bei gegebener Vertheilung des radialen Wachsthumcs können wir somit das aus der Vergrößerung des ganzen Radius resultirende tangentialc Wachstum jedes Flächenelements leicht bestimmen, woraus die Formänderung jedes Flächenelements sich dann von selbst ergibt.

Ist  $dR = B$ , also auch  $n = m$ , so bleibt dasselbe ein Quadrat. In allen andern Fällen wird es zu einem Rechteck, dessen radiale Seite ( $dR = n \cdot dr$ ) sich zur tangentialen ( $B = m \cdot dr$ ) verhält wie  $n : m$ .

Unsere Aufgabe ist also, in jedem einzelnen Falle zu bestimmen, ob der Coefficient des tangentialen Wachsthum's ( $\frac{R}{r} = m$ ) dem des radialen ( $\frac{dR}{dr} = n$ ) gleich, oder ob er grösser oder kleiner ist. Ist  $\frac{R}{r} > \frac{dR}{dr}$ , so resultirt ein tangential, ist  $\frac{R}{r} < \frac{dR}{dr}$ , so resultirt ein radial gestrecktes Rechteck.

A) Ist die radiale Einlagerung in allen Entfernungen vom Mittelpunkt gleich, ist also überall  $\frac{dR}{dr}$  eine Constante, so folgt daraus, dass

auch  $\frac{R}{r}$  constant ist, und zwar ist  $\frac{R}{r} = \frac{dR}{dr}$ . Denn aus jedem  $dr$  wird ein  $dR = n \cdot dr$ , folglich wird aus der Summe aller  $dR$  aus  $r$ , die Summe aller  $dR$ ,  $R = n \cdot r$ . Da die Coefficienten des radialen und des tangentialen Wachsthum's gleich sind,  $\frac{dR}{dr} = \frac{R}{r}$ , so verändern die Flächenelemente ihre Form nicht.

Dasselbe findet man natürlich, von überall gleicher tangentialer Einlagerung ausgehend ( $\frac{R}{r} = \text{constans}$ ).

B) Steigert sich die radiale Einlagerung von innen nach aussen, so ist für jedes Flächenelement  $\frac{dR}{dr} > \frac{R}{r}$ , also in jeder Entfernung vom Mittelpunkt werden die Flächenelemente zu radial gestreckten Rechtecken. Sind  $dR$ ;  $dR_1$ ;  $dR_2$ ;  $dR_3$  die radialen Durchmesser von  $k$  auf einem Radius hinter einander liegenden vergrösserten Flächenelementen, von denen  $dR_3$  den innersten,  $dR$  den äussersten angehört, so folgt aus der gegebenen Vertheilung der radialen Einlagerung, dass

$$dR > dR_1 > dR_2 > dR_3 \text{ u. s. w. ;}$$

es ist also auch

$$\frac{dR}{dr} > \frac{dR + dR_1}{dr + dr} > \frac{dR + dR_1 + dR_2}{dr + dr + dr} \text{ u. s. w.}$$

Nun ist aber:

$$\begin{aligned} R &= dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \dots \\ r &= dr + dr + dr + dr + \dots \end{aligned}$$

und da

$$\frac{dR}{dr} > \frac{dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \dots}{dr + dr + dr + dr + \dots},$$

ist auch

$$\frac{dR}{dr} > \frac{R}{r} \text{ oder } n > m \text{ und } dR > B.$$

Das Verhältniss der radialen und der tangentialen Seiten der so entstehenden radial gestreckten Rechtecke  $dR : B$  ist im Allgemeinen veränderlich, d. h. es entstehen in verschiedenen Entfernungen vom Mittelpunkt verschiedene radial gestreckte Rechtecke. Nur in gewissen speciellen Fällen sind alle entstehenden Rechtecke ähnlich ( $dR : B = \text{const.}$ ).

Ist z. B.

$$dR = \frac{3}{2} \sqrt{r} dr$$

und dem entsprechend

$$R = \int_0^r \frac{3}{2} \sqrt{r} dr = \sqrt{r^3},$$

so ist

$$n = \frac{dR}{dr} = \frac{3}{2} \sqrt{r}; \quad m = \frac{R}{r} = \sqrt{r},$$

also

$$dR : B = n : m = 3 : 2,$$

d. h. bei dieser Vertheilung der radialen Einlagerung entstehen aus quadratischen Flächenelementen in allen Entfernungen vom Mittelpunkt Rechtecke, deren radiale Seite sich zur tangentialen verhält wie 3 : 2.

- C) In derselben Weise findet man unter der Annahme, dass die radiale Einlagerung von innen nach aussen stetig abnimmt, dass in allen Entfernungen vom Mittelpunkt der Coefficient des tangentialen Wachstums grösser als derjenige des radialen ist.

Denn es ist

$$dR < dR_1 < dR_2 < dR_3 \text{ u. s. w.},$$

also auch

$$\frac{dR}{dr} < \frac{dR + dR_1 + dR_2 + dR_3 + \dots}{dr + dr + dr + dr + \dots}$$

oder

$$\frac{dR}{dr} < \frac{R}{r}; \quad n < m, \quad dR < B.$$

Anstatt durch Schattirung die Vertheilung der radialen Einlagerung anzugeben, wie es in Taf. I, Fig. 3 geschehen ist, kann man dieselbe auch durch eine Curve ausdrücken, indem man  $R = f(r)$  in ein System von rechtwinkligen Coordinaten einträgt. Diese Methode ist besonders dann sehr bequem, wenn es darauf ankommt, für complicirte Combinationen von Flächen verschiedener radialer Einlagerung die Formänderungen der Flächenelemente a priori zu bestimmen. Sämmtliche derart construirte Curven liegen innerhalb einer Fläche, die durch 2 Linien begrenzt wird, von denen die

eine um  $45^\circ$ , die andere um  $90^\circ$  gegen die Abscissenaxe geneigt ist, und für alle ist im Coordinatenanfangspunkt  $r = 0$  und  $R = 0$ .

Man erhält so eine directe graphische Darstellung der Formänderungen, welche die Flächenelemente erleiden müssen, denn es ist

$$\begin{aligned} dR : B &= \frac{dR}{dr} : \frac{R}{r} \\ &= r : \frac{R \cdot dr}{dR} \\ &= r : \text{subtang.} \end{aligned}$$

Die den obigen 3 Sätzen entsprechenden Curven sind:

- A) eine gerade Linie,
- B) eine gegen die Abscissenaxe convexe Curve,
- C) eine gegen dieselbe concave Curve.

Wegen der Relation  $dR : B = r : \text{subtang}$  sind die Flächenelemente radial gestreckt, wenn  $r > \text{subtang}$ , also der Punkt, wo die Tangente eines Punktes der betreffenden Curve die Abscissenaxe schneidet, auf der Seite des Coordinatenanfangspunktes liegt, nach der hin man  $r$  auf die Abscissenaxe aufgetragen hat. Ist  $r < \text{subtang}$ , so liegt dieser Punkt auf der andern Seite des Coordinatenanfangspunktes; die Flächenelemente sind tangential gestreckt. Für  $dR = B$  ist  $r = \text{subtang}$ , d. h. die Tangente schneidet die Abscissenaxe im Coordinatenanfangspunkt. Die Unterscheidung der 3 Hauptfälle und die Natur der entsprechenden Curven ergibt sich unmittelbar, wenn man, wie dies oben geschehen ist, von den verschiedenen Werthen von  $dR$  (dem Vorzeichen des zweiten Differenzialquotienten) ausgeht.

Weniger einfach und übersichtlich sind die Verhältnisse, wenn man von dem tangentialen Wachstum der Flächenelemente ausgehend das radiale Wachstum derselben und das Verhältniss beider herleiten will. Zur Unterscheidung der verschiedenen Fälle ist es dann doch nöthig, zunächst die Vertheilung der radialen Einlagerung zu bestimmen, und man gelangt so auf einem Umwege zu denselben Resultaten, die sich uns bei den obigen Voraussetzungen mit der grössten Leichtigkeit fast von selbst ergaben.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Detlefsen Emil

Artikel/Article: [Ueber Dickenwachsthum cylindrischer Organe 18-45](#)