

## VIII.

# Ueber Zellenanordnung und Wachsthum.

Von

**Julius Sachs.**

(Hierzu Tafel V.)

Meiner früheren Abhandlung »Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen« schliesst sich das hier Folgende ergänzend und weiter ausführend unmittelbar an. Besonders sind es zwei Punkte, zu deren Bereinigung das hier zu Sagende beitragen möchte. Erstens wollte ich zeigen, dass gewisse Fälle schiefwinkliger Schneidung der Anti- und Periclinen nicht als Ausnahmen des Principis der rechtwinkligen Schneidung der Theilungswände zu betrachten sind, sondern eher zu seiner weiteren Begründung beitragen; und zweitens möchte ich noch einmal die Aufmerksamkeit auf das ursächliche Verhältniss zwischen Zelltheilung und Wachsthum lenken, da ich, im Gegensatz zu der jetzt herrschenden Meinung, das Wachsthum für eine Bedingung der Zelltheilung, nicht aber diese als die Ursache des Wachsthums betrachte, und weil das Princip von der rechtwinkligen Schneidung der Theilungswände dazu beiträgt, das wahre Causalverhältniss klar zu legen.

Betreffs des ersten Punktes, der schiefwinkligen Schneidungen von Anti- und Periclinen, hat mir die aufmerksame Betrachtung des Verlaufs der Markstrahlen im Holz das gewünschte Verständniss eröffnet, weshalb ich auch mit der Darlegung dieser Betrachtungen hier sogleich beginne.

### § 1. Verlauf der Markstrahlen durch die Jahrringe des Holzkörpers.

Es ist bekannt, dass, wenn ein aus einem Cambiumring entstandener Holzkörper auf dem Querschnitt genau concentrische Jahrringe zeigt, die stärkeren Markstrahlen (Spiegelfasern) alsdann geradlinig und in genau radialer Richtung verlaufen, und jeder Botaniker weiss, dass die nächste Ursache dieser Erscheinung in der Art und Weise liegt, wie die Zellen des Cambiumringes sich theilen, nämlich (auf dem Querschnitt gesehen) ausschliesslich durch Wände, welche entweder der Peripherie parallel sind oder auf ihr rechtwinklig stehen, d. h. radiale Richtung haben. Dass die dadurch gegebene Anordnung der Holzelemente auf dem Querschnitt der

cambialen Schicht auch im fertigen Holze so vollkommen erhalten bleibt. erklärt sich aus verschiedenen Ursachen; vor Allem aus dem verhältnissmässig sehr geringen Wachsthum derselben, wodurch namhafte Störungen der ursprünglichen Anordnung ohnehin ausgeschlossen sind; andererseits aber auch aus der Vertheilung der Wachstumsbedingungen, zumal des in tangentialer und radialer Richtung herrschenden Druckes, dem die wachsenden Holzelemente (im Querschnitt betrachtet) ausgesetzt sind. Diese Bedingungen der Erhaltung der ursprünglichen Anordnung werden aber sofort gestört, wenn einzelne Holzelemente, z. B. die Gefässe, unabhängig von den übrigen schon in der cambialen Zone ein lebhaftes Wachsthum erfahren. In diesem Falle werden die umgebenden andersartigen Bestandtheile des Gewebes bei Seite geschoben, der radiale Verlauf der Holzzellreihen gestört und ganz besonders auch die benachbarten sehr schmalen (nur mikroskopisch sichtbaren) Markstrahlen zu bogigem Verlauf gezwungen. Die mehrschichtigen dicken Markstrahlen jedoch geben nicht nach, sie werden durch das Wachsthum der Gefässröhren in ihrem Verlaufe radial nach aussen nicht oder doch nicht merklich gestört. Auf diese dickeren, in ihrem Verlaufe ungestörten Markstrahlen kommt es mir hier aber ausschliesslich an, da sie mit unbewaffnetem Auge sichtbar sind und die folgenden Betrachtungen einen freien Ueberblick über ganze umfangreiche Holzquerschnitte erheischen, was ja nur mit unbewaffnetem Auge erreichbar ist.

Was mich nämlich hier allein interessirt, ist der Verlauf der stärkeren Markstrahlen durch die aufeinanderfolgenden Jahrringe des Holzes. Bilden diese concentrische Kreise und laufen jene genau radial, so ist dies die nothwendige Folge des im Cambium herrschenden Principes der rechtwinkeligen Schneidung der Wandrichtungen, worauf ich deshalb besonders Werth lege, weil hier der Sachverhalt von jeher so aufgefasst worden ist und niemals Widerspruch erfahren hat. Es ist mir aber nicht bekannt, ob Jemand sich schon die Frage vorgelegt hat, wie denn die Markstrahlen dann verlaufen, wenn die Jahrringe nicht concentrische Kreise bilden, sondern irgend beliebige Formen haben. Dieser Fall ist nämlich der gewöhnliche, denn der als typisch oben zuerst genannte Fall kommt verhältnissmässig nur selten vor; ganz gewöhnlich sind die Jahrringe auf verschiedenen Seiten des Holzkörpers sehr verschieden dick, ihre Umrisse sind nur selten Kreise, oft vielmehr oval oder elliptisch und noch öfter von ganz unbestimmter Form. Häufig sind sämmtliche Jahrringe auf derselben Seite des Markes an dünnsten, um nach der entgegengesetzten sich zu verdicken; nicht selten aber wechselt der Ort des geringsten Zuwachses so, dass, wenn er z. B. für 40 Jahrringe auf der Ostseite liegt, er für die folgenden auf der Südseite oder Westseite liegen kann; ja es kommt vor, dass jeder Jahrring von ungleichmässiger Dicke sein Zuwachsmilieu nach einer anderen Richtung kehrt.

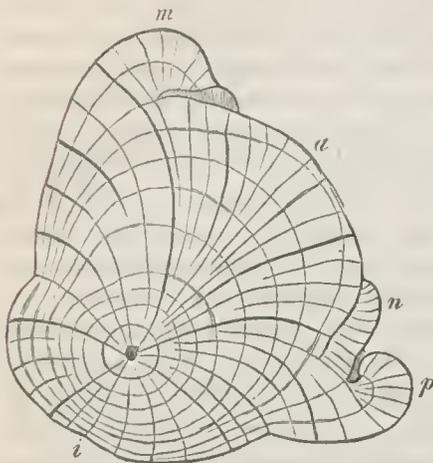
Die Frage ist nun, wie verhalten sie in solchen Fällen die Markstrahlen? schneiden sie auch hier die Jahrringe rechtwinkelig? und wenn nicht, welche Abweichungen finden dann statt? Die entsprechenden Zelltheilungen finden ja immer im Cambium statt und die Anordnung der Holzelemente (Holz- und Markstrahlen) ist nur das fixirte Bild der Wechselbeziehungen zwischen Wachstum und Theilungsrichtungen in der cambialen Zone. Dabei hat die Behandlung dieser Frage an den Holzquerschnitten einen ganz besonderen Vorzug vor den meisten Untersuchungen an Vegetationspunkten und anderen jüngsten Organen; während es bei diesen nach der herkömmlichen Anschauungsweise oft fraglich bleibt, wie das Wachstum auf der gesehenen Schnittfläche vertheilt ist, da es meist an bestimmten Marken fehlt, es daher unmöglich ist, die Beziehungen zwischen Wachstum und Theilungsrichtungen oder Zellenanordnung genau festzustellen, kann dagegen betreffs der Vertheilung des Wachstums auf der Querschnittsfläche eines Holzkörpers oder eines einzelnen Jahrringes niemals ein Zweifel entstehen. Von der Herbstgrenze eines vorjährigen Holzringes ausgehend, ist der ganze diesjährige Ring überall aus den Theilungen einer Cambiumzone entstanden, die ringsum demselben Modus folgen, und nur insofern sind Verschiedenheiten möglich, als das Wachstum der cambialen Zone selbst an verschiedenen Orten der Peripherie stärker oder schwächer sein kann, und ob und in welchem Grade dies der Fall ist, zeigt der radiale Durchmesser des Jahrringes an der fraglichen Stelle.

Bevor ich nun auf die gestellte Frage näher eingehe, möchte ich zunächst noch in Kürze auf die nicht unwichtige Thatsache hinweisen, dass die bei dem Austrocknen des Holzes, zumal dickerer Klötze von nicht zu beträchtlicher Länge (etwa 5—10 cm) entstehenden Risse immer genau in der Richtung der Markstrahlen verlaufen, so dass diese, wenn auch dieht gedrängt, von den Rissen doch niemals durchbrochen werden, wobei zugleich noch der Umstand hervortritt, dass die ersten und stärksten (am weitesten klaffenden) Risse gewöhnlich auf der Seite des schwächsten Zuwachses entstehen, d. h. auf der Seite, wo alle Jahrringe am dünnsten sind. Dieses Verhalten kann zur Beurtheilung der molecularen Structur des Holzes und ihrer Beziehung zum Wachstum ebenso verwerthet werden, wie die Rissbildungen in den Stärkekörnern zur Beurtheilung ihrer Structur von NÄGELI verwendet worden sind. Doch erwähne ich die Thatsache nur, um darauf hinzuweisen, dass für meinen hier verfolgten Zweck statt der Markstrahlen selbst auch die durch Austrocknen entstandenen Risse benutzt werden könnten; sie durchsetzen die Jahrringe unter denselben Winkeln, wie die Markstrahlen, und wenn diese zu fein und undeutlich sind, kann man ihren Verlauf aus dem der Risse erkennen.

Auf die oben gestellte Frage zurückkommend, lehrt nun die Beobachtung sehr zahlreicher Holzquerschnitte, dass für gewöhnlich, auch wenn

die Holzringe sehr unregelmässig gewachsen sind, die Markstrahlen und Risse sie rechtwinkelig durchschneiden, dass diese also orthogonale Trajectorien jener sind. Ist jedoch die Dickenzunahme der Ringe nach einer Richtung hin eine sehr beträchtliche, so dass die Dicke der Ringe an der Seite des maximalen Zuwachses das Vielfache von der auf der Seite des minimalen beträgt, so kann die rechtwinkelige Schneidung eine Störung erfahren, aber so, dass diese einer bestimmten, vom Wachstum abhängigen Regel unterliegt. Hierbei sind die sehr seltenen Fälle nicht in Betracht gezogen, wo Markstrahlen an der Grenze von Herbst- und Frühlingsholz plötzliche Knickungen erfahren, um dann in weiterem Verlaufe wieder der Regel zu folgen; solche Fälle sind offenbar auf plötzliche Störungen des Wachsthum zurückzuführen, deren genauere Untersuchung allerdings erwünscht wäre.

Fig. 1.



Querschnitt des Holzkörpers eines Astes von *Prunus cerasifera*, der vor zwei Jahren auf der Seite *a* entrindet worden war, wodurch bei *m*, *n*, *p* Ueberwältigungen entstanden sind. Die dicken Linien, welche die Jahrringe vom Mark nach auswärts durchbrechen, sind Risse, durch Austrocknung entstanden; die dünneren gleichlaufenden Linien bedeuten einige der zahlreichen sichtbaren Markstrahlen.

Sind die Grenzen der Holzringe scharf und die Markstrahlen deutlich sichtbar, so kann man schon durch sorgfältige Betrachtung der Kreuzungsstellen beider sich überzeugen, dass die Durchschneidung eine wenigstens nahezu rechtwinkelige ist, auch wenn die Ringe in ihrem Verlauf um das Mark sehr verschiedene Dicke haben und die Markstrahlen in Folge davon nicht mehr geradlinig verlaufen, sondern Biegungen machen und bei sehr unregelmässiger Vertheilung der Dickenzunachse sogar geschlängelt erscheinen. So wie bei Vegetationspunkten, Embryonen und anderen Meristemgebilden gewinnt man aber auch hier am einfachsten und raschesten die notwendige Orientirung, wenn man rein schematische Bilder construirt, wo bei beliebiger Unregelmässigkeit der Jahrringe diese von rechtwinkelig schneidenden Linien durchsetzt werden; es fragt sich dann, ob die so construirten willkürlichen Bilder mit den an wirklichen Holzquerschnitten gesehene übereinstimmen. Fig. 1 Taf. V ist eine solche Construction, für welche der sehr häufig vorkommende Fall, dass eine Anzahl von Holzringen ihre geringste Dicke auf der einen Seite (*S*), ihre grösste auf der entgegengesetzten Seite (*N*) haben, zu Grunde gelegt

ist. Zur Vereinfachung ist dabei angenommen, dass (wie es auch wirklich annähernd vorkommt) die Holzringe von Kreisen begrenzt sind, die aber, um jener Forderung zu genügen, nothwendig excentrisch sein müssen. Auf der Linie  $SN$  sind die mit 1, 2, 3 . . . 7 bezeichneten Punkte die Mittelpunkte der Kreise I, II . . . VII, welche die Holzringgrenzen darstellen. Zieht man nun von dem im Mark liegenden Mittelpunkte 1 einige Radien (Markstrahlen), etwa in den Richtungen nach  $N$ ,  $O$ ,  $S$ , und in den zwischenliegenden Richtungen nach dem Kreise I hin, so treffen sie diesen rechtwinkelig. Legt man nun das Lineal an den Punkt 2 und an den Endpunkt des Radius bei  $a$  und zieht die Linie  $ab$ , so steht diese zwar ein wenig schief auf I, aber senkrecht auf II; legt man ferner das Lineal an die Punkte 3 und  $b$  und zieht die Linie  $bc$ , so steht diese wieder ein wenig schief auf II, aber rechtwinkelig auf III u. s. w. Man construirt auf diese Art den Markstrahl  $abcdefr$ , der die Kreise I, II . . . VII um so genauer rechtwinkelig schneidet, je näher die Centra 1, 2 . . . 7 aneinander liegen. Ist diese Construction auch nicht absolut genau, so lässt sie sich doch der Forderung beliebig annähern und man gewinnt jedenfalls ein der rechtwinkelligen Schneiden von Holzringen und Markstrahlen hinreichend angenähertes Bild. Ein durchaus genaues Schema betreffs der rechtwinkelligen Schneiden würde man gewinnen, wenn man beliebige gerade Linien nach verschiedenen Richtungen hin divergiren lässt, aus den Durchschnittspunkten je zweier benachbarter Kreisbögen zieht, so dass diese sich zu einer continuirlichen Linie verbinden, die den Verlauf eines Markstrahles darstellt; für welchen nun die zugehörigen kreisförmigen (aber excentrischen) Holzringe leicht zu construiren sind, indem man die divergirenden geraden Linien als Tangenten an den Kreuzungsstellen von Markstrahl und Holzringen betrachtet. Diese allerdings umständliche, aber genaue Construction ergiebt dieselben Bilder, wie sie durch die einfache oben beschriebene gewonnen worden. Es lässt sich aber auch ohne diese Construction ganz allgemein zeigen, dass die orthogonal-trajectorischen Markstrahlen so, wie es in Fig. 4 Taf. V dargestellt ist, ihre Convexität jedesmal dem breiteren Theile der Holzringe (die nicht einmal kreisförmig zu sein brauchen), ihre Concavität dem schmälern zukehren müssen; man bemerkt leicht, dass in der eitrten Figur alle rechtwinkelig schneidenden Markstrahlen nach  $S$  hin concav, nach  $N$  hin convex sind.

Einen etwas complicirteren Fall zeigt Fig. 2 Taf. V. Für die Holzringe I—V liegt das Zuwachsminimum nach  $n$  hin, für die folgenden VI bis IX aber nach  $S$  hin. Im Uebrigen ist die Construction ganz wie bei Fig. 4 durchgeführt: man bemerkt aber, dass mit der Veränderung des Wachstums der Jahrringe auch die Krümmung der Strahlen sich ändert; der Strahl  $abcde$  z. B. ist bis zum Kreise V convex nach  $S$  hin, von dort aus wird sein Lauf  $efghk$  dagegen concav nach  $S$  hin. Es leuchtet ein, dass, wenn man die Mittelpunkte der Kreise I—IX nicht in der Linie  $SN$  (bei

1—5, 6—9) liegen liesse, sondern dieselben ganz beliebig vertheilte, so würde der Strahl *adk* eine entsprechende Schlingelung erfahren, an jedem Jahrringe aber seine Convexität nach der dickeren Seite desselben hinkehren.

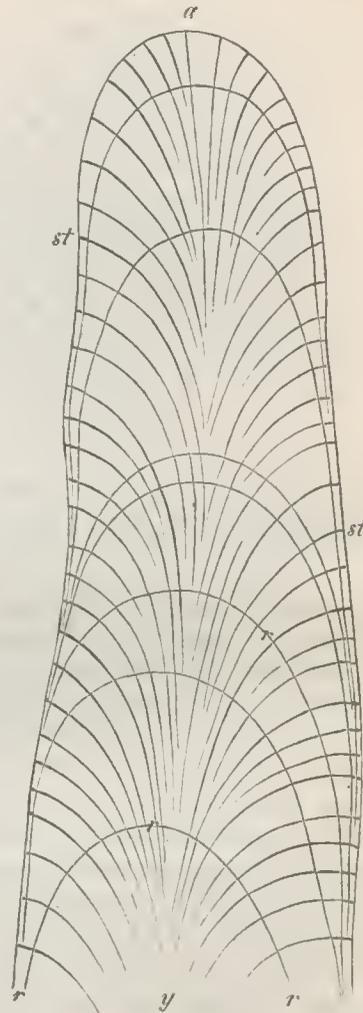
Es genügt für meinen Zweck, derartige Constructionen mit Hilfe von excentrischen Kreisen vorzunehmen, obgleich die wirklichen Jahrringe gewöhnlich anders geformt sind. Das Wesentliche und Uebereinstimmende mit diesen aber liegt darin, dass diese letzteren nach verschiedenen Richtungen hin an Dicke zu- oder abnehmen, was durch excentrische Kreise hinlänglich erreicht wird. Vergleicht man nun mit den Bildern Fig. 1 und 2 Taf. V, welche durch Construction mit rechtwinkliger Schneidung der Ringe und Strahlen gewonnen sind, die hier in den Text gedruckten Abbildungen von Holzquerschnitten<sup>1)</sup>, so erkennt man sofort (z. B. Fig. 1 p. 188), dass auch hier sämtliche Markstrahlen ihre Concavitäten dem Orte des geringsten Zuwachses der Ringe zuehren, und ist die Form der letzteren so unregelmässig, dass, wie in Fig. 4 und 5, mehr als eine Stelle minimalen Zuwachses vorhanden ist, so richten sich auch die Krümmungen der Markstrahlen danach; jede Schwankung in der Dicke der Ringe findet ihren entsprechenden Ausdruck in einer andern Krümmung der Markstrahlen, wie es der Construction nach sein muss. Diese Regel wird auch in solchen Fällen oft beibehalten, wo die Dickenzunahme der Jahreslagen nach der einen Seite hin eine ganz exorbitante ist; so z. B. bei Fig. 2, wo *rr* die Holzlagen, *st* die Markstrahlen sind. Diese Figur repräsentirt nur einen kleinen Theil des senkrechten Querschnittes einer horizontal ausstreichenden Wurzel eines australischen Baumes (wahrscheinlich einer Myrtacee); der ganze Querschnitt war über 4 m hoch, die Wurzeln glichen einem auf der Kante stehenden hohen Bret von 9—10 cm Dicke; man muss sich oberhalb des Scheitels *a* immer wieder neue Holzlagen von der Form der in Fig. 2 dargestellten aufgelagert denken. Die Holzlagen keilen sich nach unten (*y*) bis zum Verschwinden aus, das organische Centrum derselben war an dem Querschnitt nicht vorhanden. Die Wurzel glich offenbar denen unserer alten Pyramidenpappeln, die ebenfalls zuweilen einige Fuss hoch über die Erde wie Gräten oder Leisten durch einseitiges Dickenwachsthum an der oberen Kante emporwachsen. Denkt man sich unsere Figur um ihre Mittellinie *ay* rotirt, so beschreiben die Grenzen der Holzlagen mantelförmige, die Markstrahlen aber trichterförmige Flächen; das Ganze würde einen zapfenförmigen Körper darstellen, in welchen wir uns nur noch radiale Längswände eingesetzt zu

<sup>1)</sup> Diese Bilder sind sehr getreu; es wurde auf die mit Glaspapier glattgeschliffene Querfläche des Holzes ein Stück Gelatinpapier gelegt; mit einer Nadel der Verlauf der Ringe und Strahlen und Spalten einradirt; diese Zeichnung sodann mit Bleistiftstaub eingerieben und auf Papier abgedruckt. Nach diesen Bildern wurden die Holzschnitte hergestellt.

denken brauchen, um ein Gebilde vor uns zu haben, welches dem Kappensystem einer Wurzelhaube oder eines Samenknospenkerns (Fig. 4 Taf. V) entspricht; ein Gebilde, dessen symmetrisch um die Axe vertheiltes Wachstum nach dieser und dem Scheitel hin sich steigert und dessen Anticlinen deshalb nach dieser Seite ihre Convexitäten wenden und fächerartig ausstrahlen. Ebenso tritt die Aehnlichkeit der Anordnung in Fig. 2 Taf. V mit der des Längsschnittes durch einen Wurzelvegetationspunkt sofort hervor; der Theil *pno* (etwa bis zur Linie *WO* hinab) repräsentirt den Verlauf der Peri- und Anticlinen des Vegetationspunktes (vergl. Fig. 41 Taf. IV), während die Partie *pp' No'on* dem Bau der Wurzelhaube entspricht; an dem Holzquerschnitt Fig. 2 Taf. V ist die Linie *Nn* der geometrische Ort der Maximalzuwache der Jahresringe, ihre Verlängerung abwärts giebt die Orte der minimalen Zuwache der Ringe in die Dicke, wäre aber die obere Hälfte der Fig. 2, nämlich *WNO* der Längsschnitt eines Wurzelendes, so wäre die Linie *NS* die Längsaxe desselben und die Figur würde jetzt bedeuten, dass innerhalb des Vegetationspunktes *pno* alle perielinen Schichten nach der Axe hin abnehmend, in der Haube *pp' No'o* aber alle perielinen Schichten nach der Axe hin zunehmend wachsen. Da es sich bei den Zellwandnetzen wesentlich nur um die Form des Umrisses und die rechtwinkelige Schneidung der Peri- und Anticlinen handelt, so erhält man eben Bilder, welche einander in Wesentlichen ähnlich sind, obgleich es sich

das eine Mal um Querschnitte, das andere Mal um Längsschnitte handelt. Dies tritt auch wieder bei Betrachtung der Fig. 3 eines Querschnittes durch das Holz von *Aristolochia Siphon* hervor. Fig. 3 links ist nach einer Photographie, die ich *DE BARY* verdanke, durchgepaust; rechts ist das Schema für die Markstrahlen und Holzlagen nach möglichst genauer recht-

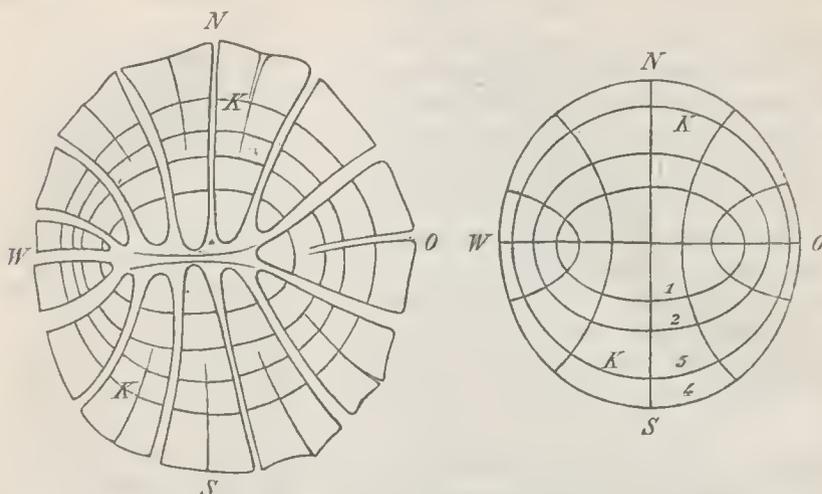
Fig. 2.



Einige Jahreslagen aus dem Querschnitt einer australischen Wurzel (s. Text).

winkelliger Schneidung gegeben. Da hier nun die inneren periclinen Schichten (Holzringe) zufällig nahezu Ellipsen sind, so giebt die recht-

Fig. 3.



Links Querschnitt des Holzkörpers mit sehr dicken Markstrahlen von *Aristolochia Sipho*; nach einer vergrößerten Photographie. Rechts das Schema für den Verlauf der Strahlen bei rechtwinkliger Schneidung mit den Holzringen, von denen 1 und 2 Ellipsen (gestreckt von *O* nach *W*), 3 ein Kreis (*k*) und 4 ein Oval gestreckt von *N* nach *S* ist.

winkelige Schneidung ein Bild, wie es z. B. die Fig. 2 *A, B, D, E* p. 68 I. Heft) von ganz anderen Organen repräsentirt. Selbst die ersten Zellwände eines *Marsilia*- oder *Salvinia*-Embryos, im optischen Medianschnitt gesehen, rufen dasselbe Bild mit geringen, in der abweichenden Unrissform begründeten Abweichungen hervor. Die ungemein charakteristischen Bilder der Zellhautnetze auf Längs- und Querschnitten der verschiedensten Organe kehren immer wieder, weil bei ähnlicher Form des Flächenumrisses in Folge der rechtwinkligen Schneidung der Wände nothwendig ähnliche Bilder entstehen müssen, ganz gleichgiltig, welche morphologische Bedeutung die verglichenen Dinge haben.

Nach den vorausgehenden Betrachtungen wird es kaum noch zweifelhaft sein, dass die Markstrahlen als orthogonale Trajectionen der Jahrringe zu betrachten sind. Die mikroskopische Beobachtung aber zeigt, dass der Richtung der Markstrahlen entsprechend auch die Holzzellen selbst (sofern nicht Störungen durch das Wachsthum der Gefäßröhren bewirkt werden) radiale Reihen bilden und dass sie, den Jahrringen entsprechend, zugleich in peripherische Reihen geordnet sind. Von den meist ohnehin geringen Wandbrechungen abgesehen, erscheint daher der Querschnitt eines Holzkörpers von festen Wänden durchzogen, von denen die einen, die periclinen, eine Schaar meist in sich geschlossener Curven darstellen, die von antielinen Wänden rechtwinklig geschnitten werden.

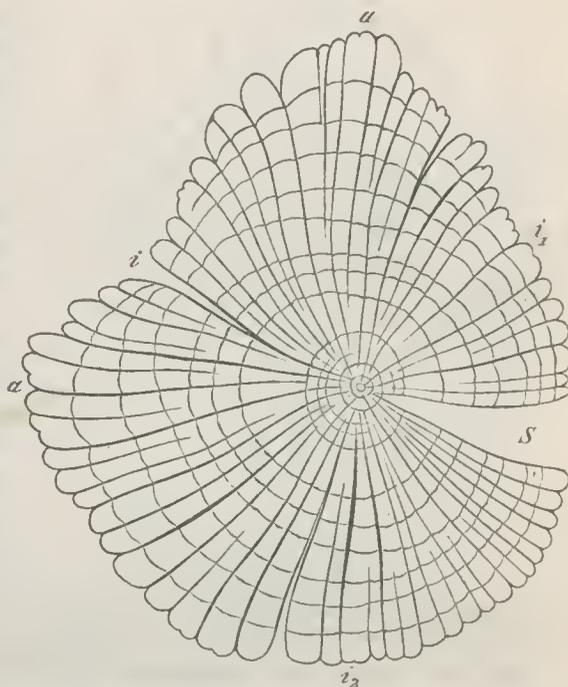
Der periodische Wechsel der Bildung von Frühlings- und Herbstholz bedingt es, dass man die Richtung der periclinen Wände an den Jahresgrenzen der Holzlagen auch mit unbewaffnetem Auge erkennt, die Bildung von Markstrahlen versinnlicht uns ebenso die Richtungen, welche die Antielinen an verschiedenen Stellen des Holzkörpers einschlagen. Sind die Markstrahlen, wie es zuweilen geschieht, dem unbewaffneten Auge unkenntlich, so geben uns die durch

Austrocknung entstehenden Risse die Richtung der antielinen Wände des Holzkörpers an. Auch die Jahrringe können undeutlich sein, wie bei vielen tropischen Hölzern, bei denen man aber doch gewöhnlich pericline Schichtungen der

Holzsubstanz hinreichend deutlich erkennt.

Indessen wurde oben bereits kurz erwähnt, dass der Verlauf der Markstrahlen eine Veränderung erfahren kann, wenn die Jahrringe nach einer Seite hin vielmal dicker sind als an der Seite des minimalen Holzzuwachses. Ein recht klares Beispiel liefert der Holzquerschnitt eines Stammes von *Tilia heterophylla* in Fig. 5. Man bemerkt, dass die Markstrahlen zwar auch hier noch der Regel folgen, wonach sie sämtlich ihre Convexitäten nach demjenigen Radius hinwenden, auf welchem der stärkste Holzzuwachs stattfindet; man gewahrt dabei aber zugleich, dass die Krümmung der Strahlen eine zu geringe ist, die von ihnen beschriebenen Bögen sind zu flach, als dass sie die Jahrringe rechtwinkelig schneiden könnten; auch zeigt die genaue Betrachtung der Kreuzungsstellen von Herbstholzlagen und Markstrahlen, dass hier wirklich schiefe Winkel entstehen. Aber alle Strahlen verhalten sich in dieser Beziehung gleichartig und folgen einer bestimmten Regel; die hier schiefwinkelige Schneiden kann leicht

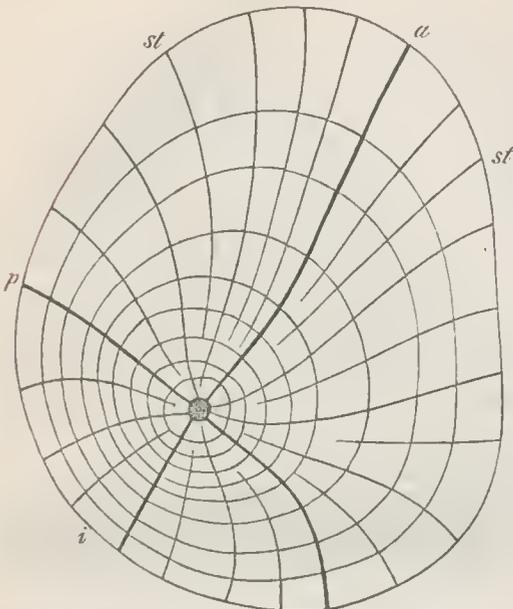
Fig. 4.



Stammquerschnitt von *Casuarina equisetifolia*; *aa* zwei Stellen maximalen, *i, i\_1, i\_2* solche geringeren Zuwachses; *S* breiter Spalt durch Austrocknung entstanden.

als eine Abänderung der typisch rechtwinkligen erkannt werden; die Markstrahlen verhalten sich nämlich so, als ob sie ursprünglich orthogonale

Fig. 5.



Stammquerschnitt von *Tilia heterophylla*; *a* Seite des maximalen, *i* des minimalen Zuwachses; *st* Markstrahlen; *p* Sprünge.

Trajectorien der Jahrringe gewesen, dann aber gegen die Linie stärksten Zuwachses hin zurückgebogen worden und in ihren Krümmungen abgeflacht wären. Zur näheren Erklärung diene Fig. 4 Taf. V, wo die mit *rrr* bezeichneten, ausgezogenen Linien den orthogonal trajectorischen Verlauf der Strahlen bedeuten, wie oben erklärt wurde; die mit *v v v* bezeichneten punktirten Linien geben dagegen den Verlauf der verschobenen Markstrahlen an; sie sind, wie man sieht, weniger gekrümmt, abgeflacht; es ist so, als ob die Markstrahlen elasti-

stische Stäbe wären, welche die durch die Linien *rrr* repräsentirte Form besäßen, die man aber an ihren peripherischen Enden (bei *v v*) angefasst und dann gegen den Punkt *N* hin rückgebogen hätte.

Es ist nun hervorzuheben, dass ich in allen Fällen, wo ich auf Holzquerschnitten schiefwinkelige Schneidung der Ringe und Strahlen wahrgenommen habe, dieselbe Regel bestätigt fand; niemals waren die Strahlen etwa nach dem Orte des stärksten Zuwachses concav, sondern immer convex, aber weniger als es die rechtwinkelige Schneidung verlangt. Es muss der Verschiebung der Strahlen also eine Ursache zu Grunde liegen, die mit der ungleichen Vertheilung des Wachsthumms innerhalb eines jeden Jahrringes zusammenhängt; offenbar wird der im Cambium liegende jüngste Theil des Markstrahls schon hier nach der Seite des stärksten Zuwachses hinüber gedrängt, und wahrscheinlich deshalb, weil auf jener Seite die Widerstände, welche das allseitige Ausdehnungsstreben des Cambiums zu überwinden hat, geringer sind, als auf der andern Seite.

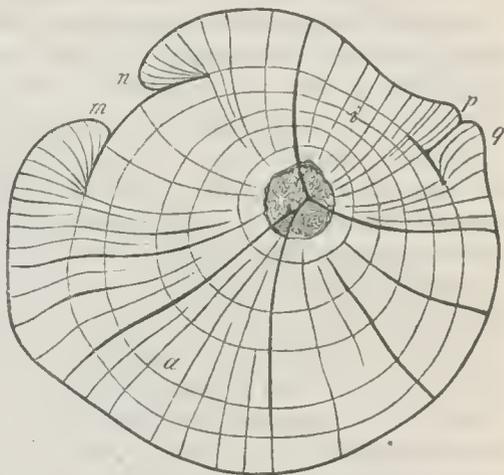
Eine willkommene Bestätigung findet diese Ansicht in dem Verlauf der Markstrahlen solcher Holzringe, welche in Folge partieller Entrindung (also einseitiger Druckverminderung) Ueberwallungswülste bilden. Die hier nebenstehende Fig. 6, ein Querschnitt eines Astes von *Ailanthus glandu-*

losa, zeigt bei *mn* und bei *pq* solehte Ueberwallungen; die Holzmasse macht an diesen Stellen den Eindruck, als ob sie über die Wundfläche als dicker Teig hingeflossen oder hinübergedrückt worden wäre und die in ihr liegenden Markstrahlen mit sich fortgezogen hätte. Dasselbe Verhalten findet man in Holzschnitt Fig. 1 (p. 188) an den Ueberwallungswülsten *m*, *n*, *p* eines Prunus-Astes und Gleiches habe ich in vielen anderen Fällen beobachtet.

Jedenfalls lässt sich aus diesen Erfahrungen der Satz ableiten, dass im Holzkörper (oder eigentlich in der cambialen Zone desselben) die antielinen Wände nach dem Orte des stärksten Wachstums hin oder von dem Orte des geringsten Zuwachses weggebogen werden und zwar so, dass ihre Krümmung dahin abgeflacht, die rechtwinkelige Schneidung in eine schiefwinkelige verschoben wird.

In dieser Fassung kann der Satz nun auch ohne Weiteres auf Vegetationspunkte angewendet werden. Wie ich schon früher (p. 49) hervorhob, kommt es besonders bei sehr dicken Wurzelenden vor, dass die auf dem Längsschnitt sichtbaren Peri- und Antielinen einander nicht rechtwinkelig schneiden; in allen mir bekannten Fällen verhalten sich dabei die Antielinen so, wie die Markstrahlen der Holzquerschnitte; ihre Krümmungen sind zu flach, es ist, als ob sie von dem Scheitel, dem Orte des schwächsten Wachstums, weg- und zurückgebogen worden wären und so, wie bei den Holzquerschnitten, tritt die Erscheinung nur bei solchen Wurzellängsschnitten auf, wo die perielinen Schichten vom Scheitel aus nach hinten sehr rasch an Dicke zunehmen. Um die Thatsache richtig aufzufassen, denke man, Fig. 8 auf Tafel IV (des vorigen Heftes) sei der Vegetationspunkt einer Wurzel, deren perieline Schichten nach rückwärts sich rasch verbreiten; in Folge dessen würden die Antielinen eine zu flache Krümmung haben, um die Schichten rechtwinkelig zu schneiden; die Uebereinstimmung mit dem Verhalten eines Holzquerschnittes würde dann sofort einleuchten, wenn man sich die Perielinen in Fig. 8 (Taf. IV) rückwärts so

Fig. 6.



Astquerschnitt von *Ailanthus glandulosa*; *a* Seite der maximalen Holzzunahme, *i* die der minimalen, *mn* und *pq* Ueberwallungswülste des letzten Jahrrings an Stellen, wo Rindestreifen abgerissen waren. Die feineren Strahlen sind Markstrahlen, die dicken sind Sprünge.

fortgesetzt dächte, dass sie geschlossene Curven bilden, wie die Jahrringe in Fig. 4 Taf. V, die Längsaxe der Wurzelspitze würde dann der Linie NS, der Queraxe des Holzes, entsprechen.

Es wird nun Aufgabe weiterer Forschung sein, festzustellen, ob auch in anderen Fällen, wo in Meristemgebilden schiefe Schneidung der anti- und periclinen Wände beobachtet wird, die hier geltend gemachte Auffassung beizubehalten ist. Theoretisch ist so viel klar, dass die rechtwinkelige Schneidung der Theilungswände nicht nur durch nachträgliches Wachstum verschoben werden kann, sondern dass unter Umständen schon während der Theilung Kräfte in Action treten können, welche die Richtung der neu entstehenden Wände von ihrer normalen ablenken; denn die rechtwinkelige Schneidung selbst muss ja auf mechanischen Ursachen beruhen, die natürlich durch gelegentlich zur Geltung kommende andere mechanische Einflüsse modificirt werden können; und solche Ursachen lassen sich ausser der oben beleuchteten noch mancher andere denken. Statt aus den unzähligen Fällen, wo das Princip der rechtwinkeligen Schneidung gilt, einige wenige herauszuklauben, die ihm scheinbar widersprechen, sollte man sich lieber bemühen, nachzuweisen, ob diese letzteren überhaupt als Ausnahmen zu betrachten oder nicht vielmehr auf die allgemeine Regel zurückzuführen sind; zu Letzterem gehört freilich sorgfältiges Nachdenken, welches ich in den Einwendungen von KIENITZ-GERLOFF (Bot. Zeitg. 1878, p. 58) leider vermisste.

## § 2. Das Causalverhältniss von Wachstum und Zelltheilung

wird, wie die gesammte Literatur über Zelltheilungsfolgen an Vegetationspunkten, Embryonen u. dgl. deutlich zeigt, bisher so aufgefasst, dass man die Zelltheilungen überhaupt für eine der wesentlichsten Ursachen des Wachstums hält, indem man aus der Art der Zelltheilungen die Art und Vertheilung des Wachstums ableitet. Diese Auffassung ist aber eine unrichtige; Wachstum der verschiedensten Art kann ohne Zelltheilungen stattfinden, und wo die letzteren dem Wachstum folgen, da hängt die Form des Zellnetzes, die Anordnung der Zellen ganz wesentlich von der Vertheilung und Art des Wachstums ab und zwar so, dass durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Wände die Anordnung der Zellen innerhalb gewisser Grenzen bestimmt ist, sobald die durch das Wachstum bewirkte Form und Formänderung bekannt ist. Ebenso hängt es nur von dem durch die spezifische Natur eines Pflanzentheils bestimmten Wachstum ab, ob er einen oder mehrere Vegetationspunkte besitzt, d. h. solche Orte, wo die Pflanzensubstanz den embryonalen Character beibehält; nicht aber davon, ob an solchen Stellen Zelltheilungen stattfinden. Ich habe diese Auffassung schon in meiner ersten Abhandlung in den Vordergrund gestellt, möchte hier aber noch einmal darauf zurückkommen.

Man wird nicht wohl bestreiten können, dass die wachsenden Sprossenden des Stammes von *Caulerpa*, *Vaucheria*, *Bryopsis*, *Mucor* und anderen Coeloblasten im weitesten Sinn für diese Pflanzen dieselbe Bedeutung haben, wie die zelligen Vegetationspunkte für die Florideen, Moose und Gefässpflanzen; da jene Pflanzen überhaupt nur zum Zweck der Fortpflanzung theilweise in Zellen zerfallen, nicht aber während des Wachsens durch Wände gefächert werden <sup>1)</sup>, so unterbleibt dies eben auch in ihren Vegetationspunkten, die deshalb nicht weniger dieselbe Rolle spielen, wie die Vegetationspunkte cellulärer Pflanzen. Ebenso wird man die aus einem Bündel nicht cellulärer, ungegliederter Schläuche bestehenden Sprossenden von *Codium tomentosum* als Vegetationspunkte in demselben Sinne bezeichnen dürfen, wie die aus gegliederten Pilzfäden bestehenden Sprossenden der Strauchflechten, z. B. der Usneen; sie haben für das Wachstum und die morphologische Gliederung eben dieselbe Bedeutung wie die Vegetationspunkte der eigentlich cellulären Pflanzen, deren sämtliche Zellen als Abkömmlinge einer Scheitelzelle oder doch wenigstens des Urmeristems am Scheitel zu erkennen sind. Die Sphaelarien leiten uns hinüber zu den Pflanzen mit gewöhnlicher Gewebebildung. Bei ihnen entspricht die grosse sogenannte Scheitelzelle nicht nur dem Vegetationspunkt, sondern dem ganzen wachsenden Spross-Ende höherer Pflanzen, da GEYLER <sup>2)</sup> gezeigt hat, dass die von jener »Scheitelzelle« abgelegten Gliederzellen weder in die Länge noch in die Dicke wachsen; der ganze wachsende Theil dieser Pflanzen ist also nicht cellulär, erst in den älteren nicht mehr wachsenden Partien des Sprosses vollziehen sich die zahlreichen Theilungen, diese werden cellulär, obgleich sie nicht mehr wachsen; ein schönes Beispiel der gänzlichen Unabhängigkeit des Wachstums von den Zelltheilungen bei Pflanzen, die doch zu letzteren befähigt sind. Diese Fächerung des Raums durch Wände, wie es HOFMEISTER nannte, erfolgt bei anderen Kryptogamen, denen der Sprachgebrauch Scheitelzellen zuschreibt, dagegen schon sehr nahe am Scheitel des Vegetationspunktes <sup>3)</sup>, entweder so, dass der Scheitelraum durch mehrere grössere Zellkammern eingenommen ist, wie bei *Fucus*

1) Es wäre gewiss besser, die Coeloblasten als nicht celluläre Pflanzen zu bezeichnen, statt zu sagen, sie seien einzellig; durch ihr nicht von Zelltheilung begleitetes Wachstum unterscheiden sie sich sehr wesentlich von den Desmidiaceen, Bacillariaceen u. a., deren Wachstum von rhythmisch wiederholten Zelltheilungen begleitet wird, worauf die so entstandenen Zellen als einzellige Pflanzen für sich leben oder auch zeitweilig verbunden bleiben können (*Sacus in phys.-med. Ges. zu Würzburg*, 23. Novbr. 1878).

2) GEYLER, *Jahrb. für wiss. Bot.* IV, 486.

3) Nach dem hier angedeuteten Gedankengange erscheint die Scheitelzelle des Sprachgebrauchs nicht nur als eine Lücke im cellulären Bau dieser Pflanzen, sondern man erkennt auch, dass diese Lücke, phylogenetisch betrachtet, ein Ueberrest des nicht cellulären Baues der Coeloblasten ist; dieser Rest schwindet erst bei den Phanerogamen, wo der celluläre Bau lückenlos bis zum Scheitel reicht.

(ROSTAFINSKI) und in der Wurzelspitze der Marattiaceen, oder und zwar gewöhnlich so, dass nur eine einzige von ein, zwei oder drei Anticlinen eingefasste ungefächerte Lücke übrig bleibt, die man als Scheitelzelle bezeichnet. In diesen Fällen, bei manchen Algen, Charen, Moosen, Equiseten, Farnen, Rhizocarpen und Selaginellen beginnt die Fächerung des von der Scheitelzelle eingenommenen Raumes mit der Bildung von anticlinen Wänden, durch welche die »Segmente« abgeschnitten werden; erst in diesen treten auch periclinal und radiale Wände auf, durch welche der gekammerte Raum des Vegetationspunktes zugleich eine peripherische Schichtung resp. radiale Reihen gewinnt, die aber hier nicht bis zum Scheitel reichen. Bei den genannten Pflanzen wird dies schon im Embryo eingeleitet, wo nach der Theilung desselben in Quadranten oder Octanten, in einem derselben (dem langsamst wachsenden) die zunächst entstehenden Wände den vorausgehenden parallele Anticlinen sind, wodurch die erste sich segmentirende Scheitelzelle gebildet wird, während die rascher wachsenden Theile des Embryos schon periclinal Wände bilden. Der Embryo der Phanerogamen dagegen wird in seiner ganzen Masse, nachdem die Quadranten- und Octantentheilung vorüber ist, durch Peri- und Anticlinen zerklüftet und schon hier die Schichtung angelegt, welche in dem langsamst wachsenden Theile dem Vegetationspunkt, hinfort erhalten bleibt; in diesem erfolgen die weiteren Theilungen bis zum Scheitel hin immerfort durch anti- und periclinal und radiale Wände; wenn dabei zuweilen am Scheitel einzelne dieser Wände ausbleiben, so kann man auch hier von einer Scheitelzelle reden, die aber für den ganzen Wachstumsmodus keine weitere Bedeutung hat.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass der Unterschied, der sich in dem Vorhandensein einer Scheitelzelle bei vielen Kryptogamen und dem geschichteten Bau des Vegetationspunktes der Phanerogamen ausspricht, auch so bezeichnet werden kann, dass bei jenen dem Wachstum des Scheitels zunächst nur anticline Theilungswände folgen, während bei diesen von vorneherein anticline und periclinal (und radiale) Wände auch im Scheitel des Vegetationspunktes vorhanden sind und mit fortschreitendem Wachstum desselben immer wieder eingeschaltet werden. Dies ist der nüchterne Ausdruck der Thatsache, während die bisherige Auffassung der Scheitelzelle und ihrer Segmente auf Grund des sinnlichen Eindrucks dieselbe allzusehr in den Vordergrund der Betrachtung stellt, wobei dann unbegreiflich bleibt, warum mit dem Formwechsel des Scheitels die Scheitelzelle verschwindet (Farnprothallien) oder bald zwei-, bald drei-, bald vierreihige Segmentirung erfährt, wie bei *Selaginella* <sup>1)</sup>, während gerade solche Vorkommnisse bei meiner Auffassung der Sache als eine einfache Folge veränderter Form des Vegetationspunktes und des Princips der rechtwinke-

1) TREUB: *Selaginella Martensii*. Leyden 1877.

ligen Schneidung bei verlangsamer Perielinenbildung am Scheitel, sich leicht erklären lassen.

Wenn die einfache Nebeneinanderstellung der bekanntesten Thatsachen, wie sie hier versucht wurde, lehrt, dass die Vergrösserung und Gestaltung der Vegetationspunkte und ihrer Aussprossungen nicht von der Zelltheilung abhängt, dass diese sich vielmehr nach jener und dem Princip der rechtwinkligen Schneidung richtet, so erseht andererseits auch das Vorhandensein von Vegetationspunkten selbst nur als eine besondere, freilich sehr häufig vorkommende Form der Vertheilung des Wachstums. Wie ich am Schluss meiner ersten Abhandlung andeutete, sind die Vegetationspunkte trotz ihres sehr langsamen Wachstums doch von grosser Wichtigkeit, weil in ihnen das ursprüngliche embryonale Gewebe sich beständig regenerirt; durch ihr Vorhandensein ist für künftige Neubildung von Organen gesorgt; wo eine solche jedoch ausserhalb des Bildungsplanes (*sit venia verbo*) liegt, da verwandelt sich eben das gesammte ursprüngliche Embryonalgewebe in Dauergewebe und es bleibt kein Vegetationspunkt übrig; so ist es z. B. bei den jungen Lebermoosfrüchten, die, da sie keinen Vegetationspunkt haben, auch keine Scheitelzelle besitzen; auch die Früchte der Angiospermen sind hier zu erwähnen: wenn sich z. B. der nussgrosse Fruchtknoten einer *Cucurbita* zu einem centnerschweren Kürbis entwickelt, so findet dieses ausgiebige Wachstum ohne Vermittlung eines Vegetationspunktes, aber doch unter vielfach wiederholter Zelltheilung statt, und ähnlich verhalten sich viele Blätter, während andere wie die mancher Farne (*Pteris aquilina*) lange Zeit mit Vegetationspunkten fortwachsen, um erst zuletzt ganz in Dauergewebe überzugehen; das sind allbekannte Dinge, die ich nur anführe, um zu zeigen, dass ausgiebiges Wachstum mit sehr ausgiebiger Zelltheilung auch ohne Vegetationspunkte stattfindet. Und Entsprechendes finden wir auch wieder unter den nicht cellulären Pflanzen, z. B. bei *Acartularia* bezüglich des Schirms.

Die vorausgehenden, z. Th. kritisirenden Betrachtungen verfolgen den Zweck, den Begriff »Wachstum« soweit zu klären, dass er einer wissenschaftlichen Behandlung mehr als bisher zugänglich wird. Es ist gewiss rathsam dem Worte die bisher übliche doppelte Bedeutung zu belassen, in welcher es einerseits die Volumenzunahme, andererseits die Gestaltveränderung der Organe bedeutet; denn beides hängt so innig zusammen, dass es als zusammengelöhrt auch seinen sprachlichen Ausdruck finden sollte, ebenso wie man bei dem Wachstum der Krystalle nicht nur an ihre Vergrösserung, sondern auch an ihre Gestalt denkt. Ist nun das Wachstum in diesem Sinne das wichtigste und gewiss auch schwierigste Problem der Botanik, so wird es nützlich sein, das ihm Wesentliche, sich überall geltend Machende in den Vordergrund zu stellen und die nur secundär damit verbundenen Erscheinungen auch als solche zu behandeln. Zu diesen secundären Erscheinungen aber rechne ich vor Allem die Zellbildungen im wachsenden

Organ; ebenso die Thatsache, dass ein Organ mit oder ohne Vegetationspunkt wachsen kann. Dass Volumenzunahme und Gestaltung (also Wachstum) ohne Zellbildungen im Inneren in allen wesentlichen Momenten gerade so stattfindet, wie mit diesen, zeigen die Siphoneen zur Genüge. Tritt nun bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen in den wachsenden Theilen Zerklüftung des inneren Raumes durch Zelltheilungen auf, so wird man also in diesen nicht die Ursache des Wachstums zu suchen haben: das Cellulär-Werden des Innenraumes ist dann eben eine Erscheinung für sich, deren Ursache wir ebensowenig kennen, wie die des Wachstums selbst, die aber nach dem Gesagten nothwendig dem Wachstum untergeordnet sein muss. Die Art und Weise aber, wie sich die Zerklüftung des Innenraumes eines wachsenden Organs durch Zelltheilungen dem Wachstum des Ganzen anschliesst, wird wenigstens zum Theil durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung beleuchtet. Die Vorgänge im Vegetationspunkt zelliger Pflanzen werden durchsichtiger, sie werden als Causalreihe aufgefasst, wenn wir von den Gestalt- und Volumenänderungen des Organs als von dem primär Gegebenen ausgehen und nun zeigen können, dass, wenn überhaupt Zellbildung erfolgt, diese der gegebenen Form des Organs, also dem Wachstum nach einer bestimmten allgemeinen Regel sich anschmiegt, und diese Regel ist durch das Princip der rechtwinkeligen Schneidung der Theilungsflächen so vollständig gegeben, dass in vielen einfacheren Fällen (bei der Theilung von cylindrischen Fäden, dem Randwachstum von Scheiben, den ersten Theilungen von Embryonen u. s. w.) nur die Form des Organs bekannt zu sein braucht, um das Zellnetz in dasselbe hineinzuconstruiren zu können. In complicirteren Fällen freilich müssen dazu noch weitere Anhaltspunkte gegeben sein, da sich einstweilen z. B. nicht entscheiden lässt, warum bei den Kryptogamen im Vegetationspunkt zuerst immer nur Antielinen entstehen, während bei den Phanerogamen Anti- und Perielinen (und Radialwände) bis in den Scheitelraum lückenlos hinaufreichen. Betrachtet man diesen Unterschied jedoch als gegeben, so kann man mit Hilfe des Princips der rechtwinkeligen Schneidung in einen Vegetationspunkt von bestimmter Form das Zellnetz eintragen, ohne dabei wesentliche Verstösse gegen die Natur zu machen; die bisher so sehr betonte Zeitfolge in der Entstehung der verschiedenen Wandstücke ergibt sich freilich nicht aus dem Princip, aber sie ist auch, soweit es sich nicht um den oben genannten Unterschied phanerogamer und kryptogamer Organe handelt, von untergeordneter Bedeutung, da alle neueren Beobachter immer wieder hervorheben, dass an Embryonen und in anderen Fällen die zeitliche Reihenfolge der einander rechtwinkelig aufgesetzten Wände bei derselben Species keine constante sei, ein Beweis, dass die räumliche Anordnung das wesentliche, die zeitliche Entstehungsfolge das unwesentliche ist. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint dann auch der Unterschied zwischen Vegetationspunkten mit und solchen ohne Scheitelzelle als ein unwesent-

licher, denn denken wir uns die zeitliche Reihenfolge der Wände in einem Vegetationspunkt mit Scheitelzelle (etwa bei Equiseten) verändert, entstünden im Raume der Scheitelzelle schon, anstatt erst in den Segmenten pericline und radiale Wände, so würde der Vegetationspunkt das Ansehen eines geschichteten planerogamen Scheitels annehmen; etwas Aehnliches geschieht ja bei älteren Farnprothallien nach KXY und BAUKE wirklich.

### § 3. Anwendungen auf speciellere Fälle.

Bei Meristemkörpern mit geschichtetem Bau, d. h. mit vollständig entwickelten Periclinen findet man vorwiegend zwei typische Formen von Zellwandnetzen: 1) solche, wo sämtliche Schichten gegen die gemeinsame Symmetrieaxe hin, von der sie rechtwinkelig geschnitten werden, an Dicke abnehmen, wie z. B. bei allen geschichteten Vegetationspunkten (vergl. das Schema Fig. 5 A, Taf. V) von Thallomen, Sprossen und Wurzeln; und 2) solche, wo umgekehrt alle Schichten nach der gemeinsamen Wachstumsaxe hin an Dicke zunehmen, wie in dem Schema Fig. 4 B, Taf. V. Aus der in § 1 entwickelten Regel ergiebt sich, dass nach dem Princip der rechtwinkligen Schneiden im ersten Falle alle Antielinen ihre Concavitäten der Symmetrieaxe scheidewärts zukehren müssen (Schema Fig. 5, Taf. V), während im zweiten Falle (Schema Fig. 4, Taf. V) alle Antielinen ihre Convexitäten der Axe scheidewärts zukehren. — Diese charakteristischen Zellhautnetze verdanken ihr eigenthümliches Gepräge ganz allein der Verschiedenheit des Wachstums, denn die ihm entsprechende Zelltheilung richtet sich allein nach dem Princip der rechtwinkligen Schneiden und ist in beiden Fällen ganz gleichartig von diesem beherrscht. Im Schema 5 A (Taf. V) wachsen alle Schichten, welche durch die Periclinen 1, 2, 3, 4, 5 begrenzt sind, um so weniger in die Dicke, je mehr sie sich der Axe und dem Scheitel nähern; sie verhalten sich ganz ähnlich, wie die Jahresringe eines Holzquerschnitts auf der Seite des geringsten Zuwachses, wie in Fig. 2, Taf. V in der Region *pno*; so wie hier die orthogonal trajectorischen Markstrahlen sich der Axe der jährlichen schwächsten Zuwachse (Verlängerung von *Nn* abwärts) concav zuneigen, so kehren auch die Antielinen in Fig. 5, Taf. V unter A ihre Concavität der gemeinsamen Symmetrieaxe zu; diese ist hier zugleich die Längsaxe des Organs, bei Fig. 2 dagegen ein Querdurchmesser desselben, was, wie schon oben gezeigt wurde, für die Form des Zellhautnetzes gleichgiltig ist. Ebenso lassen sich die nach der Symmetrieaxe hin an Dicke zunehmenden Schichten des Schemas Fig. 4 B mit den an dem Holzquerdurchschnitt Fig. 1 (Taf. V) nach der Linie *4 N* hin an Dicke zunehmenden Holzlagen vergleichen; wie hier alle orthogonal trajectorischen Markstrahlen ihre Convexität der Axe des stärksten Dickenzuwachses zukehren, so auch bei Fig. 4 B, obgleich auch diese letztere einen Längsschnitt darstellen soll, etwa den eines jungen Knospenkerns einer Samenknospe.

Ich habe auf diese beiden Wachstumstypen meristematischer Gebilde schon in meiner ersten Abhandlung hingewiesen, und da ich dort immer von solchen Schematen ausging, welche mit Hilfe der Kegelschnitte construirt waren, so bezeichnete ich die dem ersten Typus entsprechenden Zellhautnetze als »confocale«, die dem zweiten entsprechenden aber als »coaxiale«. Ich wünschte nicht, dass diese beiden Bezeichnungen in die Nomenklatur aufgenommen würden, da sie nur auf bestimmte Fälle passen. Das oben hervorgehobene allgemein Characteristische der beiden Typen ist nicht an den Umstand gebunden, ob die Peri- und Anticlinen zufällig confocale Parabeln, Ellipsen und Hyperbeln sind, sondern es tritt ganz unabhängig davon überall da hervor, wo Schichten nach ihrer Symmetrieaxe hin schmaler oder dicker werden. Es wird bei der weiteren Ausbildung dieses Theils der Wachstumstheorie gewiss erwünscht sein, die beiden Typen durch besondere Benennungen zu unterscheiden; einstweilen will ich den ersten Typus als »gewöhnliche Schichtung«, den zweiten als »Kappenschichtung« bezeichnen, letzteres mit Rücksicht darauf, dass man den entsprechenden Bau der meisten Wurzelhauben längst als »Kappenbildung« bezeichnet.

Da dauernd thätige, zumal vorwiegend dem Längenwachsthum der Axen dienende Vegetationspunkte die gewöhnliche Schichtung zeigen (Fig. 5 Taf. V bei *A*), so ist es nicht ohne Interesse, sich zu fragen, wie diese Form der Schichtung ursprünglich zu Stande kommt. Versucht man, sich dies schematisch klar zu machen, und wo möglich zunächst an einem recht einfachen Falle, wie er durch Fig. 5 Taf. V versinnlicht ist, wo *B* und *C* zwei Entwicklungsstadien secundärer, aus *A* hervorwachsender Vegetationspunkte bedeuten sollen, so ergibt sich, dass in frühesten Stadien der Entstehung eines neuen Vegetationspunkts nothwendig zuerst eine Kappenbildung eintreten muss, wie in Fig. 5 bei *C*. Der neue Vegetationspunkt, dessen Wachstumsaxe *cc* nothwendig die vorhandenen periclinen Schichten quer durchsetzen muss, kann unter den hier obwaltenden Bedingungen eben nur dadurch entstehen, dass diese Schichten selbst hier stärker als sonst in die Dicke wachsen und demzufolge sich hier spalten; so z. B. die Schicht II durch die Pericline *xx*, die Schicht III durch die Pericline *yy*. Dabei müssen die diese Partien begrenzenden Anticlinen nothwendig fächerartig auseinandergebogen werden so, dass sie der neuen Wachstumsaxe *cc* ihre Convexitäten zuehren, wie die Figur bei *ab* erkennen lässt. Es leuchtet aber ein, dass, wenn die Schicht II, da wo sie von der Axe *cc* geschnitten wird, sich nicht oder nur langsam verdickt, dagegen entfernt von der Axe *cc* stärker an Dicke zunimmt, während die Schicht III vorwiegend in Richtung der Axe *cc* wächst, dass dann der neue Vegetationspunkt *C* die Form *D* (Fig. 5 Taf. V) annehmen kann, wo die gewöhnliche Schichtung sich bereits hergestellt hat. Vielleicht deutlicher wird die Sache durch das Schema Fig. 6 *A B* Taf. V, wo angenommen ist, dass in *A* die den Schichten

*op, pq*, eines Vegetationspunkts angehörenden Zellen I, II, welche von den Antielinen 1, 2 eingefasst sind, einen neuen Vegetationspunkt erzeugen sollen, dessen Scheitel bei *S* liegt, dessen Wachstumsaxe *b S* wäre. Damit hier die in *A* angedeutete Kappenbildung in die gewöhnliche Schichtung mit zur Axe *b S* seitelwärts concav gekrümmten Antielinen übergehe, muss die Zelle I in Richtung der neuen Axe *b S* sich verlängern, die Zelle II dagegen da, wo sie von der Axe *b S* geschnitten wird, sehr wenig wachsen, von dort aus aber gegen die Antielinen 1 1, 2 2 hin sich rasch verdicken. Die so aus Zelle II entstandene Schicht des Vegetationspunktes *S* spaltet sich nun in 2, 3 und mehr Schichten (die punktirten Linien), welche gegen die Perielinen 1 1, 2 2 hin dicker, gegen *S* hin dünner sind; demzufolge müssen die neu auftretenden Antielinen ihre Concavitäten dem Scheitel *S* zuwenden.

Es leuchtet auch hier wieder sehr deutlich ein, dass es keinen Sinn hat, mit HOFMEISTER zu sagen, die Theilungen im neuen Vegetationspunkt ständen senkrecht auf der neuen Wachstumsrichtung, das Wachstum findet ja, von der Axe *b S* (Fig. 6) oder der Axe *cc* (Fig. 5) ausgehend nach allen Richtungen hin statt; auf welcher von diesen Richtungen stehen denn nun die Theilungen senkrecht? Oder soll etwa die neue Wachstumsaxe die Wachstumsrichtung sein? Dann stehen eben die allermeisten Wände auf ihr nicht senkrecht. Ich meine demnach, dass der »Grundgedanke«, von dem ich ausgehe, ein ganz wesentlich anderer sei, als der HOFMEISTER'S, nicht aber, wie HEGELMAIER<sup>1)</sup> sagt, mit diesem »übereinkommt«. HEGELMAIER scheint sich hier durch die »rechten Winkel« haben irre führen zu lassen, es kommt aber darauf an, was denn rechtwinkelig aufeinander steht, eine nicht existirende s. g. Wachstumsrichtung auf den Theilungswänden, wie HOFMEISTER glaubte, oder aber die Wände unter sich, die mit der fingirten Wachstumsrichtung gar nichts zu thun haben, wie ich behaupte.

Versucht man es, wie ich gethan habe, die Entstehung neuer Vegetationspunkte mit »gewöhnlicher Schichtung« und mit concav zur Axe gekehrten Antielinen, durch Constructionen unter Zugrundelegung des oft genannten Principis sich klar zu machen, so kommt man immer wieder zu der Nöthigung, einen innern Gewebekern, wie III in Fig. 5 oder I in Fig. 6, von einem äusseren Mantel (wie II in Fig. 5 und II in Fig. 6) zu untercheiden, wobei es ganz gleichgiltig ist, ob etwa, wie hier angenommen, eine äussere Schicht (Epidermis) einfach mit Flächenwachsthum mitwächst, oder sich an der Mantelbildung beteiligt. Es wird so nothwendig der Grund gelegt zu einem axilen Strange, der von einer Rindenschicht umgeben ist; wie sich jeder diese Theile ausbildet, hängt ganz von den Umständen ab. Es leuchtet aber aus solchen rein theoretischen Constructionen ein, warum die ent-

1) HEGELMAIER, Vergleichende Untersuchungen dicotyler Keime. Stuttgart 1878. p. 193. Anmerkung.

sprechenden Zellhautnetze der Autoren gerade die von ihnen gesehene Form und keine andere haben. Unter den trefflich gezeichneten Zellhautnetzen phanerogamer Vegetationspunkte und ihrer Auszweigungen bei WARMING (Recherches sur la ramification des phanérogames 1872) vergleiche man mit dem vorhin Gesagten z. B. Taf. I Fig. 4, 5, 9 — Taf. III Fig. 3, 4, 12 — Taf. IV Fig. 6, 10 — Taf. VI Fig. 4—4, Fig. 20 — Taf. IX Fig. 2, 13, 15 und andere. Man findet hier überall die erste Anlage neuer Vegetationspunkte durch Verdickung gewisser Schichten des alten eingeleitet und dem entsprechend eine Andeutung von Kappenbildung, die aber bald in gewöhnliche Schichtung übergeht, wobei ein Gewebekern und ein Mantel um diesen in der oben dargestellten Weise zum Vorschein kommt, weil dies überhaupt nicht anders sein kann.

Ganz anders, wenn die Zellenschichten in derselben Art zu wachsen fortfahren, wie sie angefangen haben, wenn also die Kappenbildung mit dem Wachsthum fortschreitet. In diesem Falle kann unter Umständen allerdings ebenfalls ein axiler Strang von einem Gewebemantel umgeben erscheinen, wie in dem Schema Fig. 4 B Taf. V, es hängt aber von Neben Umständen ab, ob es geschieht. Bei dem eitrirtten Schema z. B. ist zu diesem Zweck angenommen, dass die beiden Schichten *aa—bb* in *A* zwischen den Antilinen 1 1—2 2 am stärksten, von da nach rechts und links abnehmend in die Dicke gewachsen seien, so dass die Wachsthumsaxe in die Zellen zwischen 1 1—2 2 fällt; in diesem Falle können die mit Sternchen bezeichneten Zellen eine axile Reihe bilden, die sich aber nach dem Scheitel hin verbreitert. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Spaltungen der beiden Schichten *ab* in diesem Falle von der Axe aus beginnend nach rechts und links fortsehreiten und dass die eingeschalteten neuen Perielinen rückwärts vom Scheitel nur soweit vordringen, als es die spezifische Zellengrösse und die annähernd isodiametrische Form des Urmeristems verlangt.

Es scheint, dass diejenige Form des Wachsthums, welche nothwendig mit Kappenbildung verbunden ist, bei den Phanerogamen vorwiegend auf locale Gewebewucherungen beschränkt bleibt, wie es die Wurzelhauben ja in eminentem Sinne wirklich sind. In diese Kategorie kann man aber auch wenigstens in vielen Fällen die Bildung des Knospenkerns der Samenknospen rechnen; bei ihnen ist eine der Kappenbildung entsprechende Zellenanordnung offenbar sehr häufig, vielleicht allgemein und vor der Ausbildung des Embryosaekes oft deutlich zu sehen; schon unter den älteren Abbildungen HOEHEIMER'S finden sich solche, die dieses Verhalten des Knospenkerns erkennen lassen, auch ich habe es in verschiedenen Fällen gesehen und WARMING'S neuere Bilder zeigen es ebenfalls sehr deutlich. <sup>1)</sup> Der Embryosack entsteht aus den Zellen des axilen Stranges.

1) z. B. WARMING, Ramific. des phanérogames Taf. X. Fig. 20, 26 und : «de l'ovule» Ann. des sc. nat. 6<sup>te</sup> serie. Thl. V) Taf. 7 Fig. 9, 18, 20. — Taf. 8 Fig. 21. — Taf. 9 Fig. 6. — Taf. 10 Fig. 25, 26.

Auch die Pollensäcke der Antheren sind locale Wucherungen mit Kappenbildung; ihrer Gesamtform entsprechend aber zeigen sie das entsprechende Zellhautnetz nur auf dem Querschnitt und die Kappenbildung beschränkt sich nur auf 3—4 Schichten, wie in unserem Schema Fig. 3 Taf. V, welches in ganz idealer Form die zwei Loculamente einer Antherenhälfte darstellt, während der dem Connectiv entsprechende Gewebetheil weggelassen ist. Es ist angenommen, dass sich nur die beiden äusseren Schichten *a b* in *A* des Antherengewebes an der Bildung der Loculamente betheiligen und zwar so, dass *b* als äusserste Schicht nur in die Fläche wächst, um dem Dickenwachsthum von *a* zu folgen, welches an zwei Stellen ein maximales ist, entsprechend den zu bildenden zwei Loculamenten. Nach den Abbildungen WARMING's scheint kaum zweifelhaft, dass die innerste aus der Schicht *a* entstehende Kappe, welche ihre Anticlinalen in die äusseren hinein fortsetzt, die Urmutterzellen des Pollens erzeugt; in unserem Schema die mit Sternchen bezeichneten Räume. Ich verweise hier auf folgende Figuren in WARMING's »Pollenbildende Phyllome und Kaulome« (HANSTEIN's bot. Abhandlung Bd. II) Taf. 4 Fig. 6, 45, 46 — Taf. 2 Fig. 8, 44, 46 — Taf. 3 Fig. 5, 9, 45.

Die in § 2 im Allgemeinen betonte Bedeutung des Vegetationspunktes für das Wachstum möchte ich hier noch an einem Schema beispielsweise näher beleuchten. Unsere Fig. 7, 8, 9 Taf. V sollen das, was ich hier zu sagen wünsche, verdeutlichen. Bei der Construction derselben wollte ich einerseits Alles weglassen, was nicht unmittelbar zu meinem Thema gehört; andererseits aber wollte ich die Figuren auch nicht ganz willkürlich componiren, und so wurden den Figuren 7 und 8 die von KRY für *Osmunda regalis* gegebenen Bilder, unserer Fig. 9 aber die von BUCKE<sup>2)</sup> geschilderten Verhältnisse des Prothalliums von *Aneimia Phyllitidis* und *Mohria* zu Grunde gelegt; die Abweichungen, die ich mir gegenüber den genannten Originalen erlaubt habe, treffen Nebendinge, die für meine theoretischen Folgerungen bedeutungslos sind und die Klarheit der Auffassung nur stören würden.<sup>3)</sup>

Ich nehme nun an, unsere Fig. 7 Taf. V stelle einen Jugendzustand eines Prothalliums dar, aus welchem sich entweder das der äusseren Form nach symmetrische Prothallium Fig. 8 oder das unsymmetrische Fig. 9 entwickeln kann. In Fig. 7 sind die Längswand *oo* und die anticlinalen Wände *1 1'*, *2 2'*, *3 3'*, *4 4'* entstanden; in den von ihnen begrenzten Segmenten

1) Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Taf. 4.

2) *ibid.* Bd. XI. Taf. 38—41.

3) Die beiden Figuren 8 und 9 sind betreffs ihrer durch ausgezogene Linien angedeuteten Zellwände auf das Schema Fig. 7 reducirt, um den Gedankengang schärfer zu präcisiren; Fig. 9 weicht in dieser Beziehung daher erheblich von dem Original ab.

haben sich bereits Periclinalen und secundäre Anticlinalen gebildet; dagegen sind in den von den Anticlinalen 4—0 und 4'—0 umklammerten Zellen zunächst die abwechselnd entgegengesetzten Anticlinalen 5, 6, 7 und 5', 6' entstanden; auf diese Art sind, dem herkömmlichen Sprachgebrauch entsprechend, zwei Scheitelzellen  $v$  und  $v'$  vorhanden. Wollten wir uns denken, die zwischen 5 0 5' liegenden Zellen wüchsen jetzt stärker als die Scheitelzellen  $v$   $v'$  und ihre Segmente, diese aber führen fort langsam zu wachsen und Segmente zu bilden, so würde offenbar eine Dichotomie entstehen, zwei gleichwachsende Sprosse aus dem Prothallium. Wir nehmen jedoch mit Anlehnung an die wirklichen Vorkommnisse bei *Osmunda* an, dass sich aus Fig. 7 die Fig. 8 entwickelt habe und zwar so, dass die rechtwinkligen Schneidungen der bereits in Fig. 7 vorhandenen Wände beibehalten wurden, so dass uns die von ihnen (den ausgezogenen starken und schwachen Linien) begrenzten Räume als Marken dienen, nach denen wir das relative Wachstum jedes Gewebetheils beurtheilen können. Da dieses ein sehr verschiedenes ist, so sind auch in diesen Räumen die neu entstandenen Wandzüge (punktirte Linien) verschieden häufig und verschieden gerichtet; die Zahlen in Fig. 8 geben dieselben primären Anticlinalen an, wie in Fig. 7.

Suchen wir uns nun darüber klar zu werden, was hier in Folge des Wachstums geschehen ist. Man bemerkt, dass die Längswand nach rechts bei Seite gedrängt ist, weil das Wachstum links von ihr ein viel beträchtlicheres war als rechts. In Fig. 7 sind die Räume, welche von den Anticlinalen 4—0 eingeschlossen sind, dem zwischen 4'—0 liegenden gleich; in Fig. 8 ist der erstere viel grösser als der letztere. Fassen wir die beiden dunkelschraffirten Segmente besonders ins Auge, so tritt der Unterschied besonders lebhaft hervor; das Segment 4—6 ist jetzt (in Fig. 8) wenigstens viermal so gross als das Segment 4'—6'; noch auffallender ist die Grössendifferenz zwischen den beiden nach unten benachbarten Segmenten 3—4 links und 3'—4' rechts. Das Wachstum des Prothalliums hat aus der symmetrischen Form Fig. 7 die ebenfalls symmetrische Form Fig. 8 erzeugt, aber die einzelnen Zellen und Gewebetheile haben sich an diesem Wachstum also sehr verschieden und unsymmetrisch betheiligt. Es würde zu den sonderbarsten Consequenzen führen, wollte man annehmen, das Wachstum des Ganzen werde so ausgeführt, dass jede einzelne Zelle ganz unbekümmert um die anderen wüchse und doch genau die Grösse und Form erreichte, wie sie dem neuen Zustand Fig. 8 entspricht. Viel erklärlicher wird das Verhalten z. B. der beiden schraffirten Segmente, wenn man sie als untergeordnete Theile des Ganzen betrachtet, in welchem Kräfte thätig sind, die sich an die vorhandenen Zellengrenzen nicht weiter kehren. <sup>1)</sup> —

1) Ich denke, diese einfache Betrachtung, so wie überhaupt die auf der rechtwinkligen Schneidung der Wände beruhende Anordnung der Zellen im Meristem genügt vollkommen, um den von HOFMEISTER zuerst aufgestellten Satz (Lehrb. von der Pflanzen-

In diesem Falle der Unterordnung befinden sich nun auch die beiden Scheitelzellen  $v$   $v'$  von Fig. 7 bei dem Uebergang in Fig. 8. Man sieht, dass  $v'$  viel stärker gewachsen ist als  $v$ ; dabei hat es aber unserer Annahme gemäss seinen Charakter als Scheitelzelle, den Charakter embryonalen Gewebes verloren; es ist in Dauergewebe umgewandelt, weil es stark gewachsen ist. Dagegen ist  $v$  (links), eben weil es an dem Orte des schwächsten Wachstums liegt, wie die Einbuchtung ohne Weiteres zeigt, in seinem embryonalen Zustand geblieben, es hat durch Einsehaltung einer Anticline ein Segment gebildet, seine Volumenzunahme ist aber viel geringer als die der älteren Segmente. Aber eben dieses geringe Wachstum, der Umstand, dass  $v$  am Orte des geringsten Wachstums liegt, erhält ihm einweilen den embryonalen Charakter des Vegetationspunktes. Schreitet das Wachstum aber weiter fort, so kann dieser auch ihm verloren gehen; das »Scheitelwachstum« hört dann ganz auf. Die Rolle der Scheitelzelle ist, wie man sieht, bei diesen Vorgängen eine äusserst bescheidene; sie kommt bei der Umwandlung von Fig. 7 in Fig. 8 kaum in Betracht; ja dieselbe Form Fig. 8 wäre erreicht worden, wenn  $v$  gar nicht gewachsen wäre. Warum schreibt man nun dieser Scheitelzelle  $v$  eine so grosse Bedeutung zu, wenn es sich um die Untersuchung des Wachstums derartiger Gebilde handelt? Ich möchte fast glauben, es ist in diesem Falle nur die auffallende Form derselben und die Lagerung ihrer Segmente. Aber thatsächlich redueirt sich die Sache darauf, dass bei  $v$  sowie bei  $v'$  entgegengesetzt geneigte Anticlinen entstanden sind. Der weitere Verlauf zeigt, dass dies für das Wachstum sehr gleichgiltig ist, denn  $v'$  verschwindet in dem Dauergewebe, weil es an einer stark wachsenden Stelle liegt, und  $v$  bleibt Scheitelzelle, weil es an der schwächst wachsenden liegt. Behält nun aber  $v$  nebst seinen jüngsten Segmenten zudem noch längere Zeit den embryonalen Charakter, so ist ihm damit allerdings eine besondere Bedeutung gesichert. Diese letztere hängt nun aber nicht an der Thatsache, dass die Scheitelzelle gerade diese Form Fig. 7 besass, denn, wie Fig. 9 zeigt, braucht nur das Gesamtwachstum ein anderes zu sein, so geht auch  $v$  wie vorher  $v'$  in Dauergewebe über und ein Vegetationspunkt bildet sich unabhängig davon an anderer Stelle, wenn diese letztere den Ort des schwächsten Wachstums bezeichnet. Den Originalen entsprechend zeigt unsere Fig. 9, wie sich  $v$  und  $v'$  in Folge des Wachstums in Dauergewebe umgewandelt haben; dagegen ist bei  $F$  eine Stelle minimalen oder ganz sistirten Wachstums; hier behalten die Zellen den embryonalen Charakter und bilden einen neuen

zelle p. 133) »Die Wachstumsvorgänge eines Vegetationspunktes in seiner Gesamtheit sind das Ursächliche und Bestimmende, das Wachstum und somit die Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Abgeleitete und Bedingte« zu beweisen. Die gänzlich nichtssagende, z. Th. auf falsche Beobachtung gegründete, überhaupt nicht anschauliche Beweisführung HOFMEISTER'S ist wohl die Ursache, dass seit den 44 Jahren, wo er ihn aufstellte, Niemand davon Gebrauch gemacht hat.

Vegetationspunkt. Dass nun auch hier eine von zwei einander ihre Coneavitäten zukehrenden Antielinen umgrenzte Scheitelzelle nachträglich zu Stande kommen kann (3—*F*), wird wohl auf denselben Ursachen beruhen. wie die entsprechende Bildung  $v-v'$  bei Fig. 7.

Mit der bisher geltenden Art und Weise, das Wachstum aus den Vegetationspunkten und der Segmentirung der Scheitelzellen ableiten zu wollen, kommt man über die einfache Beschreibung des Gesehenen nicht hinaus; legt man dagegen das Gesamtwachstum eines Organs als eine (wenn auch unerklärte) Thatsache zu Grunde, so lässt sich die Reihe der weiteren Vorgänge auf eine Causalkette zurückführen, in der Weise, dass die Theilungen (bei eellulären Pflanzen), als durch das Wachstum veranlasst, dem Principle der rechtwinkeligen Schneidung gehorend auftreten: dass ebenso die Bildung, Wachstum, Untergang und Neubildung von Vegetationspunkten als Folgen der Vertheilung des Wachstums sich darstellen. Ich glaube, die weitere Forschung wird diesen Weg einzuschlagen haben, nachdem die bisherige Behandlung der Sache zwar ein sehr werthvolles Material angehäuft, aber keinerlei Licht in den causalen Zusammenhang der Dinge geworfen hat.

Würzburg, 2. Deebr. 1878.

# 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): Sachs Julius

Artikel/Article: [Ueber Zellenanordnung und Wachstum 185-208](#)