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

Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen

von

Max Nordhausen.

Einleitung.

Nachdem Sanio in den Untersuchungen über die Anatomie der gemeinen Kiefer[1] seine Initialentheorie für die Teilungsvorgänge im Verbindungsringe der Koniferen aufgestellt hatte, wurde diese Theorie stillschweigend auch auf die, ein sekundäres Dickenwachstum zeigenden baumartigen Lilien und Dikotylen ausgedehnt. Erst nach geraumer Zeit wurden betreffs der letzteren von Krabbe[2] Nachuntersuchungen angestellt, die indessen dieselben Resultate lieferten. Im Jahre 1889 wies alsdann Röseler[3] nach, dass der Verdickungsring der Dracaenen keineswegs eine Initiale im Sanioschen Sinne enthält, vielmehr ein meristematisches Gewebe darstellt, wie es in ähnlicher Weise in den Stammscheiteln der meisten höheren Gefässpflanzen vorkommt. Bald darauf zeigte Raatz,[4] nachdem zuvor Mischke[5] eine Modifikation der Sanioschen Theorie als notwendig erkannt hatte, dass sich die Koniferen ähnlich wie die Dracaenen verhalten.

Nach diesen Ergebnissen war es daher wohl angebracht, noch einmal in genauerer Weise das Verhalten des Dikotylenkambium zu prüfen. Da ferner verschiedene von Krabbe[6] in seinem „Gleitenden Wachstum" gemachten Angaben durch die von mir im Folgenden gefundenen Teilungsvorgänge in ganz anderem Lichte

---

[1] Pringsh's. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. IX.

[2] Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes etc. Abh. d. berl. Akad. d. Wissensch., 1884.

[3] Röseler, Das Dickenwachstum und die Entwicklungsgeschichte der sekundären Gefässbündel bei den baumartigen Lilien. Pringsh's. Jahrb., Bd. XX, 1889.

[4] Raatz, Die Stabbildungen im sekundären Holzkörper der Bäume etc. Pringsh., Bd. XXIII.

[5] Mischke, Beob. über das Dickenw. d. Koniferen, Bot. Zentralbl., 1890.

[6] Krabbe, Abh. d. kgl. Akad. d. W., 1886.

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

erscheinen, glaubte ich auch hierauf näher eingehen zu müssen. Betreffs des ersten Teiles meiner Arbeit konnte ich mich, da viele Punkte schon von Raatz genauer untersucht worden waren, wesentlich kürzer fassen.

I. Das Kambium.

Da sich in der erwähnten Arbeit von Raatz gezeigt hatte, dass die zuerst von Sanio angewandte Beurteilung einer Kambiumwand nach ihrer Dicke und Ansatzstelle keineswegs allein zur genaueren Bestimmung ihres Alters massgebend sein kann, habe ich bei meinen folgenden Untersuchungen die direkte Beobachtung der Zellteilungsvorgänge mehr in den Hintergrund gestellt. Besonderes Gewicht habe ich dagegen auf solche Kriterien gelegt, welche allerdings nur indirekte, jedoch zuverlässige Anhaltspunkte für die Teilungsvorgänge liefern. An der Hand dieser Beobachtungen werde ich zuerst die Unhaltbarkeit der Sanioschen Theorie zu zeigen suchen.

1.

a. Ein ganz besonders günstiger Prüfstein für unsere Frage bilden die sog. „Stäbe". Dieselben wurden zuerst von Sanio zur Widerlegung der Hartigschen Doppelinitiale angewandt, ohne dass indessen eine Erklärung ihrer Entstehungsweise vorhanden war. Raatz hat sodann eine solche in befriedigender Weise gegeben und auch gleichzeitig in grösserem Umfange die Stäbe zur Beurteilung der Zellteilungen im Kambium der Koniferen benutzt. Ehe ich nun zur Besprechung meiner eigenen Stabbefunde übergehe, sei es mir gestattet, mit wenigen Worten die Entstehung der Stäbe zu beleuchten, soweit deren Kenntnis zum Verständnis des Folgenden notwendig ist.

Wenn nach Raatz in einer Kambiumzelle durch irgend welche, noch nicht aufgeklärte Umstände eine grössere Abnahme des Turgors stattfindet, kann der Fall eintreten, dass zwei gegenüberstehende Wände sich berühren und unter Umständen auch verwachsen. Geeignet hiefür sind natürlich nur die Tangentialwände. Steigt jetzt der Turgor wieder, so werden die Wände auseinandergedrängt und die Berührungsstelle, je nach ihrer Beschaffenheit, zu einem stab- bis bandförmigen Gebilde ausgezogen. Wenn sich nun die Kambiumzelle durch tangentiale Wände teilt, so wird der Stab in beiden Tochterzellen vorhanden sein und, da er aus Cellulose besteht, sich

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

wie eine Zellwand verhalten, d. h. Wachstum in die Dicke und Länge[1] zeigen. Hierdurch ist es möglich, dass der Stab bei wiederholten Teilungen sich durch eine grosse Reihe von Zellen erstrecken kann. Er bildet aber so ein Kriterium für die Zusammengehörigkeit der so entstandenen Zellen, insofern, als dieselben zweifellos von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammen.

Was das Vorkommen der Stäbe anbetrifft, so fanden sich dieselben bei den verschiedensten Hölzern: Salix, Populus, Sambucus, Tilia, Juglans etc. Ein höchst geeignetes Objekt bildete für mich ein einjähriger Sambucuszweig, bei dem Stäbe in grösserer Anzahl vorkamen.

Die gefundenen Stäbe lassen sich nun in zwei Kategorien einteilen. Erstens solche, welche sich vom Holz bis in die Rinde hinein erstrecken, also auch das Kambium durchschneiden, sog. „Langstäbe"[2]; zweitens solche, welche sich im Holz oder in der Rinde allein finden, ohne das Kambium zu berühren, sog. „Kurzstäbe". Die Langstäbe deuten nun an, dass eine Zelle im Kambium sowohl nach innen als nach aussen Holz- resp. Rindenzellen abgeschieden hat. Auf welche Weise und wie lange diese Zelle thätig war, ist vorläufig noch nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber können diese Stäbe als ein Kriterium für Sanios Theorie gelten und müssen deshalb unberücksichtigt bleiben (vergl. p. 17.). Ähnlich verhält es sich mit den zweizelligen und, wenn ich die Resultate Mischkes auch auf die Dikotylen übertrage, den vierzelligen Kurzstäben. Sie bestätigen ebenfalls die Sanioschen Zwillinge resp. Mischkeschen Vierlinge. Von eigentlicher Bedeutung für vorliegende Arbeit sind jedoch nur solche Kurzstäbe, welche durch eine grössere Anzahl von Zellen hindurchgehen.

Hierbei muss ich noch einen Punkt erwähnen, der sich auf die Beobachtung der Stäbe im allgemeinen bezieht. Ich habe die Stäbe meistens auf radialen Längsschnitten untersucht. Da nun aber das Dikotylenholz infolge der Ungleichartigkeit seiner Elemente eine ziemlich unregelmässige Struktur besitzt, so dass ein Stab auf dem Querschnitt häufig im Zickzack verläuft, so ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob man natürliche oder künstlich durch den Schnitt hervorgerufene Enden des Stabes vor sich hat. Ein sicheres

[1] Das Längenwachstum erfolgt unter Zugspannung.

[2] Vergl. Raatz, l. c.

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

Merkmal, auf welches ich mich in zweifelhaften Fällen stützte, bildeten kleine, schalenförmige Einsenkungen an den Enden des Stabes. Dieselben finden nach Raatz in der Entstehungsweise der Stäbe ihre Erklärung. Demnach steht mir nach Ausscheidung aller zweifelhaften Fälle ein nicht gerade reichliches, aber doch zuverlässiges Material zur Verfügung.

Was nun die Stabfunde selbst anbelangt, so beziehen sie sich auf Stäbe von 6—25 Zellen Länge. Ausserdem stehen mir noch eine ziemliche Anzahl von solchen zur Verfügung, deren äusseres, nach dem Kambium zu gelegenes Ende sicher bestimmbar war, während auf der anderen Seite der Schnitt sie begrenzte, so dass dieselben sicher als Kurzstäbe anzusehen waren. Diese Fragmente waren 6—11 zellig, die ganzen Stäbe also noch länger.

Mit anderen Worten deuten nun alle diese Funde darauf hin, dass auf einer Radialreihe im Holze grössere (bis 25 zellige) Abschnitte vorkommen, die ihren Ursprung aus einer gemeinsamen Mutterzelle genommen haben. In welcher Weise diese Zelle thätig gewesen ist, kann ich zum Teil aus folgender Betrachtung schliessen. In Fig. 1 liegt der besondere Fall vor, dass die letzten 4, dem Marke zu gelegenen Zellen neben dem langen noch einen kleinen Stab enthalten.[1] Nun stellen die den längeren Stab begrenzenden Zellwände die Grenzen der ehemaligen Mutterzelle dar. Der kleinere Stab dagegen wird von einer augenscheinlich erst später aufgetretenen Wand begrenzt, muss demnach auch erst später entstanden sein, in dem eine, den längeren Stab schon enthaltende Zelle, sich nochmals geteilt hat. Ziehe ich ausserdem die relativ häufig vorkommenden zweizelligen Stäbe in Betracht, so kann ich ziemlich sicher annehmen, dass ein längerer Stab dadurch zustande kommt, dass die Abkömmlinge der Mutterzelle sich immer wieder annähernd gleichmässig geteilt haben, im Gegensatz zu der einseitigen Thätigkeit einer Initiale im Sinne Sanios.

Welcher Art ist nun die Mutterzelle eines Kurzstabes? Die Initiale selbst kann es nicht sein. Es bleibt also nur übrig, eine grössere Teilbarkeit einer Tochterzelle der Initiale anzunehmen, im speziellen Falle also bis zu 25 Teilungen. Angenommen, dem

[1] Der längere Stab ist allerdings an einer Stelle durchbrochen, was jedoch nicht verhindert, denselben als einen Stab anzusehen, da, wie ich später zeigen werde, diese Erscheinung sekundären Charakters ist. Vergl. Raatz.

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

ist so: Im angeführten Beispiel besteht der Jahresring aus 35 Zellen, von denen 25 Zellen aus einer nach dem Holze zu abgeschiedenen Tochterzelle entstanden sind. Die übrigen 10 Zellen müssen dann aus einer, später entstandenen Tochterzelle entstanden sein, da nicht einzusehen wäre, warum sich die Tochterzellen abweichend verhalten sollten. Dies heisst aber: Die Initiale hat im Laufe einer Vegetationsperiode nur zwei Tochterzellen nach dem Holze abgeschieden. Wäre dies nun der Fall, so müsste die nach der Holzseite zu gelegene Wand der Initiale unverhältnismässig lange im Kambium verweilen und zwar, entsprechend einer zweimaligen Teilung, ungefähr eine halbe Vegetationsperiode lang. Infolge ihres relativen Alters würde sie sich also durch besondere Dicke auszeichnen.[1] Da aber Verschiebungen durch Gleiten[2] a priori nur in geringem Masse angenommen werden können, so müssen sich alle übrigen Radialreihen ebenso verhalten. Ich würde also unter genannten Umständen überall im Kambium dicke Wände beobachten, die entsprechend dem Initialenkreise Sanios in fast genau demselben Abstande vom Zentrum des Holzkörpers sich finden. Derartige Erscheinungen sind nun zu keiner Zeit zu beobachten. Mithin wird bei Annahme, dass ein direkter Abkömmling einer „dauernden" Initiale die Mutterzelle der Stäbe sei, hinfällig. Ganz und gar nicht genügt aber die Saniosche Theorie zu ihrer Erklärung.

b. Ein anderer Widerspruch mit Sanios Theorie ergab sich aus verschiedenen Beobachtungen an „Doppelreihen".

Wenn ein Stamm in die Dicke wächst, so muss die Umfangszunahme des Kambiumringes, die hiermit verbunden ist, durch Radialteilungen in entsprechendem Masse ausgeglichen werden. Diese Radialwände treten in einer Kambiumzelle auf und zwar nach Sanio in der Initiale. Sanio macht sogar umgekehrt die Schlussfolgerung, dass eine Kambiumzelle, die eine Radialwand enthält, die Initiale sein müsse. Setzen jetzt die beiden durch Radialteilung entstandenen Tochterzellen ihre kambiale Thätigkeit fort, d. h. scheiden nach beiden Seiten Holz- und Rindenelemente ab, so entsteht eine Doppelreihe. Diese Radialreihen resp. Wände treten nun verhältnismässig selten auf. Nägeli[3] sagt hierüber: „Wenn

[1] Vergl. p. 12.

[2] Vergl. p. 43.

[3] Dickenwachstum des Stengels etc. der Sapindaceen.

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

der Radius des Kambiumringes die Länge von 50 oder 100 oder 1000 Holzzellen hat, so müssen die radialen Reihen sich um 50 oder 100 oder 1000 Zellen verlängern, damit sie sich einmal verdoppeln." Dementsprechend lassen sich dieselben am besten an jüngeren Zweigen, von geringerem Durchmesser beobachten. Vorausgesetzt nun, dass diese Doppelreihen aus einer Mutterzelle entstanden sind, geben sie mir ebenso wie die Stäbe ein Kriterium für die Zusammengehörigkeit solcher Zellen. Die Voraussetzung, dass nur eine Kambiumzelle sich radial geteilt hat, kann ich an dünnen Zweigen (und auf sie beziehen sich alle später anzuführenden Fälle) ohne Bedenken annehmen. Jedenfalls habe ich nicht nur an ganz neu entstandenen Doppelreihen, welche sich fast nur aus Kambiumzellen zusammensetzten, demzufolge auch der Verlauf der einzelnen Wände besonders leicht zu verfolgen war, sondern auch an den sich schon im Holz oder der Rinde befindenden Teilen einer Doppelreihe, so weit dieselben für meine Betrachtung verwertet wurden, niemals beobachten können, dass eine oder mehrere Tangentialwände beide Reihen in gerader Linie durchliefen, wie es für mehrere Mutterzellen angenommen werden müsste.

Allerdings möchte ich noch bemerken, dass entsprechend den Kurzstäben auch Stücke von Doppelreihen im Holz resp. in der Rinde allein zu finden waren; erstere ausschliesslich an dicken Stämmen.

Von beiden Arten konnte ich jedoch keinen Gebrauch machen, da einerseits das Spitzenwachstum der Libriformzellen, andererseits sowohl die Unregelmässigkeit der Rindengewebe als auch deren andauernde Teilbarkeit leicht zu Irrtümern Anlass geben dürfte.

Infolge des letzteren Verhaltens der Rinde war es auch bei den typischen, durch das Kambium hindurchgehenden Doppelreihen besonders notwendig, auf etwaige Zusammengehörigkeit tangentialer Wände, wie oben schon erwähnt, zu achten.

Nach diesen Voraussetzungen will ich jetzt auf die speziellen Fälle näher eingehen.

Nehme ich an, dass eine Initiale im Sanioschen Sinne die Mutterzelle einer Doppelreihe gewesen ist, so ersehe ich aus der Anzahl der abgeschiedenen Holz- und Rindenzellen, in welcher Weise die Initiale thätig gewesen ist. Da nun alle Initialen nach Sanio einen Kreis bilden und ferner grössere Verschiebungen

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

in radialer Richtung ausgeschlossen sind, so giebt genannte Doppelreihe das Verhältnis des abgeschiedenen Holzes und der Rinde annähernd für den ganzen Stamm an. Vergleiche ich aber dieses Resultat mit meinen Beobachtungen, so zeigen sich ganz erhebliche Abweichungen. So fand ich z. B. bei Aesculus Hippocastanum (Fig. 2) folgenden Fall:

Eine Doppelreihe erstreckt sich 6 resp. 7 Zellen in das Holz und 1 Zelle in die Rinde hinein, wenn ich die Zellen i i als Initialen ansehe.[1] Zwei Reihen entfernt davon befindet sich noch eine Doppelreihe, die sich nur 3 Zellen in das Holz, in die Rinde aber ebenfalls nur eine Zelle weit erstreckt. Das Verhältnis von Holz zur Rinde ist also bei I gleich 7 : 1, bei II gleich 3 : 1. Es hätte also die Initiale der Reihe I mehr als doppelt soviel Holzzellen abgeschieden, als die nur wenige Radialreihen entfernte Reihe II. Hierbei ist aber noch zu bemerken, dass die dazwischen liegenden Zellreihen absolut keine Verschiebungen in der Richtung A A_1 zeigen, wie es der Fall sein müsste, wenn die beiden Punkte A und A_1 sich auf derselben Kreislinie befunden hätten. Ausserdem aber habe ich in etwas weiterer Entfernung von oben angeführtem Bilde eine Doppelreihe gefunden, bei der die „Initiale" nur 2 Holz und 1 Rindenzelle abgeschieden hatte, Holz zur Rinde sich also sogar wie $\frac{2}{1}$ verhielten. Es könnte nun vielleicht der Einwurf gemacht werden, dass in Fig. 2 in Reihe I nicht i, sondern die dem Holze zu gelegene nächste Kambiumzelle die Initiale wäre, wodurch dies Verhältnis ebenfalls $\frac{3}{1}$ betragen würde. Hierbei ist aber zu berücksichtigen, dass dann der von Sanio angenommene Initialenkreis, eine für seine Theorie wichtige Vorbedingung, nicht mehr bestehen würde. Ein ähnliches Verhalten würde sich zeigen, wenn man die nächst äussere Zelle als Initiale ansähe, in dem hierbei die Zahlenverhältnisse trotzdem noch erheblich differieren würden. Ähnliche Doppelreihen fand ich auch an anderen Stämmen. Besonders günstig hierfür war Lonicera tatarica, deren Holz und Rinde sich durch besondere Regelmässigkeit auszeichneten. Ich untersuchte hiervon im Frühjahr, als das Kambium seine Thätigkeit begann, demzufolge auch die Lage der Initiale durch die neuen Wände bestimmt sein musste,

[1] Es befindet sich das Kambium, welches von einem 3jährigen Aste herstammt, in Winterruhe, ist daher auch nur 3—4schichtig. Diese Zahlen sind durch stellenweise vorliegende Bastgruppen mit Sicherheit zu ermitteln gewesen.

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

einen vorjährigen Stamm. Aus den direkt abgezählten Holz- und sekundären Rindenelementen ging hervor, dass Holz zur Rinde sich wie $\frac{1}{1}$ verhielten. Hingegen fand ich Doppelreihen, in denen dieses Verhältnis $\frac{1}{3}$ oder sogar $\frac{2}{1}$ war.[1] Diese Zahlen sprachen entschieden deutlich genug.

c. Schliesslich ist noch das Auftreten dicker Wände zu erwähnen, deren Ursprung durch die Saniosche Theorie eine ungenügende, zum Teil gar keine Erklärung findet. Namentlich an üppig wachsenden Bäumen finden sich ziemlich häufig in den verschiedensten Regionen des Kambiums tangentiale Wände, die sich durch ihre Dicke und durch die Abrundung der Ecken im Verhältnis zu den umliegenden Wänden als sehr alt kennzeichnet. Diese Wände hatte zuerst Sanio beobachtet; allerdings nur in geringer Zahl, weil er, wie er selbst hervorhebt, zur besseren Beurteilung der Teilungsvorgänge nur langsam wachsende Stämme untersuchte. Raatz fand dieselben bei Koniferen an günstigen Objekten in ziemlicher Menge. Auch bei den Dikotylen waren dieselben, wie gesagt, nicht selten.

Sanio selbst nimmt nun zur Erklärung dieser Wände, abweichend von der in seiner Theorie ausgesprochenen Regel, eine Doppelinitiale an. Indem nämlich eine Initiale nur Holz nach innen, und eine andere nur Rinde nach aussen abscheidet, bleibt eine Wand mitten im Kambium bestehen, die sich dann natürlich durch besondere Dicke infolge ihres Alters auszeichnen muss. Diese Erklärung mag, wie wir später sehen werden, für gewisse Fälle annähernd richtig sein, d. h. also in dem Falle, wo sich die Wand auf dem Initialenkreise befindet. Anders dagegen liegt der Fall, wenn die dicken Wände ausserhalb desselben in den verschiedensten Regionen des Kambiums vorkommen. Es ist natürlich klar, dass hierfür nicht dieselbe Erklärung anwendbar ist: vielmehr bleibt dies für die Saniosche Theorie eine offene Frage.

Hierzu möchte ich noch bemerken, dass die von mir bei der Besprechung des 25zelligen Stabes genannten dicken Wände, wie sie sich aus der Annahme einer höheren Teilbarkeit der Tochterzellen der Initiale ergeben, keineswegs mit den von Sanio erwähnten Erscheinungen zu verwechseln sind. Das charakteristische für das Vorkommen jener wäre eben ihr gleichzeitiges Auftreten in allen Radialreihen, was jedoch niemals zu beobachten ist.

[1] Hypo- resp. Epinastie kommen hierbei nicht in Frage.

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

2.

Nachdem ich nun im Vorhergehenden gezeigt habe, dass die drei von mir genannten Punkte, nämlich: Stäbe, Doppelreihen und dicke Wände keine Erklärung durch Sanios, sowie überhaupt jeder, eine „dauernde" Initiale annehmenden Theorie finden, will ich jetzt die beobachteten Erscheinungen zusammenstellen und unter einem neuen Gesichtspunkte vereinigen.

Ein wichtiger Unterschied zwischen obengenannten Theorien und der von mir im Folgenden vertretenen Ansicht bildet der von Raatz zuerst genannte „Wendekreis".

Auf jeder Radialreihe muss es eine Zelle geben, die weder zum Holze noch zur Rinde übergeht, also ihren kambialen Charakter beibehält. Sie muss daher so gelegen sein, dass sie die ganze Radialreihe im Verhältnis der abgeschiedenen Holz- und Rindenelemente teilt. In dieser Zelle sehen wir den Begriff einer Initiale, verwirklicht, soweit derselbe sich auf die lokale Bevorzugung einer solchen Grenzzelle bezieht. Hierzu kommen noch speziell für diejenige im Sinne Sanios die Eigenschaften hinzu, dass sie diese Lage dauernd beibehält, ausserdem aber sich durch unbegrenzte Teilbarkeit von ihren Tochterzellen auszeichnet. Da nun aber alle Radialreihen sich in dieser Beziehung gleich verhalten, müssen diese Zellen im Kambium einen zusammenhängenden Ring bilden, den sogenannten Initialenkreis. In Wirklichkeit ist nun ein solcher etwa in dem Sinne, dass die dazugehörigen Tangentialwände die Peripherie eines Kreises bilden, niemals zu beobachten, indem die eine oder die andere Zelle mehr oder weniger hervorspringt. Sollen aber diese Zellen ihre Lage während ihrer Thätigkeit beibehalten, so müssten sie bei jeder Teilung an einander vorbeigleiten.[1] Das Gezwungene dieser Annahme wird aber durch den „Wendekreis" beseitigt, indem derselbe eine strengere Fassung des Initialenkreises darstellt. Seine Definition lautet: Der Wendekreis ist die Verbindungslinie aller der Punkte des Kambiums, welche weder zum Holze noch zur Rinde übergehen.

Es ist klar, dass derselbe jede Initiale, falls ich eine solche annehmen muss, schneidet, allerdings immer an verschiedenen Punkten. Umgekehrt kann man auch sagen, dass jede Zelle, welche

[1] Vergl. Raatz, Pringsh's. Jahrb., Bd. XXIII, p. 604.

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

auf dem Wendekreis liegt, für die Dauer dieser Lage, Initiale ist. Hiermit gebe ich aber gewissermassen die gesonderte Stellung einer Initiale auf, indem dieselbe jetzt von der Lage des Wendekreises abhängig ist. Es tritt dies besonders hervor, wenn ich, wie noch später zu zeigen ist, eine Bewegung des Wendekreises annehmen muss. Bedenke ich ausserdem, dass das Resultat der vorhergehenden Angaben die Voraussetzung einer qualitativ bevorzugten Zelle nicht zulässt, so liegt der Gedanke nahe, in dem Kambium ein Gewebe gleichartiger Zellen zu sehen. Von diesem Gesichtspunkte aus, will ich jetzt Stäbe, Doppelreihen etc. noch einmal durchgehen, um sowohl die Richtigkeit dieser Annahme nachzuweisen, als auch Näheres über die Vorgänge in diesem Gewebe mitzuteilen.

Was die Zahl der Kambiumzellen einer Radialreihe anbetrifft, so kann man sich leicht überzeugen, dass dieselbe von dem Alter des Zweiges, resp. Stammes abhängig ist. Mitten in der Vegetationsperiode findet man z. B. an jungen Zweigen ca. 4—8 Zellen, welche nach den in ihnen auftretenden, jungen Wänden zu schliessen, als Kambiumzellen anzusehen sind. An älteren Stämmen kann man das 2—4fache dieser Zahlen antreffen. Nach Sanio würde ein grosser Teil derselben allerdings zur sich differenzierenden, subkambialen Zone zu rechnen sein, in der keine Wände mehr auftreten, wozu jedoch, wie ich noch später beweisen werde, keine Veranlassung vorliegt.[1] Dass ferner die Art des Wachstums, ob üppig oder langsam, die Zahl der Kambiumzellen beeinflusst, ist leicht erklärlich. Da aber im Prinzip die Teilungsverhältnisse dieselben bleiben werden, so ist es ziemlich gleichgültig, an welchem Beispiele ich die einzelnen Fälle erläutere.

a. Bei der Besprechung der Stabbildungen war mir, wie ich schon früher erwähnte, besonders ein einjähriger Sambucuszweig von Nutzen gewesen. Er möge auch als Ausgangspunkt für das Folgende dienen. Da dieser Zweig sich jedoch in der Winterruhe befand, die Zahl der Kambiumzellen demnach auch nur einen Bruchteil des thätigen Kambiums ausmacht, so habe ich einen ähnlichen Zweig während der Vegetationsperiode untersucht und die Zahl der Zellen auf ca. sechs festgestellt.

Ich nehme nun an, dass diese sechs Zellen gleichartig, d. h. gleichteilbar sind. Da ferner das Verhältnis der abgeschiedenen

[1] Vergl. p. 22.

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

Rindenzellen zu den Holzelementen 1 : 3 ist, so muss der Wendekreis dementsprechend mehr nach der Rinde zu liegen.

Für die Stabbildung ist nun jede Kambiumzelle als gleich geeignet anzusehen, indessen wird die Art und Länge der Stäbe von der Lage der Mutterzelle abhängen. Liegt dieselbe auf dem Wendekreise, so muss diese Zelle als Initiale wirken; der Stab wird also als typischer Langstab sich gleichzeitig im Holz und in der Rinde finden. Umgekehrt dagegen wird ein Stab nur im Holz oder nur in der Rinde[1] vorkommen, sobald die Mutterzelle innerhalb oder ausserhalb des Wendekreises liegt. Aber auch hier wird die Entfernung vom Wendekreise eine bedeutende Rolle für die Länge des Stabes spielen. Je näher dem Rande des Kambiums, um so kürzer wird der Stab werden, da dort die Mutterzelle vielleicht schon nach ein oder zwei Teilungen zum Holze übergehen wird. Befindet sich jedoch die Mutterzelle in der Nähe des Wendekreises, so wird sie sich noch häufiger teilen, ebenso wie ihre Tochterzellen; der Stab wird also hier eine bedeutendere Länge erreichen. Das Extrem eines Kurzstabes, gewissermassen der Übergang zum Langstab, ist nun der Fall, dass eine Wand der Mutterzelle direkt auf dem Wendekreise liegt. Der Stab wird in diesem Falle sich in der Rinde oder nur im Holz finden (bis zum Wendekreise), dabei aber eine bedeutende Länge erreichen, ja sich durch mehrere Jahresringe erstrecken können, wie dies Raatz beobachtet hat.[2]

Bisher hatte ich der Übersichtlichkeit wegen angenommen, dass der Wendekreis im Verlaufe der Teilungen seine Lage nicht verändert. Es bleibt nun noch der entgegengesetzte Fall übrig.

Die Lage des Wendekreises ist, wie ich in der Definition bereits sagte, abhängig von dem Verhältnis der entwickelten Holz- und Rindenelemente. Von vornherein ist nun höchst wahrscheinlich, dass dasselbe zum mindesten Schwankungen unterworfen ist. Wie ich später noch ausführen werde, muss ich mit Raatz direkt annehmen, dass diese Schwankungen sich im Laufe einer jeden Vegetationsperiode in gleichem Sinne vollziehen und zwar derart, dass die Zahl der Holzelemente relativ grösser wird. Der Wendekreis wird dementsprechend eine Bewegung nach aussen ausführen. Hier-

[1] Von diesem Falle habe ich der Schwierigkeit der Beobachtung wegen ganz abgesehen.

[2] Alle diese Beobachtungen lassen sich leicht in Fig. 3 verfolgen. Vergl. p. 16.

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

bei können nun die verschiedensten Erscheinungen auftreten. Liegt z. B. eine Stabmutterzelle auf dem Wendekreise, und scheidet dieselbe, entsprechend einer Initiale, nach beiden Seiten Tochterzellen ab, so kann der Fall eintreten, dass der während dieser Zeit nach aussen rückende Wendekreis regelmässig die nach der Rinde zu gelegene Tochterzelle der Initiale trifft, diese also zur Initiale macht. Es würden also hierdurch von der ehemaligen Mutterzelle nur nach dem Holze zu Elemente abgeschieden worden sein. Rückt nun aber der Wendekreis noch schneller nach aussen, als eben angenommen, so kann derselbe die nach aussen abgeschiedene Tochterzelle ganz „überholen" und auf eine andere Kambiumzelle überspringen, wodurch jetzt der Stab auf der Innenseite des Wendekreises liegt, also zum Holz übergehen muss. In den meisten Fällen wird derselbe auf diese Weise eine bedeutende Länge erreichen. Andere Erscheinungen dieser Art werde ich bei der Besprechung der dicken Wände noch zu erörtern haben.

Vergleichen wir nun diese theoretisch gefundenen Möglichkeiten der Stabformen mit den wirklichen Befunden, so zeigt sich die Richtigkeit unserer Annahme ganz evident.

b. Unter demselben Gesichtspunkte will ich jetzt die schon vorher beschriebenen Doppelreihen betrachten.

Wir hatten gesehen, dass die Doppelreihen die Zusammengehörigkeit bestimmter Zellen in derselben Weise wie die Stäbe angeben. Da nun alle von mir berücksichtigten Doppelreihen sich von der Rinde bis in das Holz hinein erstrecken, so ist klar, dass die Mutterzelle derselben nach Art einer Initiale sich auf dem Wendekreise befunden haben muss. In Fig. 3 habe ich einen Teil eines ca. fünfschichtigen Kambiums dargestellt. Der Wendekreis ist unter der Voraussetzung, dass sich Rinde zu Holz wie 1 : 3 verhält, konstruiert worden. Gleichzeitig habe ich denselben vorläufig als feststehend gedacht und die interkalaren Teilungen (bis zur fünften Teilung) nachträglich eingezeichnet, wodurch allerdings die jüngsten Zellen sehr klein erscheinen, die Figur indessen übersichtlicher wird. Wie gesagt, kommen nun nur die auf dem Wendekreise liegenden Zellen für unsern Fall in Betracht. Hat sich z. B. die Zelle (1—1 a) radial geteilt, so erhalte ich aus der entstehenden Doppelreihe das Verhältnis von Rinde zu Holz gleich 1 : 10. Nehme ich die Tochterzelle dieser als Mutterzelle an (1—2 a),

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

so ist dasselbe Verhältnis nur noch 1 : 6. Vergleiche ich diese Zahlen mit dem wahren, in der Voraussetzung gegebenen Verhältnis 1 : 3, so zeigt sich, dass in beiden Fällen eine zu grosse Zahl von Holzzellen angegeben wird. Aber auch nach der anderen Seite hin können diese Verhältnisse von den gegebenen Zahlen abweichen. Es würde z. B., wenn ich Zelle (4 a—1)[1] als Mutterzelle einer Doppelreihe annehme, das Verhältnis ca. 4 : 1 betragen (allerdings erst nach mehreren Teilungen). Derartige Reihen liessen sich noch viele verfolgen. Als Extrem schliesslich würden sich für beide Fälle theoretisch die Zahlenverhältnisse 1 : ∞ und ∞ : 1 ergeben. In der Praxis würden dieselben sich darin zeigen, dass eine Doppelreihe nur vom Holz oder nur von der Rinde bis zum Wendekreise reicht. Als Grund käme hierbei, ähnlich wie bei den schon besprochenen Stäben, der Umstand in Betracht, dass eine Wand sich direkt auf dem Wendekreis befindet, während die eine der dazu gehörigen Zellen als Mutterzelle fungiert.

Nach Allem ersehe ich also, dass die Doppelreihe in ihrer Form von der Lage des Wendekreises auf der Mutterzelle abhängig ist. Da nun aber zwei neben einander liegende Radialreihen sich nicht gleich verhalten, also auch zwei auf dem Wendekreis liegende Zellen von letzterem nicht in derselben Weise geteilt werden, so können zwei Doppelreihen neben einander liegen und trotzdem scheinbar ganz andere Verhältnisse von abgeschiedenen Holz- und Rindenelementen angeben (vergl. Fig. 2). Also auch diese Erscheinungen finden durch obige Theorie eine genügende Erklärung.[2]

In ähnlicher Weise würden sich auch die Langstäbe verhalten. Ich kann jedoch auf dieselben nicht näher eingehen, da infolge der Schwierigkeit, das Ende eines solchen Stabes in der Rinde zu bestimmen, nicht zuverlässiges Material vorliegt.

c. Ich komme jetzt zu der Besprechung der dicken Wände. Betreffs des Vorkommens derselben hatte ich gefunden, dass sie an älteren Stämmen, wo das Kambium bei üppigem Wachstum eine beträchtliche Schicht bildet, ziemlich häufig zu beobachten sind. Wie sind dieselben nun entstanden? Auch hierzu muss ich auf den Wendekreis zurückgehen. Nehme ich vorerst wiederum den Fall an, dass derselbe relativ feststeht, so würde nach der

[1] 4 a ist die dem Wendekreis am nächsten gelegene der mit 4 bezeichneten Wände.

[2] Eine Bewegung des Wendekreises ändert dem Prinzip nach nichts an dieser Erscheinung. Ich werde hierauf im nächsten Abschnitte noch einmal zurückkommen.

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

Definition des Wendekreises eine jede Wand sich um das Doppelte von demselben entfernen, sobald alle zwischen ihr und dem Wendekreise liegenden Zellen sich einmal geteilt haben. Es würde also z. B. eine Wand, deren Entfernung vom Wendekreis $\frac{1}{4}$ der radialen Ausdehnung einer Kambiumzelle beträgt, bei den entsprechenden Teilungen $\frac{1}{2}$, 1, 2, 4 etc. Einheiten entfernt sein. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass, je näher eine Wand dem Wendekreise zu liegt, um so langsamer sich dieselbe von ihm entfernen wird.[1]

Diese Fälle lassen sich in Fig. 3 leicht verfolgen. Die nach dem Holze zu gelegene Wand 2a der sich auf dem Wendekreis befindenden Zelle (2a—1) hatte einen Abstand von ca. $\frac{3}{4}$ Einheiten vom Wendekreis. Durch interkalare Teilung hat sich letztere Zelle in acht Tochterelemente geteilt,[2] so dass jetzt der Abstand der Wand 2a ca. sechs Einheiten beträgt. Gleichzeitig hatten sich aber auch die beiden Nachbarzellen derselben Radialreihe vier-[3] resp. fünfmal geteilt. Die Folge hievon ist, dass Wand 2 jetzt aussen sowohl wie innen von neu aufgetretenen Wänden umgeben ist. Da sie sich aber noch im Kambium befindet, wird sie von diesen Wänden durch grössere Dicke sowie Abrundung der Ecken ausgezeichnet sein. Noch günstiger zeigt diese Erscheinung die nach aussen gelegene Wand 1 derselben Zelle, indem sie nicht nur auf beiden Seiten von Wänden der fünften Teilung umgeben ist, sondern auch sich durch noch grösseres Alter auszeichnet. Als Extrem kann wiederum der Fall angesehen werden, wo eine Wand direkt auf dem Wendekreis liegt. Der Theorie nach würde solche Wand, so lange das Dickenwachstum andauert, immer an derselben Stelle bleiben, demzufolge eine bedeutende Dicke erreichen. In der That sind nun auch solche Wände häufiger zu finden: indessen haben sie bisweilen den Charakter einer Wand fast vollständig verloren. Raatz,[4] der letztere Wände näher verfolgt hat, sagt hierüber: „Die beiden Lamellen solch einer tangentialen Wand verlieren allmählich mit zunehmendem Alter den innigen Kontakt, dessen Vorhandensein man bei jüngeren Wänden beobachtet. Der hydrostatische Druck, unter welchem das Kambium wächst, muss infolge-

[1] Vergl. Raatz, l. c.

[2] Durch die Teilungen 3, 4, 5.

[3] Die fortschreitende Differenzierung hinderte eine weitere Teilung.

[4] Vergl. Pringsh's. Jahrb., Bd. XXIII, p. 626.

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

dessen an dieser Stelle eine stärkere, polygonale Abplattung der Zellen gegen einander und damit ein Schmalerwerden der tangentialen Wand bewirken. Gleichzeitig bleiben die von der dicken Wand getrennten Zellen allmählich im Wachstum gegenüber den Zellen der Nachbarreihe, wie man an dem verminderten Querschnitt und an der geringen Länge sehen kann, zurück. Man hat sich wohl vorzustellen, dass die dicken Wände den Austausch der xylem- und phloemwärts kommenden Nährstoffe grösseren Widerstand entgegensetzt als die dünnen Wände der Nachbarreihe und die ersten dadurch benachteiligt." Als Endresultat kann sogar der Fall eintreten, dass eine Radialreihe ganz aus dem Kambium verschwindet. Diese Erscheinungen wurden früher ausschliesslich durch das nachträgliche Spitzenwachstum der Libriform und Bastelemente erklärt. Dass aber auch eben genannter Fall häufig eintritt, kann man daran erkennen, dass bei verschiedener Einstellung resp. bei Serienschnitten die beiden Teilstücke der Radialreihe sich nicht vereinigen, wie es im entgegengesetzten Falle eintreten müsste.[1]

Aber auch Übergänge von dem Auftreten einer dicken Wand bis zum gänzlichen Verschwinden einer Radialreihe lassen sich beobachten. Dieselben stellen sich so dar, dass eine Radialreihe auf eine grössere oder kürzere Strecke unterbrochen ist, ohne dass es zu einem gänzlichen Verschwinden der Reihe kommt.

Alle diese extremen Erscheinungen, die sich zur Beobachtung ganz besonders günstig zeigen, müssten nun nach der bisherigen Annahme nur auf dem Wendekreise vorkommen. In Wahrheit lassen sich aber dieselben in allen Teilen des Kambium beobachten und hierin ist mir die Notwendigkeit für die Voraussetzung eines beweglichen Wendekreises gegeben.

Demnach würde eine solche teilweise Unterbrechung einer Radialreihe oder eine extrem dicke Wand, die sich innerhalb des Wendekreises befindet, derart zustande gekommen sein, dass die ursprüngliche Wand längere Zeit auf dem Wendekreis verweilte, dann aber von demselben „überholt" wurde.

Nun könnte der Einwurf gemacht werden, dass, wenn der Wendekreis als beweglich angenommen würde, es niemals zur Bildung einer solchen dicken Wand kommen könnte, da dieselbe ein längeres Verweilen auf dem Wendekreise voraussetzt. Dieser Auf-

[1] Vergl. Raatz, Pringshs. Jahrb., Bd. XXIII, p. 627.

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

fassung tritt jedoch folgende Betrachtung entgegen: Der Definition des Wendekreises entsprechend entfernt sich jede Wand nach einmaliger, durchgehender Teilung aller Kambiumzellen um das Doppelte von demselben. Bewegt sich nun der Wendekreis in einer dieser Richtungen, angenommen nach aussen, und zwar in demselben Masse als die genannte Zellwand sich von ihm ebenfalls nach aussen entfernt, so wird letztere ihre Lage in Bezug auf den Wendekreis nicht ändern. Die Folge hiervon wird sein, dass die Wand sich bald durch besondere Stärke von den übrigen auszeichnen wird, schliesslich sogar die schon vorher genannten extremen Erscheinungen hervorrufen kann. Bewegt sich andererseits aber der Wendekreis um nur ein wenig schneller, so wird er der vor ihm „fliehenden" Wand immer näher rücken, schliesslich dieselbe ganz „überholen", wodurch sie dann zum Holze übergehen wird.

Auch bei dieser Annahme werden dieselben Erscheinungen wie vorher eintreten können.

Was endlich die Richtung der Bewegung des Wendekreises anbetrifft, so giebt mir die Beobachtung, dass die genannten aussergewöhnlich dicken Wände fast ausschliesslich innerhalb des Wendekreises liegen, die grösste Wahrscheinlichkeit für die Annahme einer solchen nach aussen. Im übrigen ist mir dieselbe auch in dem Dickenwachstum des Stammes selbst gegeben, indem mit zunehmendem Alter das Verhältnis von Rinde zu Holz sich zu Gunsten des letzteren ändert. So beträgt dasselbe z. B. an jungen Zweigen häufig $\frac{1}{1}$, an alten Stämmen desselben Individuums dagegen $\frac{1}{10}$ oder noch weniger. Dies schliesst jedoch keineswegs eine besondere Bewegung im Laufe der Vegetationsperiode aus. Nach den bisherigen Beobachtungen müssen wir sogar annehmen, dass sich dieselbe derart vollzieht, dass der Wendekreis in der Zeit des üppigsten Wachstums nach aussen rückt, am Schlusse der Vegetationsperiode dagegen wieder zurückkehrt.

Fasse ich alle Beobachtungen noch einmal zusammen, so zeigt sich auch hier, dass alle hierhergehörigen Erscheinungen durch unsere Theorie eine ungezwungene Erklärung finden.

d. Zum Schlusse endlich möchte ich noch die Beobachtungen mitteilen, die ich direkt an Teilungsvorgängen abgelesen habe. Obwohl hierauf, wie schon im Anfange gesagt, weniger Gewicht gelegt worden ist, wird es doch nicht uninteressant sein, zu verfolgen.

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

wie sich diese Beobachtungen zu der von mir vertretenen Theorie verhalten.

Der Beginn der Vegetationsperiode ist, auch wenn ich von den individuellen Eigenschaften einer Spezies absehe, an keine genauere Zeitgrenze gebunden.[1] Dieselbe hängt vielmehr von dem Standort, oder genauer gesagt, von der jeweiligen Temperatur ab. So können z. B. im Kambium jüngerer Zweige, sobald dieselben längere Zeit von der Sonne getroffen werden, schon Teilungen vorkommen, obwohl die Gesamttemperatur nur wenige Grade über 0 beträgt. Derartige Fälle waren z. B. bei Symphoricarpus schon am 14. Februar dieses Jahres (1896) zu beobachten. Sobald indessen die Temperatur sank, wurden die Teilungen sistiert, ohne dass es zu Differenzierungen gekommen wäre. Diese Übergangszeit dauerte von Ende März bis April, wann sich das Kambium der meisten Bäume regelmässig zu teilen anfing.

Meine ersten Beobachtungen bezogen sich auf junge Zweige von Sambucus, deren Kambium ich von Woche zu Woche verfolgte. Die ersten Teilungen fanden in den beiden innersten Zellen des 2—4schichtigen Winterkambiums statt. Gleich darauf begann die Umbildung der innersten Zelle zum Gefäss. Diese überaus schnell eintretende Differenzierung ist nun insofern von Bedeutung, als mir durch dieselbe ein auf dem Querschnitt leicht zu beobachtendes Kriterium für die annähernden Grenzen des undifferenzierten Kambiums geboten wird; ein Punkt, auf den ich noch zurückkommen werde. Leider musste ich die weitere Beobachtung an jüngeren Zweigen jedoch aufgeben, da schon in der dritten Woche genauere Wandunterschiede nicht mehr vorhanden waren; diese aber nur mit einiger Kombination Annäherungen an die Mischkesche Regel zeigten. Da es mir auch nicht möglich war, diese Beobachtungsmethode auf ältere, üppig wachsende Bäume auszudehnen, so stehen mir nur Stadien zur Verfügung, die mitten aus der Vegetationsperiode eines solchen Stammes herrühren. Indessen bieten dieselben immerhin noch Bemerkenswertes genug. Ehe ich jedoch auf die nähere Betrachtung eingehe, möchte ich zum näheren Verständnis des Folgenden noch einige Bemerkungen über den Begriff des Kambium einfügen.

[1] Beziehungen zwischen dem Beginn der Kambiumthätigkeit und der Knospenentwicklung waren im allgemeinen nicht zu beobachten.

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

Nach der Sanioschen Theorie bildeten den Verdickungsring im engsten Sinne des Wortes die Initialen. Da jedoch die einzelnen Übergänge nicht deutlich hervortraten, so fand man es am zweckmässigsten, alle Zellen einer Radialreihe, welche sich noch tangential teilten, zum Verdickungsringe zu zählen. Anders gestaltet sich das Verhältnis unter den jetzigen Umständen, da ich eine mehr oder weniger grosse Anzahl gleichartiger Zellen annehme. Diese Eigenschaft der Zellen, die sich aus den früheren Beobachtungen ergeben hat, kann sich natürlich nur auf die Teilbarkeit beziehen, besagt jedoch nichts über die etwa nebenhergehende Ausbildung derselben. In der That nun lassen die von mir an üppig wachsenen Stämmen gemachten Beobachtungen (vergl. Fig. 4) keinen Zweifel mehr übrig, dass alle teilungsfähigen Zellen etwa gleichwertig sind. Vergleiche ich z. B. obengenannte Figur, so sehe ich, dass ca. 20—30 Zellen ganz junge, eben erst entstandene Wände führen. Gleichzeitig ist jedoch noch zu beobachten, dass die neu entstehenden Gefässe, die, wie ich schon vorher erwähnte, einen Überblick über das Fortschreiten der Differenzierung bieten, keineswegs die teilungsfähige Zone abschliessen, vielmehr innen und aussen von sich teilenden Zellen umgeben sind (vergl. Fig. 5). Ein Längsschnitt in radialer Richtung bestätigte die Beobachtung ebenfalls.[1] Nach Allem ist also klar, dass das ganze teilungsfähige Gewebe gewissermassen in zwei resp. drei[2] Zonen zerfällt, von denen die eine aus typischen, undifferenzierten Kambiumzellen besteht, dem eigentlichen Kambium, welches in unserem Beispiel ca. 10—12 Zellen umfasst, während die andere auf der Holzseite gelegene Zone teilungsfähige, jedoch schon sich differenzierende Zellen zeigt. Diese Gewebeschicht würde zum Teil der von Sanio und Krabbe genannten subkambialen Zone entsprechen. Da indessen eine scharfe Grenze zwischen beiden Zonen nicht vorhanden ist, vielmehr eine in die andere übergeht, ferner auch die Herleitung des neuen Teilungsgesetzes sich auf alle teilungsfähigen Zellen bezieht, so ist es ratsamer, beide Zonen unter dem Begriffe des Kambiums im weiteren Sinne zu vereinigen. Hinzufügen möchte ich nur noch, dass obige Erörterung insofern besonderes Interesse beansprucht,

[1] Vergl. p. 33.

[2] Auf der Rindenseite geht die Differenzierung so schnell vor sich, d. h. innerhalb nur weniger Zellen, dass man nicht gut von einer „Zone“ sprechen kann.

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

als sie mit verschiedenen Angaben Krabbes, welche die Sanio-sche Theorie zur Grundlage haben, im Widerspruch steht. Ich werde hierauf noch zurückzukommen haben.

Kehre ich jetzt zu Fig. 4 zurück, so reicht nach den jüngsten Wänden zu urteilen das Kambium auf der Holzseite bis ca. Zelle 1—4 (Reihe I). Auf der Rindenseite dagegen nehme ich als Grenzzellen 27 resp. 28 an und zwar mit folgender Begründung: Die Entwicklung der Siebröhren geht, wie schon gesagt, relativ schnell vor sich, so dass Übergangsstadien kaum zu beobachten sind. Da nun in der sekundären Rinde (speziell für unser Beispiel) dieselben regelmässig mit 1—2 parenchymatischen Zellen abwechseln, die ungefähr Grösse und Gestalt (auf dem Querschnitt) der Kambiumzellen haben, so muss ich unter der Voraussetzung, dass 29 und 30 derartige Elemente sind resp. werden, annehmen, dass die Grenze des Kambiums von den Zellen 27 resp. 28 gebildet wird.

In dem gewählten Beispiele habe ich den äusserst günstigen Fall, dass verschiedene Doppelreihbildungen mit zur Beurteilung des Alters der Wände herangezogen werden können. Nachdem bisher über dieselben Gesagten mag es zuerst befremden, dass hier verschiedene, unabhängig von einander aufgetretene Radialwände auf einer Reihe vorkommen, deren Auftreten ich damals nicht berücksichtigte. Hiergegen ist Folgendes zu erwidern. Nehme ich an, dass der Wendekreis eines dünnen Zweiges mit nur kleinem Krümmungsradius infolge der Kambiumthätigkeit nach aussen rückt, so wird die Umfangszunahme eine Radialreihe veranlassen, sich zu verdoppeln. An genanntem Objekt geschieht dies, wie ich bereits gezeigt habe, durch Radialteilung der auf dem Wendekreis liegenden Zelle. Nehme ich dagegen einen 10—50 mal so dicken Stamm an, und wird infolge der Umfangzunahme eine Verdoppelung einer Radialreihe notwendig, so wird entsprechend dem grösseren Krümmungsradius nicht nur die auf dem Wendekreis allein befindliche Kambiumzelle, sondern auch noch die nächsten nach aussen und innen zu gelegenen Zellen, im ganzen 10—50 Zellen, in annähernd gleicher Weise beeinflusst werden. D. h. während im ersteren Falle eine Kambiumzelle sich radial teilte, werden im letzteren 10—50 Zellen oder wenigstens ein Teil derselben, so weit sie überhaupt noch teilbar sind, sich neben einander durch radiale Wände teilen können.

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

Vor allem in die Augen springend ist nun, wie ich schon vorher erwähnte, dass junge Tangentialwände fast in allen Regionen des Kambiums vorkommen: denn die Wände $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{5}{6}$, $\frac{7}{8}$ etc. der Reihe I müssen erst ganz kürzlich entstanden sein.

Die Zellen 17. 18, 19, 20 der Reihe II haben sich offenbar noch nicht geteilt. Nun kann ich in Reihe I unzweifelhaft verschiedene Gruppen aufstellen, die aus je einer Zelle entstanden sind. Die Anzahl derselben will ich jedoch nicht fest angeben, da verschiedene derselben, je nach der Auffassung, als solche hingestellt werden können oder nicht. Nach meiner Ansicht wären dies ca. 7, nämlich: (1—10): (11—14); (15—18):) (19—22); (23—24); (25—26): (27—28). Diese sieben ehemaligen Kambiumzellen hätten sich also annähernd gleichzeitig geteilt, deren Tochterzellen wiederum und so weiter.

Natürlich ist hiermit nicht gesagt, dass diese Zellen damals die einzigen Kambiumzellen gewesen sind. Vielmehr stellen dieselben nur einen in der Nähe des Wendekreises befindlichen Teil des damals schon vielschichtigen Kambiums dar, da schon ein grosser Teil sich zu Holz und Rindenzellen differenziert hat. Hieraus geht aber unzweifelhaft hervor, dass das gegebene Beispiel ebenfalls eine vollkommene Bestätigung unserer Theorie ist.

Habe ich bisher nur das Auftreten der jungen Wände in den verschiedenen Regionen des Kambium konstatiert, so möchte ich jetzt mit wenigen Worten auf die Reihenfolge, in welcher die Teilungen in den Zellen auftreten, eingehen. In gewisser Beziehung ist es auffallend, dass z. B. in Reihe II verschiedene Zellen, die ich vorhin genannt habe, sich noch nicht geteilt haben, während dies bei den entsprechenden Zellen der Reihe I schon der Fall ist. Diese und ähnliche Fälle lassen sich fast in jeder Radialreihe finden; hierher mögen auch die Zellen 11—14 der Reihe I gehören. Dieselben finden indessen eine ungezwungene Erklärung, wenn ich, analog den Beobachtungen von Raatz voraussetze, dass die Teilungen im Kambium in centrifugaler Reihenfolge stattfinden, d. h. dass die innerste Kambiumzelle sich zuerst teilt, dann die nächst äussere und so fort. Beginnt nun eine solche Teilungsphase, ehe die Teilungen der vorhergehenden beendet sind, so tritt der im Beispiel Reihe I gezeigte Fall ein. Die Wände $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{5}{6}$; etc. gehören der neuen, $\frac{15}{16}$, $\frac{17}{18}$, $\frac{19}{20}$, etc. der alten Teilungsphase an, während

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

in der Mitte noch keine neuen Wände aufgetreten sind. Reihe II befindet sich noch mitten in solcher Phase.

Diese Annahme einer bestimmten Reihenfolge der Teilungen ist um so wahrscheinlicher, als bei gleichzeitigen Teilungen aller Zellen das Kambium bald doppelt soviel, bald halb soviel junge Wände zeigen würde, was man jedoch nie beobachten kann. Im übrigen wäre hiermit auch eine so plötzliche Streckung in radialer Richtung verbunden, dass die Annahme eines solchen Wachstums unmöglich wird.

Was endlich die Teilbarkeit der Kambiumzellen, unter sich verglichen, anbelangt, so lässt sich hierüber aus Fig. 4 Verschiedenes ablesen.

Bisher hatte sich ergeben, dass alle Kambiumzellen annähernd gleich teilungsfähig sind. Dass dies jedoch nur annähernd der Fall ist, zeigt uns ein Blick auf ebengenannte Figur. Aus den schon angeführten Gründen steht ziemlich fest, dass das Kambium von Zelle 1—28 reicht. Während nun junge Wände in der Mitte des Kambiums und auf der Holzseite häufig sind, werden dieselben auf der Rindenseite immer spärlicher, demzufolge auch dort relativ dickere Wände zu beobachten sind. Es ist daher anzunehmen, dass daselbst die Teilbarkeit der Zellen ziemlich schnell nachlässt, während sie auf der Holzseite bedeutend länger anhält. Es zeigt sich dies auch in der Anzahl der Zellen, welche die einzelnen, vorhin angeführten Gruppen ausmachen. Wollte ich nun den Wendekreis konstruieren, dessen Lage ich, da mir das Verhältnis von Rinde und Holzelementen nur annähernd gegeben ist (ca. $\frac{1}{8}$), auch nur ungefähr angeben kann, so tritt der Fall ein, dass derselbe nur den äusseren Teil des Kambium trifft, der nur noch wenig teilungsfähig ist. Bei einem Vergleich mit der Initialen-Theorie, würde sich also zeigen, dass die Initiale keineswegs immer dort zu suchen sei, wo die meisten jungen Wände vorhanden sind.[1]

Fasse ich endlich das gesamte Ergebnis der früheren Ausführungen zusammen, so erhalte ich folgendes Resultat: Das Kambium der Dikotylen besteht aus einer Schicht teilungsfähiger Zellen. Es giebt in derselben keine Zelle, welche sich, sei es durch grössere resp. geringere Teilungsfähig-

[1] Vergl. Raatz, l. c.

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

keit, sei es durch dauernde, lokale Bevorzugung vor den übrigen Zellen auszeichnet.

Stelle ich diesem Ergebnis die Theorien Sanios und Hartigs gegenüber, so kann man bemerken, dass, so grundverschieden dieselben von der unsrigen erscheinen, dennoch gewisse Vergleichspunkte vorhanden sind. Ein Vergleich mit Raatz zeigt dagegen, dass die Dikotylen und Koniferen sich gleich verhalten.

II. Das Markstrahlmeristem.

Im Vorhergehenden ist gezeigt worden, dass das Kambium in seinen Teilungen sich wesentlich anders verhält, als man bisher angenommen hatte. Verhält sich das Markstrahlmeristem ebenso? Bei allen Kambiumuntersuchungen war dasselbe bisher vernachlässigt worden; über die Koniferen liegen überhaupt keine, über die Dikotylen nur die Beobachtungen Krabbes[1] vor. Derselbe fasste seine Resultate in folgenden Worten zusammen: „Im Markstrahlmeristem geht die eine der Tochterzellen direkt, ohne sich zu teilen, je nach der Lage zu ihrer als Initiale funktionierenden Schwesterzelle entweder zu dem im Xylem oder zu dem im Phloem verlaufenden Teil des Markstrahls über.“ Dies Resultat war gewonnen worden unter der Voraussetzung, dass das Kambium sich nach der Sanioschen Regel teile. Höchst wahrscheinlich ist nun, dass unter anderen Voraussetzungen auch andere Resultate erzielt werden. Ich will daher zuerst eine theoretische Betrachtung über die gegenseitige Abhängigkeit beider Gewebe in ihren Teilungsformen anstellen.

In Fig. 6A sind zwei Radialreihen im Verlaufe ihrer Teilungen dargestellt und zwar a als Markstrahlmeristem und Reihe b als Kambium. Der Übersicht wegen habe ich die Grösse der einzelnen Zellen in beiden Reihen gleich angenommen, ein Fall, der namentlich an jungen Zweigen nicht selten ist.[2] Im übrigen lassen sich von diesem Beispiel Schlüsse auf die Vorgänge bei Annahme längerer Markstrahlzellen leichter und sicherer ziehen, als in umgekehrter Weise. Bei der Beobachtung der folgenden Teilungsstadien kommt es nun darauf an, das Verhalten zweier Wände,

[1] Über das Wachstum des Verdickungsringes etc.

[2] Die Zahlenangaben in der Fig. 6 würden überhaupt einem einjährigen Sambucuszweige entsprechen.

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

die auf derselben Kreisperipherie liegen (α und α_1) zu verfolgen und zwar unter der Voraussetzung, dass der Markstrahl durch Teilung der Initiale i wüchse, während die anstossende Kambiumreihe sich, unseren Befunden entsprechend, durch gleichwertige Teilung aller fünf Kambiumzellen vermehrt. Ziemlich gleichgültig ist hierbei, ob ich in der Reihe a eine nochmalige Teilung der Tochterzelle (Sanio) annehme oder nicht (Krabbe).

Betrachte ich nun das folgende in Fig. 6 B dargestellte Stadium, welches doppelt so viel Zellen zeigt, so fällt sofort auf, dass die beiden ursprünglich neben einander liegenden Wände α und α_1 sich jetzt von einander entfernt haben und zwar um drei Zelllängen. Diese Differenz hat ihre Ursache darin, dass in Reihe b die innerhalb α_1 gelegenen Zellen sich noch einmal geteilt haben, während in Reihe a jene Zellen ohne Teilung zum Xylem übergehen. Die Differenz von drei Zelllagen wird nun bei weiteren Stadien sogar eine sehr bedeutende werden, da die Wand α_1 noch mitten im teilungsfähigen Kambium liegt, also auch ein Teil der innerhalb liegenden Zellen noch verschiedene Teilungen eingehen wird, während α zum Holz übergeht.[1] An dieser Betrachtung wird nun nichts geändert, wenn die Zellen der Reihe a zwei-, drei- etc. mal so lang sind als in der Figur gezeichnet. In jenen Fällen würde nur die Initiale dementsprechend weniger Teilungen eingehen, während der absolute Abstand der Wände α und α_1 derselbe bleiben würde wie in unserem Beispiel.

Kann nun dieser theoretisch dargestellte Fall in der Natur wirklich vorkommen? Eine Erklärung hierfür wäre nur die Annahme eines Gleitens der Reihe a auf den Zellen der Reihe b. Ein Gleiten in so hohem Masse ist nun schon von vornherein unmöglich.[2] Nach meinen eigenen Untersuchungen[3] kommt dasselbe an diesen Stellen überhaupt nicht vor. Da nun aber ein Auseinanderweichen der Wände α und α_1 um so geringer wird, je mehr sich die Teilungsform der Reihe a der der Reihe b nähert, so kann ich aus obigem Beispiel folgern, dass das Markstrahlmeristem sich ebenso wie das umgebende Kambium verhalten muss.

[1] Die sich differenzierenden Zellen sind schraffiert gezeichnet. Rinde zu Holz verhält sich wie 1 : 3, daher auch die Lage der Initiale i fixiert ist.

[2] Vergl. Krabbe: Gleitendes Wachstum, p. 24.

[3] Vergl. p. 37.

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

Nach dieser theoretischen Betrachtung möchte ich jetzt die aus derselben gewonnene Schlussfolgerung durch positive Angaben bestätigen. Zu diesem Zwecke werde ich die im ersten Teile benutzten Kriterien der Reihe nach kurz durchgehen.

Dass Stäbe auch im Markstrahlgewebe vorkommen, bestätigte mir ein radialer Längsschnitt, auf dem ich ein Stück eines Langstabes beobachten konnte. In seiner Eigenschaft als solcher war er für meine Zwecke jedoch nicht geeignet. Andere Stäbe im Markstrahl zu suchen wäre zu zeitraubend gewesen, da derartige Erscheinungen immerhin zu den Seltenheiten gerechnet werden müssen.

Mehr Anhaltspunkte boten die Doppelreihen, die ich in zwei Formen beobachten konnte; die ersten fanden sich auf dem Querschnitt, die anderen auf radialen Längsschnitten.

Die erstgenannten Doppelreihen entsprechen ganz denen, die aus dem Kambium entstanden waren. Auch hier zeigte sich ein ganz verschiedenes Verhältnis von Holz- und Rindenelementen, welches mit der Annahme einer „dauernden" Initiale nicht in Einklang zu bringen ist. Dies zeigte sich besonders deutlich an einem Stengel von Plectranthus, bei welcher Species die vielschichtigen Markstrahlen einen bedeutenden Teil des Holz- und Rindenkörpers ausmachten. Auch hier liessen sich Gebilde, wie ich sie in Fig. 2 für das Kambium darstellte, in ähnlicher Form beobachten.

Noch günstigere Beobachtungen konnte ich an den Doppelreihen machen, welche ich auf radialen Längsschnitten fand. Ich muss hierzu jedoch erst eine einleitende Erklärung geben.

In seiner Abhandlung: „Ein Beitrag zur Kenntnis der Markstrahlen dikotyler Hölzer" [1] macht Kny auf die Verschiedenartigkeit der Markstrahlelemente und deren physiologische Bedeutung aufmerksam. Er unterscheidet zwei Elemente: Pallisaden- und Merenchymzellen, die meist innerhalb desselben Markstrahls vorkommen. Die ersteren zeichnen sich gewöhnlich durch Streckung in der Stammaxe, die anderen durch grössere, radiale Ausdehnung aus. Die Verteilung derselben im Holzkörper ist so, dass in der Nähe des Markes und in den ersten Jahresringen Pallisadenzellen vorherrschen, mit zunehmender Dicke des Stammes jedoch in Merenchymzellen übergehen. Dieser Übergang vollzieht sich nun so, dass

[1] Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. VIII, 1890.

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

im Markstrahlmeristem eine resp. mehrere Pallisadenzellen sich durch Querwände teilen. Indem nun diese halb so grossen Meristemzellen ihre Thätigkeit fortsetzen, kommen im Holze Bilder zu stande, die lebhaft an die früher beschriebenen Doppelreihen erinnern. Sie geben mir ebenfalls einen Anhalt für die Zusammengehörigkeit der aus ihnen entstandenen Zellen. Nun ist zu bemerken, dass die auf genannte Weise entstandenen Doppelreihen entsprechend den Lang- und Kurzstäben, in zwei Kategorien eingeteilt werden können, nämlich in solche, welche sich zugleich in Holz und Rinde finden, und solche, welche in Holz oder Rinde[1] allein vorkommen. Abgesehen von den ersteren, die dieselben Resultate wie alle bisher besprochenen Doppelreihen liefern würden, möchte ich auf die Reihen der zweiten Art besonderes Gewicht legen. Die längsten derselben, die ich bei Sambucus fand, waren siebenzellig. Da nun aber eine relativ grosse Anzahl von ein- bis zweizelligen vorkommt, so kann der Einwurf gemacht werden, dass eine solche längere Reihe sich aus einer Anzahl kürzerer Stücke zusammensetzt. Da nun aber nachträgliche Verschiebungen nicht anzunehmen sind, so kann man die zu einer zweiten resp. dritten Mutterzelle gehörigen Wände an ihrem Verlauf leicht erkennen. Nach Ausscheidung derartiger zweifelhaften Fälle blieben mir immerhin noch bis sechszellige Stücke übrig, die also aus einer Zelle entstanden sind. Diese Doppelreihen bieten demnach ebenfalls einen Stützpunkt für unsere Annahme, auch in dem Markstrahlmeristem ein gleichartiges Gewebe teilungsfähiger Zellen zu sehen.

Dass schliesslich dicke Wände im Markstrahlmeristem von mir nicht beobachtet sind, ist, obwohl dieselben theoretisch angenommen werden müssen, bei ihrer relativ geringen Zahl wohl erklärlich. In Betracht mag hierbei noch die an und für sich schon geringe Dicke der tangentialen Markstrahlwände kommen.

Aus eben demselben Grunde müsste ich auch auf die Beurteilung der Teilungsvorgänge aus der Stärke der Wände verzichten.

Fasse ich die allerdings nicht zu zahlreichen Argumente nebst den Ergebnissen der theoretischen Betrachtung zusammen, so muss ich zu dem Schluss kommen, dass im Prinzip das Markstrahlmeristem sich wie das Kambium verhält.

[1] Von diesen nur in der Rinde vorkommenden musste ich, der Unsicherheit ihrer Beurteilung wegen, absehen.

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

Hierzu ist aber noch Folgendes zu bemerken. Wie schon vorher von mir erwähnt worden, wird die Anzahl der Teilungen im Markstrahlmeristem dieselbe sein, wie im Kambium, sobald die Grösse der dazu gehörigen Abscheidungsprodukte dieselbe ist. Dieser Fall findet sich thatsächlich z. B. bei Sambucus, Symphoricarpus etc. Kommen dagegen auf eine Markstrahlzelle eine mehr oder weniger grosse Anzahl von Libriformzellen, so wird natürlich die Zahl der Teilungen im erstgenannten Meristem dementsprechend hinter der des Kambium zurückbleiben, ein Fall, der in der Natur der häufigere ist. So finden wir z. B. in Fig. 4 ca. vier bis fünf teilungsfähige Meristemzellen, während im Kambium deren ca. 30 sind. Die Meristemzellen erfahren im übrigen eine weit bedeutendere Streckung bei ihrer Differenzierung als die Kambiumzellen; dieselbe kann sich bis auf das sechsfache ihrer ursprünglichen Grösse belaufen. Sie erfolgt in demselben Masse, als die anstossenden Libriformzellen sich teilen. Allerdings ist auch zu berücksichtigen, dass sich obige Figur auf einen üppig wachsenden Stamm von Populus bezieht. Nimmt man hingegen analoge Beobachtungen an einem langsam wachsenden Stamme oder jüngeren Zweige mit wenig schichtigem Kambium vor, so können sehr wohl die von Krabbe gefundenen Resultate eintreffen. Vorausgesetzt muss jedoch werden, dass die radiale Ausdehnung der Markstrahlzellen ein Vielfaches der einer Libriformzelle darstelle. So konnte ich z. B. an einem jungen Zweige von Aesculus im Winterstadium eine Markstrahlmeristemzelle beobachten, die nicht nur die Breite des Kambiums einnahm, sondern sogar etwas in Holz und Rinde hineinragte.

Indessen ist auch in diesen und ähnlichen Fällen ein so streng gefasster Satz, wie ihn Krabbe auspricht, nicht richtig, da infolge der schon oben erwähnten Verschiedenheit der Markstrahlelemente selbst an ein und demselben Schnitte Abweichungen zu beobachten sind. Ist z. B. bei Salix fragilis eine Merenchymzelle ca. drei- bis viermal so lang als eine Pallisadenzelle, so wird im ersteren Falle die Tochterzelle direkt zum Holz übergehen, während eine daneben befindliche sich noch in drei bis vier Pallisadenzellen teilen muss, wodurch jedoch eine dauernde „Initiale“ in Frage gestellt wird.[1]

[1] Vergl. Kny, Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. VIII, 1890, Fig. 2.

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

An dieser Stelle möchte ich schliesslich noch das Verhalten des Kambiums und Markstrahlmeristems am Schlusse der Vegetationsperiode erwähnen, namentlich so weit dasselbe mit einer ziemlich verbreiteten Erscheinung im Holzkörper zusammenhängt, nämlich der Verbreiterung der Markstrahlen an den Grenzen der Jahresringe.

An Hölzern mit radial gestreckten Markstrahlzellen lässt sich häufig beobachten, dass in den letzten Teilen des Herbstholzes diese Zellen bedeutend kürzer werden, gleichzeitig aber auch die Querwände, die sonst infolge tangentialen Druckes schief stehen, genau tangential gerichtet sind. Infolge dessen erscheint an diesen Stellen der Markstrahl, ob ein- oder mehrschichtig, verbreitert. Diese Verbreiterung kann bisweilen mehr als das Doppelte des ursprünglichen Durchmessers betragen. Im nächstjährigen Frühjahrsholze dagegen zeigt sich wiederum das ursprüngliche Bild. Dasselbe kann man auch mitten in der Vegetationsperiode an dem thätigen Kambium beobachten.[1]

Aus der Verkürzung der Markstrahlzellen (in radialer Richtung) ersehe ich, dass die Thätigkeit des Kambiums ziemlich plötzlich aufgehört haben muss, da die Markstrahlmeristemzellen noch vor Erlangung der normalen Grösse der aus ihnen hervorgehenden Differenzierungsprodukte ihr Wachstum eingestellt haben. Wie ich nun schon vorher gezeigt habe, geht mit den Teilungen auf der Holzseite das Längenwachstum der Libriformzellen Hand in Hand. Hören dagegen am Schlusse der Vegetationsperiode die Teilungen der Kambiumzellen auf, so wird die Differenzierung dieser Zellen bis ca. zur Mitte des Kambiums fortschreiten und nur noch wenige, das Winterkambium darstellende Zellen übrig lassen. Hierbei ist aber zu bemerken, dass je näher der Jahresgrenze, umso geringer das Spitzenwachstum der sich differenzierenden Kambiumzellen ist. Auf dem Querschnitt ist dies daran zu erkennen, dass die Spitzen einer tieferliegenden Radialreihe allmählich aus dem Gesichtsfelde verschwinden. Wenn jedoch die Vegetationsperiode im nächsten Frühjahr wieder beginnt, erscheinen die Spitzen wiederum von Neuem.

Was nun die Verbreiterung der Markstrahlzellen anbetrifft, so findet dieselbe in diesem Dazwischendrängen der Spitzen tiefer

[1] Vergl. Krabbe, Gleit. Wachstum, Fig. 1.

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

resp. höher gelegener Libriformreihen ihre Erklärung. Mit diesem Wachstum muss eine bedeutende Druckzunahme in tangentialer Richtung verbunden sein, wodurch die Markstrahlzellen zusammengedrückt werden, was in dem Schiefstehen der Querwände[1] zum Ausdruck kommt. Wo indessen, wie am Ende eines Jahresringes oder im Kambium dieses Spitzenwachstum aufhört, oder nur im geringen Masse stattfindet, behalten die Markstrahlzellen ihre Meristembreite bei. Wie schon gesagt, sind die eben beschriebenen Erscheinungen von mir nur an Hölzern mit langgestreckten Markstrahlzellen beobachtet werden. Ob indessen im entgegengesetzten Falle eine geringere Streckung der Libriformzellen oder ein besonderes Verhalten der Markstrahlen vorliegt, konnte ich aus Zeitmangel nicht entscheiden.

Im Anschluss an die soeben erörterten Fragen, möchte ich noch auf zwei Vorgänge, nämlich die Entstehung der Gefässe und das „gleitende Wachstum" eingehen, welche mit dem Vorhergehenden insofern im engsten Zusammenhange stehen, als sich dieselben fast ausschliesslich innerhalb des Verdickungsringes abspielen.

III. Entstehung der Gefässe.

Für die Gefässbildung kommen nach den Angaben, welche Krabbe im Beginn seiner Arbeit über das „gleitende Wachstum" nach Velten[2] zitiert, a priori drei Möglichkeiten in Betracht, deren Zutreffen er jedoch widerlegt.

Das Gefäss erreicht ein grösseres Volumen erstens dadurch, dass während der Ausbildung des Xylem in den zum Gefäss bestimmten Zellen keine Teilungen stattfinden, während dieselben in den übrigen Kambiumzellen noch fortdauern; zweitens dadurch, dass nicht nur in der Längs-, sondern auch in der Querrichtung Verschmelzungen von Zellen vorkommen; drittens endlich durch Zusammendrücken der im Kontakt mit dem Gefäss stehenden Zellen.

Von den beiden letzten Möglichkeiten abgesehen, verdient nun die erste Annahme nach den von mir gemachten Beobachtungen

---

[1] Vergl. p. 39.

[2] W. Velten, Über die Entwicklung des Kambiums etc., Bot. Zeit., Jahrgang 1875, p. 810 ff.

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

keineswegs so wenig Berücksichtigung, wie ihr Krabbe zukommen lässt. Er sagt hierüber: „Da aber in der subkambialen Zone Zellteilungen, wenn überhaupt, nur in einzelnen Fällen und dann auch nur in geringer Anzahl zu beobachten sind, so ist nicht daran zu denken, auf diesem Wege den Unterschied im Volumen der verschiedenen Holzzellen zu erklären." Es ist klar, dass diese Ansicht nach der damals noch unangefochtenen Teilungstheorie von Sanio eine gewisse Berechtigung in sich schliesst. Waren doch nach derselben Teilungen ausserhalb des eigentlichen Kambiumringes nicht möglich. Demzufolge ist es auch wohl begreiflich, dass Krabbe im Gegensatz zu meinen Beobachtungen nur äusserst selten solche neu aufgetretenen Wände angetroffen und diese als Ausnahmen hingestellt hat.

Dass die von mir beobachteten jungen Wände als solche anzusehen sind, geht noch aus folgender Betrachtung hervor. In Fig. 4 finden sich im Bereich des Verdickungsringes, wie ich schon vorhin andeutete, ca. 8 Markstrahlmeristemzellen, von denen ca. 4—5 teilungsfähig sind, während die übrigen nur noch Streckungen erfahren. Durchschnittlich kommen nun im fertigen Holze ca. 6 Libriformzellen auf eine Markstrahlzelle. Es ist daher ziemlich sicher, dass in der Region des Kambiums, wo, mit Ausnahme des innersten Teiles desselben, weniger als 6 Kambiumzellen auf eine Markstrahlmeristemzelle kommen, noch Teilungen stattfinden werden. Es würden demnach die Zellen von 4,5 etc. (Reihe I) an aufwärts sich noch zu teilen haben, während die neben dem grossen Gefäss liegenden Zwillinge (1,2) (3,4) durch die letzten Teilungen entstanden sind. Ähnlich ist es auf der Rindenseite, wo jenes Verhältnis ca. 1 : 4 beträgt, demnach auch das Kambium bis ca. Zelle 27 resp. 28 zu rechnen ist. Es ist dies ein neues Argument für die Richtigkeit unserer Teilungstheorie, welches ich jedoch erst nach Beleuchtung der Thätigkeit des Markstrahlmeristems angeben konnte.

Andererseits kann man auch auf radialen Längsschnitten durch das Holz häufig Zell-Zwillinge resp. -Drillinge beobachten Dies stellt sich so dar, dass die Tochterzellen, welche sich durch geringere Länge vor der Mutterzelle auszeichnen, innerhalb derselben liegen, gewissermassen also Segmente derselben bilden. Die Spitzen der Tochterzellen laufen demnach in die Wände der Mutterzelle aus. Hieraus geht hervor, dass, während eine Kambiumzelle

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

sich zum Libriform ausbildete, noch Teilungen in ihr stattgefunden haben müssen. Da jedoch diese Zellen bald zum Holz übergingen, also ihre Wachstumsfähigkeit verloren, konnten sich die Tochterzellen nicht zu der normalen Länge entwickeln.

Hieraus geht zur Genüge hervor, dass die Differenzierungen zu Gefässen und Libriformzellen noch innerhalb des teilungsfähigen Verdickungsringes vor sich gehen.

Die ersten Anfänge hierzu lassen sich ziemlich weit in den Verdickungsring hinein verfolgen. Sobald nun eine zum Gefäss bestimmte Kambiumzelle sich zu differenzieren beginnt, hört ihre Teilungsfähigkeit auf, während die umgebenden Zellen ihre Teilungen fortsetzen. Gleichzeitig, bisweilen noch früher, beginnt das Gefäss in tangentialer Richtung sich auszudehnen, indem es zum Teil die anstossenden Radialreihen zur Seite drängt, zum Teil auch die Tangentialwand resp. -wände der Nachbarreihen in ihre Lamellen zerlegt und so sich in die Reihen hineindrängt, ein Vorgang, den Krabbe in der schon genannten Arbeit genau dargestellt hat. Hierdurch wird nun natürlich die tangentiale Ausdehnung der Nachbarzellen sehr beeinträchtigt, so dass, wenn in denselben wiederum neue Wände auftreten, dieselben gleich von vornherein eine geringere Länge besitzen werden, als die ursprünglichen Zellen. Es ist also nicht immer gesagt, dass jede Tangentialwand in der Nähe eines Gefässes, die sich durch geringere Länge auszeichnet, durch Trennung der Lamellen verkürzt sein muss. In dieser Weise setzt sich das Wachstum des Gefässes bis zu seiner vollständigen Grösse fort.[1] In seinen Wachstumsphasen wird also das Gefäss auf allen Seiten von sich noch teilenden Zellen umgeben erscheinen. (Vergl. Fig. 5.)

Dieser Darstellung der Wachstumsvorgänge könnte nun vielleicht der Einwurf gemacht werden, dass speziell bei Populus, wo die Gefässe in radialer Richtung besonders gestreckt sind, zumal an einem üppig wachsenden Stamm, diese Verhältnisse eine Ausnahme bilden. Um dem zu begegnen, habe ich einen Stamm von Tilia, der nur langsam wuchs, untersucht und dieselben Vorgänge angetroffen. Schliesslich habe ich noch ein- bis zweijährige Zweige

[1] In Betracht zu ziehen ist noch, dass während dieser Vorgänge alle Zellen des Verdickungsringes eine radiale Streckung erfahren, daher auch ein grösseres Lumen zeigen, als die ursprünglichen, undifferenzierten Kambiumzellen.

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

von Sambucus, Tilia, Aesculus, Juglans, Brassica etc. hieraufhin geprüft, bin aber auch hier zu denselben Resultaten gekommen. Allerdings ist zu bemerken, dass bei solchen Hölzern, bei denen die Gefässe eine nur ca. 2—3mal so grosse Ausdehnung in radialer Richtung als eine mittlere Libriformzelle besitzen, dementsprechend auch nur wenige Teilungen in den benachbarten Zellen zu finden sind; z. B. Sambucus, Acer, Brassica etc. Umgekehrt wird in den Fällen, wo das fertige Gefäss einen beträchtlich grösseren, radialen Durchmesser besitzt, wie z. B. bei Quercus, Juglans, Populus etc. auch eine bedeutend grössere Anzahl von Teilungen notwendig sein. Hiebei ist nicht notwendig, dass das Gefäss rings von jungen Wänden umgeben sei. Vielmehr kann sich ein Teil desselben schon ausserhalb des nur wenigschichtigen Verdickungsringes[1] befinden, während der andere noch in der Fortentwicklung begriffen ist, demnach von sich noch teilenden Zellen begrenzt wird.

Da bei den letztgenannten Gefässarten das tangentiale Wachstum aber ebenfalls sehr bedeutend ist, so kann man beobachten, dass häufig die nächstgelegenen Radialreihen, sofern sie nicht unterbrochen werden, in Bezug auf das Auftreten neuer Wände nachteilig beeinflusst werden.

Interessant ist schliesslich, dass selbst aus Krabbes Figuren mit unzweifelhafter Sicherheit hervorgeht, dass Teilungen in den Nachbarreihen des Gefässes stattgefunden haben müssen. Betrachtet man z. B. Fig. 36 daselbst, so kann man berechnen, dass der Radialdurchmesser des Gefässes ca. 10—12 Libriformzellen mittlerer Grösse ausmacht. Es müssen also in einer entsprechenden Radialreihe, welche nur aus Libriform besteht, während der Ausbildung des Gefässes aus einer dieser entsprechenden Zelle 10—12 Zellen entstanden sein, da Verzerrungen nicht zu beobachten sind. Der Einwurf, dass hier analog Fig. 44 und 45 das Gefäss auf Kosten der innerhalb und ausserhalb gelegenen Zellen sein Volumen vergrössert hat, ist nicht aufrecht zu erhalten, da genannte Zellen sich nicht durch geringere Grösse auszeichnen. Übrigens giebt auch Krabbe für Populus (vergl. Fig. 33) inkonsequenter Weise Teilungen in den Nachbarzellen an.

Schliesslich möchte ich nochmals bemerken, dass die besprochenen Teilungen ausschliesslich für die radiale Ausdehnung

[1] An jungen Zweigen.

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

des Gefässes in Betracht kommen, während die Tangentiale, selten auch die radiale Verbreiterung durch Spalten anstossender Wände bewirkt wird, wie es Krabbe dargestellt hat.

IV. Vorkommen des gleitenden Wachstums.

Was die Frage des „gleitenden Wachstums" anbetrifft, so hat dieselbe in der schon genannten Arbeit von Krabbe eine genauere Bearbeitung erfahren. Dieser Autor giebt in derselben an, dass bei der Entstehung der Gefässe nicht bloss ein Gleiten ihrer Membranen auf den anstossenden Wandungen der umgebenden Zellen stattfindet, dass vielmehr solche Vorgänge auch in benachbarten Gewebezonen hervorgerufen werden. Im Verlaufe der vorhergehenden Untersuchungen habe ich nun den Eindruck gewonnen, dass, wenn eine derartige Erscheinung im Sinne genannten Autors überhaupt zu Recht besteht, die Verbreitung derselben zum mindesten zu weit ausgedehnt worden ist.

In den Figuren 41, 42, 43 hat Krabbe die Entstehung eines Gefässes schematisch dargestellt. Hierbei nimmt er ein gleichmässiges Wachstum der zur Radialwand gehörigen Gefässmembran an. Da nun aber die zu derselben Wand gehörige Lamelle der Nachbarzelle ein Wachstum nicht zeigt, so ergiebt sich, dass die verschiedenen Lamellen auf den anderen „gleiten" müssen. Von dieser Betrachtung ausgehend, nahm er nun ein ähnliches Verhalten nicht nur bei dem Längenwachstum der Libriform- und Bastfasern an, sondern er übertrug dasselbe auch auf Gewebekomplexe, welche nicht direkt mit dem Gefäss in Berührung stehen, in denen das „Gleiten" jedoch als Folgeerscheinung des Gefässwachstums auftreten sollte. Hiermit ist aber die Möglichkeit gegeben, das „Gleiten" als ganz allgemeine Erscheinung in dem Verdickungsringe und den sich differenzierenden Gewebepartien anzunehmen.

Da ich selbst im ersten Teile meiner Arbeit verschiedentlich Gelegenheit hatte, derartige Fragen aufzuwerfen, so sehe ich mich veranlasst, hierauf näher einzugehen; umsomehr, als diese Vorgänge sich fast ausschliesslich innerhalb des Verdickungsringes abspielen. Bei den folgenden Darlegungen habe ich nun die Elemente des Holzkörpers in ihrem gegenseitigen Verhalten berücksichtigt und zwar in folgenden, sich auf den Kontakt beziehenden Kombinationen:

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

1. Markstrahlzelle — Gefäss Libriform (Tracheïde)[1]
2. Markstrahlzelle — Markstrahlzelle.
3. Libriform — Gefäss, Libriform (Tracheïde)[1].

Aus praktischen Gründen habe ich das Verhalten auf den Radial- und Tangentialwänden gesondert betrachtet. Hervorheben möchte ich ausserdem, dass ich die typischen von Krabbe in Fig. 41 und folgende dargestellten Fälle, bei denen ein Spalten von Tangentialwänden in Lamellen stadtfindet, nicht in den engeren Kreis meiner Beobachtungen hineingezogen habe.

Ich beginne mit den Radialwänden.

A.

1. Gelegentlich der Beobachtung der Teilungsvorgänge im Markstrahlmeristem hatte ich die Frage stellen müssen, ob ein „Gleiten" zwischen einer Markstrahle und Libriformreihe verkommt oder nicht. Krabbe nimmt ein solches für kürzere Strecken an, aber nur für bestimmte Regionen. Worauf stützt nun Krabbe seine Ansicht? In Fig. 44 und 45 stellt er die Entstehung eines Gefässes dar, um zu zeigen, dass nicht nur ein Gleiten auf der Oberfläche des Gefässes, sondern auch in den anliegenden, speziell innerhalb und ausserhalb des Gefässes liegenden Gewebepartien hervorgerufen wird. Seine Erklärung ist nun die, dass die Zunahme des Volumens des Gefässes die zunächst gelegenen Zellen derselben Radialreihe im Wachstum beeinträchtige und zwar in demselben Masse, als die Zunahme erfolgt. Da nun aber in dieser Region nachträgliche Teilungen nicht vorkommen, so schliesst er, dass die Membranen des Gefässes und die beeinträchtigten Zellen auf denen der beiden Nachbarreihen „gleiten" müssen. Ein solcher Fall, bei dem tangentiales Wachstum des Gefässes, wie es meistens damit verbunden ist, durch anstossende Markstrahlen ausgeschlossen ist, hat er in Fig. 33 dargestellt. Aus allem ersehen wir, dass diese Erklärung ein Fehlen resp. seltenes Auftreten nachträglicher Teilungen voraussetzt. Dem gegenüber zeigt sich, dass dieses und ähnliche Beispiele durch Annahme entsprechender Teilungen genügend erklärt wird, ein „Gleiten" also vollkommen überflüssig ist.

[1] Die Tracheïden habe ich nicht gesondert besprochen, da kaum anzunehmen ist, dass dieselben sich anders verhalten werden als Gefässe einerseits, Libriformzellen andererseits.

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

Die radiale Ausdehnung des Gefässes ist ca. sechsmal so gross als eine mittlere Libriformzelle. Während also die Gefässzelle sich nicht mehr teilte, gingen aus einer entsprechenden Zelle der Nachbarreihen noch sechs hervor. Was nun die Zellen 8, 9 und 16, 17 anbetrifft, so scheint ziemlich klar, dass dieselben durch eine nochmalige Teilung entstandene Zwillinge sind, demnach sich auch durch kleineren Durchmesser auszeichnen. Es würde also (16 + 17) der Zelle 15 entsprechen; ebenso bei den andern beiden Zellen. Da aber Spannungen gar nicht oder nur in geringem Masse vorhanden sind, so ist die Annahme eines Gleitens völlig zwecklos. Schliesslich muss aber noch hervorgehoben werden, dass Krabbe in Fig. 33 einen speziellen, für seine Annahme günstigen Fall gewählt hat, der in der Natur nur selten vorkommt. Meistens sind nämlich die innerhalb und ausserhalb des Gefässes liegenden Zellen ganz normal. Wenn ich nun aber selbst bei Gefässreihen, die bei Populus bisweilen ca. 35 Libriformzellen entsprechen, keine Zellen finde, die eine Beeinträchtigung ihres Wachstums zeigen, so glaube ich annehmen zu müssen, dass ein Gleiten im Sinne Krabbes ausgeschlossen ist. Ähnliches kann man bei Aesculus und anderen beobachten. Dass etwa bei allen diesen Fällen eine Erklärung derart gegeben werden könnte, dass das Gefäss alle ausserhalb liegenden Zellen vor sich herstossen würde, ein Vorgang, der ebenfalls mit „Gleiten" verbunden wäre, ist, wie schon Krabbe hervorhob, unmöglich, da sich die Folgen bis in die Rinde hinein verfolgen lassen müssten.

Nachdem ich bis jetzt gezeigt habe, dass an genannten Objekten durch die neue Teilungstheorie des Kambiums ein Gleiten höchst unwahrscheinlich ist, möchte ich noch an anderen Beispielen in genauer Weise die Unmöglichkeit desselben darlegen.

Hierzu eignet sich die Gestalt der Markstrahlzellen ganz vorzüglich. Ursprünglich besitzen diese Zellen auf dem Querschnitt im Meristem die Form eines Rechteckes. Im Holze resp. dem sich differenzierenden Kambium hingegen zeigen sich die mannigfachsten Veränderungen, indem die Querwände eine mehr oder minder schiefe Richtung annehmen, wodurch schiefwinklige Parallelogramme oder Trapeze entstehen. Welcher ist nun die Ursache dieser Änderungen? Was die Zellen von der Gestalt eines Parallelogramms anbetrifft, so sind dieselben von der Betrachtung nach folgender Überlegung

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

auszuschliessen. Bei Populus u. a. Hölzern besitzen die Markstrahlmeristemzellen den verholzten Zellen gegenüber eine unter Umständen doppelt so grosse Breite. Diese Erscheinung erklärt sich, wie ich früher ausführte, dadurch, dass die durch das Hineindrängen höher resp. tiefer gelegener Libriformreihen hervorgerufene tangentiale Ausdehnung des Xylem ein Zusammendrücken der Markstrahlzellen hervorruft. Eine Folge hiervon muss sein, dass die ursprünglich tangential stehenden Querwände eine mehr oder minder schiefe Richtung annehmen werden. Wirken hierbei keine anderen Faktoren mit, so muss diese Stellungsänderung bei allen Querwänden in demselben Sinne geschehen, so dass also Parallelogramme entstehen.[1] Diesen Bildungen stehen nun jene mehr oder minder regelmässigen Trapezformen gegenüber, die, wie ich im Folgenden zeigen werde, auf direkte Wachstumsvorgänge zurückzuführen sind und ein Gleiten ausschliessen. Fig. 7 stelle einen Markstrahl m mit zwei daranstossenden Libriformreihen dar und zwar auf dem Übergang vom Verdickungsringe zum Holze. Die Zelle A sei auf beiden Seiten von je 3 Zellen begrenzt, so dass die Wand a[2] senkrecht zur Längsrichtung liegt. Was geschieht nun, wenn sich z. B. in Reihe I eine der 3 Zellen nochmals teilt? Würde ein Gleiten der Membranen stattfinden, so würde die sich teilende Zelle (sobald sich deren Tochterzellen noch strecken) die nach aussen gelegenen, übrigen Zellen herausdrängen, wobei keinerlei Veränderungen in der Zelle A stattfinden. Demgegenüber ist nun zu beobachten, dass die nach dem Markstrahle zu gelegene Radialwand der sich teilenden Zellen, als Ganzes wächst, (d. h. gleichzeitig mit der zur Markstrahlzelle gehörigen Lamelle) demnach auch die Wand der Zelle A um eine Libriformzelllänge sich verlängert. Die Folge hiervon ist, dass die Wand a eine Schiefstellung, wie in der Figur angedeutet ist, erfährt, da auf der Innenseite der Holzcylinder eine feste Grundlage bietet. Diese und ähnliche Fälle kann man sehr häufig auch im fertigen Holze finden. Aber auch in anderer Form kann dieselbe Erscheinung auftreten. Es kann z. B. statt der Teilung einer Zelle, alle 3 Zellen eine grössere, radiale Ausdehnung er-

[1] Zu bemerken ist, dass diesen Vorgängen ein besonderer Wachstumsprozess auf der einen Seite des Markstrahls vorausgegangen sein muss, was jedoch nicht mit dem Folgenden zu verwechseln ist.

[2] a bedeutet die nach der Rinde zu gelegene Querwand der Zelle A.

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

langen, was namentlich in der Nähe von Gefässen der Fall ist, oder es wird eine der 3 Zellen zu einem kleinen Gefässe u. s. w. Überall aber findet sich dieselbe Wirkung.

Über derartige Bilder im fertigen Holze ist noch folgendes zu sagen. Die Schiefstellung der Markstrahlquerwände kann auch seinen Grund in einer schiefen Anlage einer neuen Wand im Meristem haben. An einschichtigen Markstrahlen war dies jedoch nie, an mehrschichtigen dagegen häufiger zu beobachten. Da nun aber die Tangente des Neigungswinkels im direkten Verhältnis zur späteren Streckung steht, so wird sich in diesen Fällen die Neigung der Wände im fertigen Holze bedeutender bemerkbar machen. Um aber auch an einschichtigen Markstrahlen hieraus resultierende Fehler nach Möglichkeit zu eleminieren, habe ich für meine Beobachtungen nur möglichst kurze Markstrahlzellen benützt. Im übrigen lässt die Regelmässigkeit und Gleichartigkeit der Erscheinung einen Zweifel an der Richtigkeit unserer Annahme kaum aufkommen. Diese Regelmässigkeit dokumentiert sich hauptsächlich darin, dass auf der äusseren Hälfte eines Gefässes und den nächstfolgenden Libriformzellen derselben Radialreihe die Markstrahlquerwände fast ausschliesslich nach aussen zum Gefäss konvergieren,[1] während auf der inneren Hälfte die Querwände tangential gerichtet sind oder in entgegengesetzter Richtung zusammen neigen. Letzterer Fall würde zeigen, dass die Wachstumsrichtung des Gefässes auch nach Innen gerichtet war.[2] Alle diese Erscheinungen konnte ich sowohl im fertigen Holze, als auch im sich differenzierenden Kambium verfolgen. Für den letzteren Fall eigneten sich namentlich die Beobachtungen, welche ich im Beginn der Kambiumsthätigkeit an jungen Zweigen von Sambucus etc. machte, ganz vorzüglich. Es war hier dasselbe Verhalten zu beobachten, welches ich bei der Erklärung der Fig. 8 zu besprechen haben werde.

Auch in anderem Zusammenhange lässt sich das Schiefstehen der Markstrahlquerwände in demselben Sinne verfolgen, wie ich dies an einem jungen Aste von Quercus im Beginn der diesjährigen

[1] Vergl. Fig. 5.

[2] Es ist allerdings nicht zu leugnen, dass bisweilen wohl auch Abweichungen von der Richtung der Neigungen vorkommen. Es ist dies aber leicht dadurch erklärlich, dass unter Umständen eine nochmalige Teilung einer auf der anderen Seite des Markstrahls gelegenen Zelle genügt, um eine schiefstehende Querwand gerade zu rücken oder umgekehrt.

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

Vegetationsperiode beobachtete. Die Peripherie des vorjährigen Holzcylinders zeigte nämlich, wie dies auch an anderen Hölzern vorkommt, mehr oder minder in das Holz hineinragende Einbuchtungen.[1] Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass in jenen Regionen vom Kambium verhältnismässig wenig Holz, dafür aber mehr Rindenelemente abgeschieden worden waren. Trotzdem war die radiale Anordnung der Elemente nicht gestört. Die Folge dieses ungleichen Wachstums war aber, dass an den Rändern der Einbuchtungen, an denen die Peripherie des Holzkörpers in fast radialer Richtung verlief, ganz enorme Verzerrungen an den dort befindlichen Markstrahlen zu beobachten waren und zwar derart, dass alle Querwände in einem Sinne, nämlich nach der Einbuchtung zu, konvergierten.

Schliesslich möchte ich noch auf die Figuren hinweisen, welche Kny in der schon genannten Arbeit[2] darstellt. Fig. 1 und 2 zeigen uns auf dem radialen Längsschnitt das Verhalten der Markstrahl- und Gefässwand. Die Pallisadenzellen zeichnen sich an den Berührungsstellen durch einen bedeutend verlängerten, radialen Durchmesser aus, selbst dort, wo noch während der Gefässbildung Teilungen im Markstrahlmeristem stattgefunden haben. (Fig. 1). Es muss also auch hier eine Beeinflussung der Markstrahlmembran durch die des Gefässes stattgefunden haben. Derartige Erscheinungen lassen sich in den verschiedensten Hölzern verfolgen. Es ist klar, dass alle diese Erscheinungen nur zur Voraussetzung haben, dass die Lamellen einer Markstrahlzelle einerseits und einer Gefäss- resp. Libriformzelle andererseits ein „Gleiten" nicht ausführen, vielmehr ein Wachstum der einen Lamelle ein solches der anderen zur Folge hat.

2. Was das Markstrahlgewebe anbetrifft, so findet eine derartige Untersuchung, die a priori etwas Befremdendes an sich trägt, durch die Beobachtung ihre Erklärung, dass im fertigen Holze genannte Zellen häufig einen ausgesprochenen, prosenchymatischen Charakter zeigen, wie sie sich dies z. B. bei den mehrschichtigen

[1] Vielleicht ist diese Erscheinung mit den gerade an diesen Stellen zuerst auftretenden Gefässen, die bekanntlich bei Quercus einen bedeutenden Durchmesser zeigen, in Verbindung zu bringen, indem auf diese Weise für dieselben Raum geschaffen wird, zumal, da das Kambium an diesen Objekten nur wenigschichtig ist.

[2] Ber. d. d. bot. Ges., 1890, Bd. VIII.

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

Markstrahlen von Fagus in ganz hervorragendem Masse zeigt. Mit der Annahme eines nachträglichen Spitzenwachstums ist aber vielleicht ein Gleiten der Lamellen verbunden. Es hat sich nun herausgestellt, dass ein nachträgliches Spitzenwachstum thatsächlich nicht zu beobachten ist, mithin auch die Annahme eines etwaigen Gleitens hinfällig wird. Derartige Erscheinungen lassen sich vielmehr auf Wirkungen tangentialen Druckes oder auf schiefe Anlage im Meristem zurückführen. Indessen dürfte der Fall von Fagus eine nähere Betrachtung verdienen.

Es zeigt sich nämlich, dass auf der mittleren Radialreihe eines mehrschichtigen Markstrahles das Verhältnis von Holz- und Rindenelementen sich derart geändert hat, dass weniger Holz- und mehr Rindenelemente abgeschieden wurden. Der Wendekreis und mit ihm auch das Meristem springen also in spitzem Winkel in den Holzkörper hinein. Während nun die mittlere Reihe genau tangentiale Querwände besitzt, wurden die benachbarten Radialreihen durch dieses eigenartige Wachstum derart beeinträchtigt, dass deren Querwände eine Neigung nach innen zeigen und zwar auf jeder Seite in gleichem Sinne. Dieselbe Gestalt besitzen auch die Meristemzellen. Die neu auftretenden Querwände treten in derselben Richtung auf. Der aus Sklerenchymzellen bestehende Rindenmarkstrahl springt infolge dieses ungleichen Wachstums in den Holzkörper keilartig hervor.

3. Das Verhalten der Radialwand zwischen Gefäss und Libriform konnte ich besonders günstig im Beginn der Kambiumthätigkeit beobachten. Wie ich schon früher erwähnte, beginnt zu jener Zeit die erste Differenzierung der Gefässzellen im Kambium sehr frühzeitig, häufig so früh, dass in den umgebenden Libriform- resp. Markstrahlzellen fast noch gar keine neuen Wände aufgetreten sind, während die Verdickung und Verholzung der Gefässwandung schon vor sich gehen kann. Da nun auf der Innenseite der Holzcylinder eine feste Unterlage bietet, so findet die Streckung der Zelle nur nach aussen statt, während zu gleicher Zeit meist eine Ausdehnung in tangentialer Richtung durch Spalten der anstossenden Tangentialwände erreicht wird. Bisweilen jedoch tritt letzteres Wachstum erst später oder nur einseitig auf und auf diese Fälle möchte ich mein Augenmerk richten. Die Folge dieser plötzlichen Streckung in radialer Richtung ist nun die, dass die nach aussen liegenden

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

Kambiumzellen derselben Radialreihe hinausgeschoben werden, während die daneben befindlichen sich differenzierenden Kambiumzellen, so fern sie sich noch nicht geteilt haben, mit fortgerissen werden, was sich an dem Schiefstehen der Tangentialwände dokumentiert. Eine derartige Wirkung erstreckt sich bisweilen auf mehrere Zellreihen, in denen dann die Querwände in gleichem Sinne zur Radialrichtung konvergieren (vergl. Fig. 8). Es ist klar, dass diese Erscheinung ein Gleiten zwischen Gefäss und Libriformzelle, sowie zwischen den beiden letzteren ausschliesst. Von besonderer Wichtigkeit ist jedoch, die Fälle, wo ein Gefäss sich in die Nachbarreihe hineindrängt, auszuschliessen, da dort selbstverständlich eine Verlängerung der gemeinsamen Radialwand auf Kosten der gespaltenen Tangentialwand, und demzufolge auch eine Schiefstellung des übrig gebliebenen Stückes derselben stattgefunden hat (Fig. 9). Diese Fälle waren natürlich häufiger zu beobachten. Alle Erscheinungen können indessen zum Teil wieder verschwinden, sobald nämlich die benachbarten Zellen sich ebenfalls geteilt haben.

Dass nicht nur die tangierenden, sondern auch entferntere Reihen hierbei in Mitleidenschaft gezogen werden können, erklärt sich dadurch, dass in jeder schiefgestellten Wand durch das weitere Wachstum des Gefässes in radialer Richtung nach aussen, ein ebensolcher Zug auftritt. Derselbe zerlegt sich in zwei Komponenten, die in radialer und tangentialer Richtung wirken. Letztere wird ganz oder doch zum grössten Teile aufgehoben, so dass die in radialer Richtung nach aussen wirkende Komponente übrig bleibt. Dieselbe wirkt aber nur an den Lamellen der Radialwände der zu derselben Reihe gehörigen Zellen und veranlasst sie zum Wachstum. Indessen findet auch hier ebenso wie bei den früher erwähnten Fällen ein Wachstum der Lamellen der nächstfolgenden Libriformreihe in demselben Masse statt, was sich an dem Schiefstehen der Querwände auch hier dokumentiert. Es kann also auch ein Gleiten zwischen Libriformzellen nicht stattfinden.

Im Anschluss hieran möchte ich noch eine Erscheinung besprechen, die ich schon früher zu erwähnen Gelegenheit hatte, nämlich das Verschwinden einer Radialreihe aus dem Kambium, als Extrem einer dicken Wand. Ich möchte zeigen, dass dieser Vorgang auch nur bei Vermeidung eines „Gleitens“ stattfinden kann, obwohl ein solches im undifferenzierten Kambium schon a priori

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

höchst unwahrscheinlich ist. Raatz hatte den von mir auf p. 18 zitierten Vorgang derart angegeben, dass die Lamellen einer solchen Tangentialwand sich trennten, während der hydrostatische Druck im Kambium eine polygonale Abplattung hervorruft. Was bewirkt nun die Trennung der Lamellen? Sobald eine Tangentialwand infolge ihrer Lage eine solche Dicke erreicht hat, dass sie einen nennenswerten Bruchteil einer radialen Kambiumwand ausmacht, werden sich an ihr auch die mit den Teilungen und Streckungen der Kambiumzellen verbundenen Wachstumsvorgänge geltend machen. Das der Dicke der Wand entsprechende Lamellenstück einer Nachbarzelle verdoppelt sich bei jeder Teilung dieser Zelle. Da nun ein „Gleiten" nicht stattfindet, wird die dicke Wand an ihren Enden ebenfalls gedehnt werden, daselbst also noch dicker erscheinen. Geht nun diese Streckung weiter vor sich, so wird an den genannten Stellen die Spannung schliesslich so gross werden, dass der Kontakt der beiden Lamellen (vorerst nur an den Enden) gelöst wird, während die Lamelle der Nachbarzelle infolge des hydrostatischen Druckes in die entstehende Lücke hineingepresst wird. Mit dem ferneren Wachstum werden die beiden Tangentiallamellen ganz von einander getrennt und an Stelle dessen treten die beiden Radiallamellen zu einer neuen Wand zusammen, wodurch die Unterbrechung der Radialreihe vollzogen ist.

Es ist klar, dass diese Vorgänge ein Gleiten ausschliessen. Denn, nehme ich ein solches an, so wäre nicht einzusehen, warum eine derartige Veränderung gerade an einer dickeren Wand vorkäme. Hierdurch erklärt sich übrigens auch die schon von Sanio angegebene Erscheinung der Abrundung der Ecken, als ein Zeichen für ein höheres Alter der dazu gehörigen Wand.

B.

Ich gehe jetzt zu der Besprechung der Tangentialwände über.

Waren die bisherigen Resultate nur auf indirektem Wege erzielt worden, so stehen mir für die Untersuchungen der Tangentialwände direkte Anhaltspunkte zur Verfügung. In dem Schnittpunkte eines Stabes mit einer tangentialen Kambiumwand ist mir, da ich an derselben zwei Lamellen unterscheide, auf jeder derselben je ein fester Punkt gegeben. Diese Punkte stehen nun mitten im undifferenzierten Kambium einander gegenüber, müssten dagegen,

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

sobald durch irgend welche Wachstumsvorgänge eine Verschiebung der Lamellen herbeigeführt wird, sich von einander entfernen. Im fertigen Holze müsste also auf dem Querschnitt sowohl wie auf dem radialen Längsschnitt eine Unterbrechung des Stabes derart hervorgerufen werden, dass ein längerer Stab sich in eine Anzahl einzelliger Stäbe auflöst, die sich in den verschiedenen Regionen der Zellen in derselben Radialreihe vorfinden, oder aber es werden Teile des Stabes „abgelenkt", welche dann blind enden. Von allen diesen Fällen ist nun thatsächlich niemals etwas zu beobachten, hätte ich doch auch sonst nicht die Stäbe zur Beurteilung der Teilungsvorgänge heranziehen können. Ich muss also annehmen, dass an diesen Stellen ein Gleiten in tangentialer sowohl als wie axialer Richtung nicht stattgefunden hat. Da aber der Stab gleichzeitig durch die verschiedensten Elemente des Holzkörpers hindurchgeht, so kommen hierfür alle Kontaktkombinationen zwischen Libriform, Gefäss und Holzparenchym in Betracht. Um diese Erscheinungen näher zu beleuchten, möchte ich Einiges näher ausführen.

Streng genommen bezieht sich die Annahme eines Nichtgleitens nur auf die Stellen einer Wand, welche von dem Stabe getroffen werden. Da ich aber keine Veranlassung habe, an diesen Punkten ein besonderes Verhalten der Lamellen anzunehmen,[1] so kann dieselbe Eigenschaft auch noch den nächst gelegenen Partien der Wand beigelegt werden.

Nun kommen aber die Stäbe in den verschiedensten Regionen der erwähnten Zellen vor (bisweilen sogar gleichzeitig, vergl. Fig. 1), so dass ich annehmen muss, dass überall da, wo das Anlegen von Stäben stattfindet, ein Gleiten nicht vorkommt. Es wäre dies also der Teil einer tangentialen Zellwand, welcher den Wänden der ursprünglichen Mutterzelle des Stabes, die in den meisten Fällen eine undifferenzierte Kambiumzelle war, entspricht. Demnach kommen die typischen, von Krabbe in Fig. 41 auch dargestellten Fälle für diese Frage gar nicht in Betracht.

Was das Verhalten der Lamellen auf dem Querschnitt anbetrifft, so ist ein Gleiten in der Ebene desselben zwischen Libri-

[1] Die Annahme, dass an jenen Stellen die Stäbe, deren Querschnitt doch nur einen minimalen Punkt einer Wand bedeuten, ein Gleiten verhindert haben, ist wohl ausgeschlossen, da sonst mindestens Unregelmässigkeiten an der Wand zu beobachten wären.

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

form und Libriform schon von vornherein ausgeschlossen, da bei diesen Elementen ein tangentiales Wachstum nicht möglich ist. In Betracht können nur die Fälle kommen, wo ein Gefäss mit Libriform oder Holzparenchym zusammenstösst. Geht z. B. ein Stück eines längeren Stabes durch ein Gefäss, dessen tangentialer Durchmesser auf dem Querschnitt ca. das Drei- bis Vierfache desjenigen einer gewöhnlichen Libriformzelle beträgt (Juglans), so lässt sich trotzdem der Stab kontinuierlich verfolgen, ohne dass eine Verschiebung stattgefunden habe. Selbst in den Fällen, wo genanntes Wachstum nur einseitig stattgefunden hat, indem auf der anderen Seite ein Markstrahl ein ferneres Vordringen verhinderte, (vergl. Krabbe, l. c. p. 31) tritt dieselbe Erscheinung ein, so dass der Einwurf, der Stab möchte sich vielleicht an einem „toten Punkte" befinden, gegenstandslos wird. Liegen andererseits zwei oder mehrere Gefässe, die ebenfalls ein einseitiges, tangentiales Wachstum zeigen, in radialer Richtung hinter einander, so dass die je zwei Gefässen gemeinsame Tangentialwand sich bedeutend gestreckt hat, so verändert der Stab relativ seine Stelle auf dieser Wand nicht, in Wirklichkeit bildet er dagegen einen mehr oder weniger vorspringenden Winkel, ohne indessen unterbrochen zu werden[1] (Fig. 10). Die beiden Lamellen haben sich also in gleichem Masse gedehnt.[2]

Was das Verhalten der Tangentialwände bei dem Wachstum in der Längsrichtung anbetrifft, so sind hier die Fälle, wo Gefässe resp. Markstrahlzellen einerseits und Libriformzellen andererseits zusammenstossen, besonders wichtig. Erstere beiden Elemente (Gefäss und Markstrahlzellen) strecken sich, wie gesagt, gar nicht, während die letzteren (Libriformzellen) häufig die doppelte Länge einer Kambiumzelle erreichen können. Selbst in den Fällen, wo zur Vermeidung eines „toten Punktes" der Stab in der Nähe einer der beiden Querwände des Gefässes hindurchgeht (Fig. 1), ist eine Unterbrechung des Stabes niemals zu beobachten, vielmehr verläuft dieselbe immer in vollkommen gerader Linie. Die Fälle, wo Libri-

[1] Aus diesem Grunde ist es mit Schwierigkeiten verknüpft, auf dem radialen Längsschnitt längere Stäbe zu erhalten, da diese vorspringenden Winkel leicht durch den Schnitt entfernt werden.

[2] In allen Fällen ist übrigens besonders darauf zu achten, dass der Schnitt völlig senkrecht zur Längsachse des Holzes verläuft, da sonst ganz entstellte Bilder erscheinen.

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

form- und Libriformlamellen einander berühren, sind weniger von Bedeutung, weil der Einwurf gemacht werden könnte, dass die Zellen derselben Reihe zufälligerweise sich in gleichem Masse gestreckt haben, obwohl dieser Einwurf nur zum Teil berechtigt ist, wie wir gleich sehen werden.

Um etwaigen Missdeutungen zu begegnen, möchte ich noch auf zwei Erscheinungen aufmerksam machen, die zum Teil schon Raatz abgebildet hat.

Wenn eine Tangentialwand, welche von einem Stabe durchsetzt wird, sei es durch eine in der Längsrichtung sich streckende Libriformzelle oder ein in tangentialer Richtung sich ausdehnendes Gefäss in ihre beiden Lamellen gespalten wird, so wird selbstverständlich auch der Stab an jener Stelle unterbrochen werden. Im ersteren Falle erscheint dann der Stab in eine mehr oder minder grosse Anzahl einzelliger Stäbe aufgelöst, die jedoch immer in derselben Höhe verbleiben und daran in ihrer gegenseitigen Zusammengehörigkeit erkannt werden können (vergl. Raatz, l. c., Tafel XXVIII, Fig. 15), oder, wenn es sich um ein besonders starkes Längenwachstum einer Zelle handelt, nur einmal durchbrochen, wie in Fig. 1. In diesem Falle können beide Stabenden als ein Stab angesehen werden. Im zweiten Falle dagegen wird der Stab, da die ehemals tangential gerichtete Wand durch das Hineindrängen des Gefässes gewissermassen zur Radialwand wird, demnach sich um annähernd 90° dreht, nicht nur unterbrochen werden, sondern die hierdurch entstehenden Enden werden sich dem Gefäss zukehren. Ein Schluss betreffs des Gleitens lässt sich aus diesen Vorgängen jedoch nicht ziehen.

Was die andere Erscheinung anbetrifft, so kann man auf dem Radial-Längsschnitt durch den Holzkörper bisweilen beobachten, dass die durch eine Tangentialwand getrennten Stücke eines Stabes nicht ganz genau auf einander stossen. (Vergl. Raatz, l. c. Taf. XXVII, 7.) Diese Abweichungen sind indessen so minimal, (sie betragen nur einen kleinen Bruchteil der Dicke eines Stabes) dass sie selbstverständlich für unsere Frage nicht in Betracht kommen können. Von Bedeutung ist übrigens, dass der einer Mittellamelle entsprechende Zentralcylinder der Stabes keineswegs unterbrochen ist, vielmehr nur eine kleine Krümmung am Schnittpunkte mit der der Tangentialwand erfährt.

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

Fasse ich schliesslich die Ergebnisse das Gleiten betreffend nochmals zusammen, so erhalte ich folgendes Resultat: Im Kambiumring, sowie in der sich zum Holze differenzierenden Gewebezone ist ein „Gleiten" zweier Lamellen derselben Wand, ob radial oder tangential, nicht zu beobachten, sofern ein Spalten der Lamellen daselbst nicht stattfindet. Hieraus folgt also, dass Krabbe in seiner Arbeit zum mindesten das Vorkommen des Gleitens im Holzkörper zu weit ausgedehnt hat.

Aber auch für den typischen, von Krabbe in Fig. 41 u. f. dargestellten Fall scheinen mir die gemachten Beobachtungen nicht ohne Bedeutung zu sein. Es muss doch höchst auffallend erscheinen, dass eine zu einem Gefäss gehörige Lamelle sich in zwei Fällen entgegengesetzt verhalten soll. Nach Krabbe sollte z. B. in Fig. 41 der Teil a r gleichmässig wachsen, demzufolge auch auf der ganzen nicht wachsenden Nachbarlamelle gleiten. Nach den von mir gemachten Beobachtungen (vergl. Fig. 8) würde dagegen, falls jenes Stück der Gefässmembran wirklich ein Wachstum zeigte, die Nachbarlamelle mitwachsen müssen. Der in diesem entgegengesetzten Verhalten liegende Widerspruch könnte vielleicht dadurch gelöst werden, dass man ein lokalisierteres Wachstum der Gefässlamelle annimmt, welches also auf eine schmale Zone zu beiden Seiten der Kante begrenzt wäre.[1] Auch bei den Libriformzellen hätte man dann ein Wachstum anzunehmen, wie es sich in analoger Weise bei den Wurzelhaaren abspielt. An diesen Punkten wird allerdings ein Gleiten nicht wohl zu beseitigen sein, doch würde dasselbe, da man hier ein besonderes Verhalten der Lamelle so wie so annehmen muss, nicht weiter auffallen.

Vorstehende Untersuchung wurde während des Jahres 1896 und Anfang 1897 in dem botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, dem Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Schwendener, für die vielfache wissenschaftliche Förderung, welche ich von ihm erfahren habe, meinen verbindlichsten Dank aussprechen zu dürfen, ist mir eine angenehme Pflicht.

[1] Krabbe selbst giebt übrigens die Möglichkeit eines solchen Wachstums zu; vergl. l. c., p. 18.

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

Figurenerklärung.

Fig. 1. Radialer Längsschnitt durch das Holz von Sambucus nigra mit 25 zelligem Kurzstab. Vergr. 365.

„ 2. Querschnitt durch einen jungen Zweig von Aesculus Hippocastanum mit 2 Doppelreihen. Vergr. 365.

„ 3. Siehe pag. 16.

„ 4. Querschnitt durch das thätige Kambium von Populus spec. Vergr. ca. 365.

„ 5. Querschnitt durch ein junges Gefäss von Populus spec. Vergr. ca. 400.

„ 6. Siehe pag. 26. Der schraffierte Teil bedeutet vorjähriges Holz.

„ 7. „ „ 39. „ „ „ „ „ „

„ 8. Querschnitt durch ein junges Gefäss von Sambucus nigra. Vergr. 600.

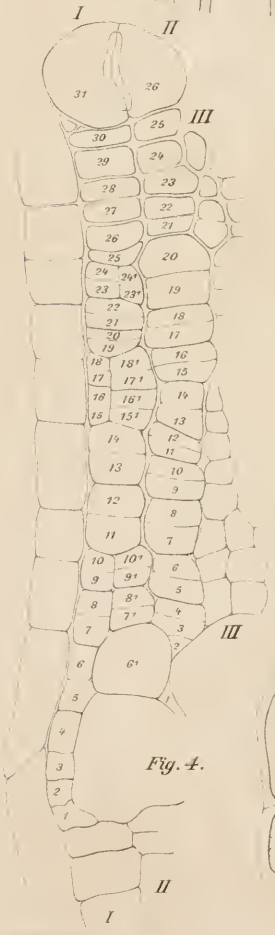
„ 9. Siehe pag. 43.

„ 10. Querschnitt durch den Holzkörper von Sambucus nigra; ein Stab durchsetzt ein Gefäss. Vergr. 600.

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

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

Fig. 1.



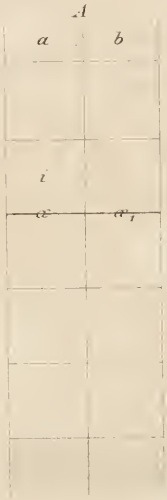


Fig. 6.

Fig. 10.

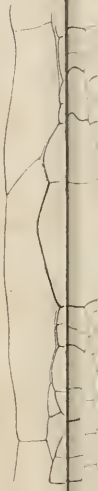
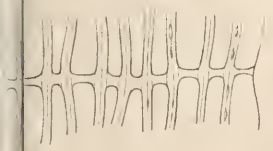


Fig. 5

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



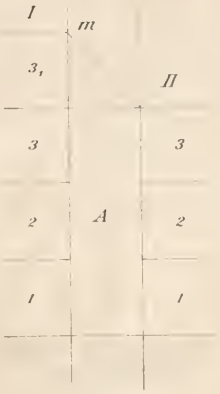


Fig. 7.

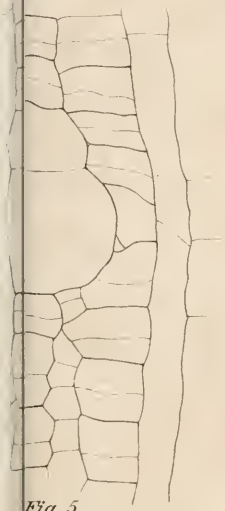


Fig. 5.

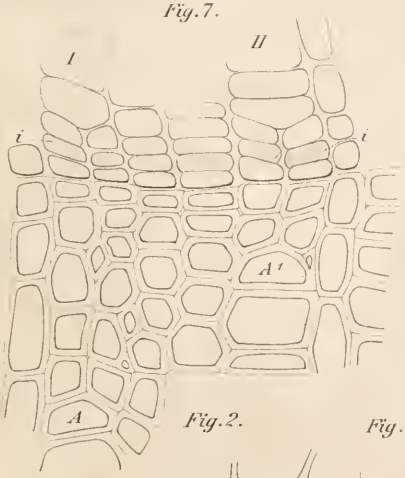


Fig. 2.

Fig. 3.

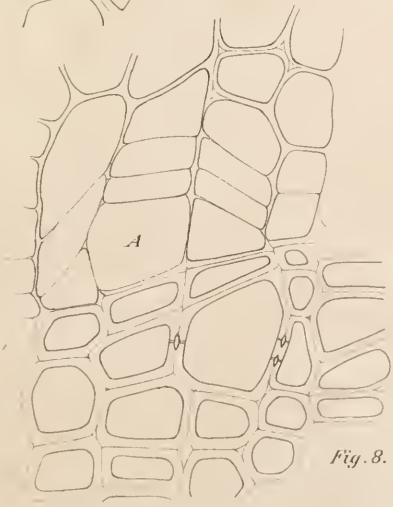


Fig. 8.

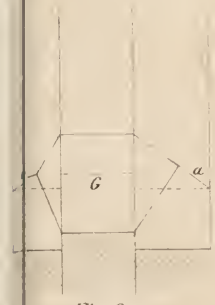


Fig. 9.

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Nordhausen M.

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen 356-400