

sich in den Gefässbündelbelägen embryonales Gewebe, das fortfährt sich zu vermehren, bis eine Belagsstärke von annähernd 30 Zellen erreicht ist. Dieser Zustand tritt erst ein bei einer Stammdicke von etwa 10 *cm* Durchmesser. Schon während der Zellvermehrung und noch lange nachher findet vom Mestomteil nach aussen fortschreitend radiale Streckung und Wandverdickung dieser Zellen statt. Ist dieser Zustand bei der äussersten Zellreihe erreicht, so hat das Dickenwachstum des *Euterpe*-Stammes ein Ende.

Überblickt man die über das Dickenwachstum bei Palmen bestehende Literatur, so fällt auf, dass weder EICHLER in den Berichten der Berliner Akademie vom Jahre 1886, noch GREGOR KRAUS in den Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg 1901 oder sein Schüler W. BARSIKOW ebenda diese Erscheinung bei *Euterpe oleracea* erwähnen, obgleich alle drei Autoren diese Palme als Beispiel für starkes Dickenwachstum heranziehen. Einzig H. VON MOHL in seinem Werke „De palmarum structura“ erwähnt das Vorhandensein dünnwandiger Gewebeteile im ausgebildeten Palmenstamm, allerdings ohne die Folgerung zu machen, dass hier ein von anderen Palmen abweichender Verdickungsmodus vorliege und ohne das Alter bzw. den Durchmesser des abgebildeten Palmestückes anzugeben. Es handelt sich hier nicht um *Euterpe oleracea*, sondern um die ebenfalls zu den Lepidocaryoideen gehörige *Astrocaryum vulgare*. Seine Abbildung entspricht meiner Fig. 2. Im Text heisst es: Cellularum in media libri parte sitarum membranae tenues factae sunt, — fasciculorum versus centrum caudicis sitorum liber ex tenuibus formatur membranis, exceptis iis solum cellulis quae corpori lignoso adjacent.

Berlin, Botanisches Institut der Universität.

74. A. Ursprung: Über die Dauer des primären Dickenwachstums.

(Vorläufige Mitteilung).

Eingegangen am 12. November 1906.

Das primäre Dickenwachstum beruht darauf, dass die im Vegetationspunkt gebildeten Zellen sich vergrössern, zum Teil unter erneuter Teilung. Eine Folge hiervon ist die Gestalt des Vegetationskegels und ganz allgemein die Dickenzunahme eines Organes vor

Ausbildung des Cambiums. Mit der Tätigkeit des Cambiums beginnt das sekundäre Dickenwachstum.

Das Auftreten des Cambiums kann nun natürlich kein Grund dafür sein, dass die Grössenzunahme der schon vorhandenen Zellen von jetzt an aufhören sollte. A priori ist also nicht anzunehmen, dass das primäre Wachstum sein Ende erreicht hat, wenn das sekundäre beginnt. Diese Annahme wird durch die Tatsachen vollständig bestätigt. Sehr schön lassen sich diese Verhältnisse an zwei Abbildungen verfolgen, die FRANK¹⁾ in seinem Lehrbuch der Botanik publiziert hat. Es handelt sich um zwei Querschnitte des Stengels von *Helianthus annuus*, von denen der eine nach Abschluss des Längenwachstums des Internodiums, der andere nach Abschluss des Dickenwachstums „desselben Internodiums“²⁾ gezeichnet wurde. Aus diesen Abbildungen ist ohne weiteres zu ersehen, dass nach Beginn der Cambiumtätigkeit der Durchmesser des Markzylinders noch ganz bedeutend — um etwa das Fünffache — zugenommen hat. Solange zwischen den einzelnen Gefässbündeln noch breite, unverholzte, parenchymatische Gewebekomplexe liegen, ist die Fortdauer des primären Dickenwachstums leicht verständlich. Die Verhältnisse werden aber ganz andere, wenn einmal ein vollständig geschlossener Holzkörper sich gebildet hat und das Mark somit von einem ununterbrochenen Ring verholzter Zellen umgeben ist. Die Möglichkeit einer weiteren Durchmesserzunahme des Markzylinders nach Ausbildung eines geschlossenen Holzzylinders musste, nach unseren bisherigen Kenntnissen, verneint werden. FRANK äussert sich (l. c.) hierüber folgendermassen: „Der Markkörper erweitert sich beträchtlich, und entsprechend wachsen alle Zellen der Rinde und der Epidermis in peripherischer Richtung, unter gleichzeitiger Vermehrung. Bedingung für diese Streckung in der Querrichtung ist natürlich, dass an oder unter der Oberfläche kein starrer Gewebemantel liegt.“³⁾ Wenn daher, wie gewöhnlich, in der Nähe der Peripherie ein Festigungsring vorhanden ist, so ist derselbe hier in kurzen Zwischenräumen von dehnbaren Gewebestreifen unterbrochen. Dieses mechanische Prinzip ist besonders in die Augen springend an dicotylen Stengeln. Der Holzring wird hier solange nicht geschlossen als das primäre Dickenwachstum andauert:³⁾ das Strahlenparenchym, welches die einzelnen Fibrovasalstränge voneinander trennt und Mark und Rinde verbindet, gestattet durch sein Wachsen das erforderliche Weiterwerden des aus Holz gebildeten Rohres.“ Hiernach wäre also eine weitere Vergrösserung des Mark-

1) FRANK, Lehrbuch der Botanik, Bd. 1, S. 376.

2) Es handelt sich hier natürlich um eine ungenaue Ausdrucksweise, indem nicht „dasselbe“, sondern ein entsprechendes Internodium verstanden ist.

3) Von mir gesperrt.

durchmessers unmöglich, sobald ein geschlossener Holzzylinder sich gebildet hat. Diese Ansicht FRANK's, die zwar nicht durch entsprechende Untersuchungen gestützt ist, scheint allgemeine Zustimmung gefunden zu haben, wohl deshalb, weil ihre Richtigkeit a priori selbstverständlich erschien und man es daher gar nicht für nötig hielt, diesbezügliche Beobachtungen anzustellen. Dies musste um so mehr überflüssig erscheinen, als ja die Zellwände des Holzringes verholzt waren, und daher nach den Untersuchungen von SCHELLENBERG¹⁾ u. a. nicht mehr in die Fläche wachsen konnten.

An der Richtigkeit dieser Anschauung begann ich zu zweifeln, als ich vor einigen Jahren bei der Untersuchung von *Tectona grandis*²⁾ die Beobachtung machte, dass das Mark noch nachträglich in die Dicke wächst, nachdem bereits ein geschlossener Holzzylinder sich gebildet hatte. Es ist ohne weiteres klar, dass Grössendifferenzen im Durchmesser des Markzylinders dadurch hervorgerufen sein können, dass der Markzylinder vor Ausbildung eines geschlossenen Holzzylinders an verschiedenen Stellen verschieden weit ist. Wenn auch das zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial nur gering war, so liess sich doch mit Sicherheit feststellen, dass der Markzylinder in dem jüngeren Sprosse noch nicht die endgültige Weite erreicht hatte, obschon der Holzzylinder bereits geschlossen war. In qualitativer Hinsicht war die Frage entschieden. Es liess sich dagegen wegen des unzureichenden Untersuchungsmateriales nicht ermitteln, wie stark dieses Wachstum des Markes ist. Dazu ist es natürlich notwendig zu wissen, in welchen Grenzen der Durchmesser des Markzylinders schwanken kann, bevor ein geschlossener Holzring ausgebildet ist.

Etwas eingehendere Untersuchungen führte ich kürzlich an *Sambucus nigra* aus, einer Pflanze, die ja bekanntlich eine starke Ausbildung des Markes zeigt und die daher a priori zum Studium der fraglichen Wachstumserscheinungen geeignet erscheinen musste. Das untersuchte Exemplar hatte baumähnlichen Habitus, war 4 m hoch und reich verzweigt; der Stammdurchmesser betrug in der Nähe des Bodens 8 cm. Die Untersuchung erfolgte Ende Oktober. In der folgenden Tabelle sind die Messungsergebnisse angegeben, die am Stamm und dem ihn fortsetzenden Hauptpross erhalten wurden. Es wurden bestimmt der Durchmesser des ganzen Querschnittes, der Durchmesser des Markes und die Breite des Holzringes und zwar jeweils in der Mitte der Internodien; ferner ist noch die Entfernung der Schnitte von der Sprossspitze angegeben

1) SCHELLENBERG, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 29, S. 258, 259. Zusammenstellung in PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 37.

2) URSPRUNG, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. Bot. Ztg. 1904, Heft 10, S. 196.

Entfernung des Schnittes von der Spross- spitze	Durchmesser des ganzen Durchschnittes	Durchmesser des Mark- zylinders	Dicke des Holz- ringes	Bemerkungen
<i>cm</i>	<i>mm</i>	<i>mm</i>	<i>mm</i>	
0,5	2,1	1,1	0,07	Erstes Internodium, Zweig einjährig, Holz- zylinder vollständig geschlossen.
4	2,6	1,7	0,17	Zweites Internodium, Zweig einjährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
10	3,4	1,9	0,41	Drittes Internodium, Zweig einjährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
19	4,6	2,7	0,48	Viertes Internodium, Zweig einjährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
30	5,4	2,9	0,8	Fünftes Internodium, Zweig einjährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
42	6,5	3,6	0,9	Sechstes Internodium, Zweig einjährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
57	7,7	3,9	1,2	Siebentes Internodium, Zweig zweijährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
70	8,5	3,9	1,5	Achtes Internodium, Zweig zweijährig, Holzzylinder vollständig geschlossen.
87	9,5	4,5	2	
103	10	4,5	2,2	
115	11	3,5	3	
129	12,5	4	3,6	
142	13,2	4,4	3,8	
155	18	4	6,2	
166	21	4	7,5	
179	21,5	4,6	7,5	
196	27,5	5,5	9,5	
206	41,5	5,5	15,5	
221	45	5,5	17	
236	45	6,5	17	
258	54	8	22	
270	57	7,7	22	
282	58	7	22,5	
300	67	4,6	28	
323	78	5	32	
343	78	5,8	32	
373	80	7,2	32	

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass an dem untersuchten Spross der Durchmesser des Markzylinders zwischen 1,1 *mm* und 8 *mm* schwankt, nachdem bereits ein geschlossener Holzzylinder ausgebildet ist.

Zur Erklärung dieser Tatsache liegen a priori zwei Möglichkeiten vor. Die eine besteht darin, dass das Mark bereits in verschiedener Weite angelegt wird; die verschiedenen Werte des Markdurchmessers in verschiedenen Entfernungen von der Sprossspitze wären hiernach darauf zurückzuführen, dass das Mark bereits vor der Ausbildung eines geschlossenen Holzzylinders in jeder Sprosspartie die oben angegebene Weite besitzt. Wenn diese Anschauung richtig wäre, dann müssten in den obersten Internodien, die eben gerade einen geschlossenen Holzzylinder besitzen, Markdurchmesser bis zu 8 *mm* nachgewiesen sein. Nun ist es aber allgemein bekannt, dass die Durchmesser der ganzen Internodien in den obersten Sprosspartien bedeutend geringer sind, und dass daher das Mark unmöglich in definitiver Weite angelegt werden kann.

Es kann also nicht mehr zweifelhaft sein, dass der Markdurchmesser nach Ausbildung eines geschlossenen Holzzylinders noch vergrößert wird. Die nächste Aufgabe besteht darin, nachzuweisen, wie stark diese Vergrößerung sein wird und wie lange dieselbe ungefähr andauert. Zu diesem Zwecke habe ich noch verschiedene andere *Sambucus*-Sprosse (auch hier wieder jeweils in der Mitte des Internodiums) gemessen. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle (siehe S. 494) zusammengestellt. Die Sprosse sind numeriert, damit sie nicht miteinander verwechselt werden.

Hieraus geht nun hervor, dass der maximale Markdurchmesser, der in dem obersten Internodium beobachtet wurde, 2,8 *mm* beträgt. Der Markzylinder muss also noch um beinahe das Dreifache vergrößert werden können, nachdem er bereits von einem vollständig geschlossenen Holzzylinder umgeben ist. Die eben angegebene Grösse des Wachstums gibt übrigens nur ein Minimum an, da ja für gewöhnlich der Markdurchmesser im obersten Internodium bedeutend weniger als 2,8 *mm* beträgt und da ich an käuflichem Mark Durchmesser bis zu 12 und mehr Millimetern gemessen habe. Was die Dauer dieses primären Wachstums des Markes betrifft, so muss es mehrere Jahre lang anhalten können, da in zwei- und dreijährigen Sprossen das Maximum noch nicht erreicht ist.

Es braucht wohl nicht eingehend ausgeführt zu werden, dass dieses nachträgliche primäre Wachstum des Markes mit einem entsprechenden nachträglichen primären Wachstum des Holzzylinders verbunden sein muss; es ist das schon deshalb nötig, weil sonst der Holzzylinder gesprengt werden müsste.

In welcher Weise das Wachstum des Markes und des Holzkörpers vor sich geht, darüber orientieren die folgenden Messungen (S. 495). Die beiden oberen horizontalen Reihen beziehen sich auf den Hauptspross, und zwar auf die beiden Querschnitte mit dem kleinsten und

Nummer des Zweiges	Nummer des Internodiums von der Spitze gerechnet	Entfernung des Schnittes von der Sprossspitze cm	Durchmesser des ganzen Querschnittes mm	Durchmesser des Markzylinders mm	Dicke des Holzringes mm	Bemerkungen
II	1	0,5	2,2	1,2	0,08	Vollständig geschlossener Holzzy linder. " " ein-jährig " " " " " " " " zwei-jährig " " " " drei-jährig " " " " " " " " " "
	2	5	3,7	2,3	0,2	
	3	9	4,3	2,6	0,3	
	4	16	4,3	2,5	0,4	
	5	28	4,5	2,5	0,7	
	6	40	6	2,8	0,9	
	7	49	6	2,8	1,1	
	8	57	6,8	2,6	1,4	
	9	64	7,5	4	1,3	
	10	70	8,5	4,5	1,4	
	11	80	9	4,2	1,6	
	12	97	9	4,5	1,7	
III	1	0,5	3,2	1,6	0,2	" "
	2	4	3,3	2,3	0,2	" "
	3	10	3,8	2,4	0,3	" "
	4	18	4,1	2,5	0,5	" "
IV	1	1	2,5	1,8	—	" "
	2	5	2,8	2	—	" "
	3	18	4,2	3	—	" "
	4	28	4,7	3	—	" "
	5	38	5	3,2	—	" "
V	1	1	2	1,3	—	" "
	2	4	2,5	1,9	—	" "
VI	1	1	2,5	1,8	—	" "
	2	6	3	2,3	—	" "
VII	1	1	3,4	2,3	—	" "
	2	4	3,5	2,1	—	" "
VIII	1	2	2	1,3	—	" "
	2	8	3	2,2	—	" "
	3	15	3,4	2,3	—	" "
IX	1	—	—	2,8	—	" "
X	1	—	—	2,5	—	" "
XI	1	—	—	2,2	—	" "
XII	1	—	—	2,5	—	" "
XIII	1	—	—	1,1	—	" "
XIV	1	—	—	1,8	—	" "
XV	1	—	—	1,8	—	" "
XVI	1	—	—	1,9	—	" "
XVII	1	—	—	1,5	—	" "
XVIII	1	—	—	2,8	—	" "

grössten Markdurchmesser.¹⁾ Die dritte Reihe stammt von einem ersten Internodium mit sehr weitem Mark.

Durchmesser des Markzylinders <i>mm</i>	Zahl der Holzzellen, die auf der inneren Peripherie eines Querschnittes des Holzzylinders liegen	Maximaler tangentialer Durchmesser der innersten Gefässe <i>mm</i>	Maximale Wanddicke der innersten Holzzellen <i>mm</i>	Maximale Zahl der auf einem Markdurchmesser gelegenen Markzellen	Maximaler Durchmesser der Markzellen <i>mm</i>
1,1	etwa 500	0,028	0,0045	40	0,062*)
8	etwa 1300	0,08	0,007	80	0,21*)
2,5	etwa 800	0,039	0,0045	50	0,1

*) Hauptspross.

Schon im ersten Internodium sind die Zellen des Mark- und Holzzylinders verholzt.

Diese Zahlen zeigen nun deutlich, dass die innere Durchmesserzunahme des Holzzylinders auf einer Vermehrung der Zahl der Zellen des Holzkörpers beruht. Ebenso ist auch die Vergrößerung des Markdurchmessers auf eine Vermehrung der Zahl und dazu noch der Grösse der Markzellen zurückzuführen. Da im Holzkörper auch die Wanddicke der Zellen zunimmt, müssen wir annehmen, dass verholzte Zellen sich teilen und ihre Membranen in die Fläche und Dicke²⁾ wachsen können.

Für die Gefässe wurden in der obigen Tabelle nur die tangentialen Durchmesser angegeben; es ist dadurch die Frage offen gelassen, ob mit dem Alter eine Vergrößerung des Gefässquerschnittes oder aber nur eine Deformation bei gleicher Grösse eintrete, in der Weise, dass der maximale Durchmesser zuerst radiale, dann tangentiale Richtung hat. Die diesbezüglichen Messungen ergaben nun, dass im ersten Internodium dem maximalen tangentialen Gefässdurchmesser von 0,039 *mm* ein maximaler radialer von 0,039 *mm* entspricht, während im Holzzylinder von 8 *mm* innerer Weite mit dem maximalen tangentialen Gefässdurchmesser von

1) Die Ausdrücke „innere Peripherie des Holzzylinders“ und „innerste Holzzellen“, die in der folgenden Tabelle gebraucht werden, verwendete ich nur der Kürze wegen. In Wirklichkeit liegen die gemessenen Zellen innerhalb des Holzzylinders, also einige Schichten von der Peripherie entfernt. Es hatte das den Zweck, die ins Mark vorspringenden Hadrompartien zu vermeiden und dadurch eine kreisförmige Schicht zu erhalten.

2) Ob es sich hierbei um Intussusception oder um Apposition unverholzter Lamellen auf verholzte handelt, wurde nicht untersucht.

0,08 mm ein maximaler radialer von 0,06 mm verbunden ist. Bei dem Markzylinder von 2,5 mm Weite bildeten Gefässe mit radialen und tangentialen Durchmessern von 0,039 mm ein nicht oft erreichtes Maximum, während bei dem Markzylinder von 8 mm Weite sehr häufig Gefässe angetroffen wurden, die in radialer und tangentialer Richtung Durchmesser von 0,048 mm besaßen. Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, dass mit dem Alter auch die Durchschnittsfläche der Gefässe bedeutend zunimmt. Eine solche Zunahme ist denkbar durch Wachstum oder Dehnung der Wand. Eine Dehnung in horizontaler Richtung ist möglich durch den Zug, den die benachbarten Zellen beim Wachstum ausüben. Da aber die Verdickungsleisten bereits angelegt sind, so muss man zur weiteren Annahme schreiten, dass entweder die Leisten ebenfalls gleich stark gedehnt werden oder zerreißen. Die erste Annahme ist unwahrscheinlich¹⁾, die zweite steht mit den Tatsachen im Widerspruch. Es bleibt jetzt noch die zweite Möglichkeit übrig, nach welcher die Vergrößerung der Querschnittsfläche auf Wachstum der Gefässwand beruht. Die genauere Untersuchung der Schrauben- und Ringgefässe des ersten Internodiums liess nun aber auch bei Anwendung der plasmolytischen Methode kein Plasma mehr im Innern erkennen, so dass wir annehmen müssen, dass die Wand der Gefässe auch dann noch wachstumsfähig bleibt, wenn der lebende Inhalt verschwunden ist. Dieses Resultat kann übrigens nicht so sehr überraschen. FITTING²⁾ zeigte, dass bei den Makrosporen von *Selaginella* ein Flächen- und Dickenwachstum der ganzen Membran stattfindet, trotzdem das Plasma nur eine kleine Partie der Membran berührt. Ferner ist schon seit NÄGELI bekannt, dass das Membranwachstum auch in äusseren Schichten stattfinden kann, die nicht direkt an das Plasma grenzen. Wenn aber in einer lebenden Zelle das Wachstum in der äussersten Schicht der Membran noch möglich ist, so vermögen wir mit PFEFFER³⁾ nicht einzusehen, warum es in der anstossenden Wandung einer toten Zelle plötzlich unmöglich werden sollte.

Bei dieser Gelegenheit scheint es mir geboten, auch auf die nachträgliche Längenzunahme der Schraubengefässe nach Ausbildung der Verdickungsleisten mit einigen Worten einzutreten. Die Zahl

1) Die Dehnbarkeit der Holzfaser bis zum Zerreißen beträgt nach SCHELLENBERG (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, S. 244) etwa 1 pCt. Gegenüber Eisen (etwa 1 pro Mille) ist diese Dehnbarkeit allerdings gross, gegenüber der faktisch vorkommenden Verlängerung verholzter Leisten (man vergleiche die nachträgliche Durchmesserzunahme der Gefässe, die 100 pCt. erreicht) ist diese Dehnbarkeit unbedeutend.

2) FITTING, Bot. Ztg. 1900, S. 107.

3) PFEFFER, Pflanzenphysiologie II, S. 39.

der Schraubenwindungen der Verdickungsleisten kann bei der Verlängerung des Gefässes entweder konstant bleiben oder kleiner werden. Bleibt sie konstant und sind die Verdickungsleisten weder stark dehnbar noch wachstumsfähig, so muss der Durchmesser des Schraubenzylinders kleiner werden, die Verdickungsleisten müssen sich von der Wand loslösen. Wird die Zahl der Schraubenwindungen geringer und sind die Verdickungsleisten weder stark dehnbar noch wachstumsfähig, so kann zwar der Durchmesser des Schraubenzylinders derselbe bleiben, er kann sogar zunehmen, aber das ganze Gefäss muss eine Torsion um die Längsachse erleiden, wobei die angrenzenden Zellen deformiert werden.

Eine starke Dehnung der Verdickungsleisten ist aber schon aus den früher angeführten Gründen äusserst unwahrscheinlich. Ferner hat die Kraft, die zu einer starken Dehnung dickerer Membranen nötig ist, bekanntlich eine bedeutende Grösse, während das Losreissen der Verdickungsleisten von der Wand — aus der häufigen Lostrennung bei der Anfertigung von Längsschnitten zu schliessen — leicht vor sich zu gehen scheint. Es ist somit eher ein Losreissen der Leisten als eine starke Dehnung anzunehmen. Eine starke Dehnung der Schraubenleisten müsste sich auch an Längsschnitten in einem starken Kontraktionsbestreben dieser Leisten bemerkbar machen.

Am wahrscheinlichsten halte ich auch hier die Annahme, dass auch die verholzten Verdickungsleisten wachstumsfähig sind. Zu demselben Schluss führte das Studium der nachträglichen Durchmesserzunahme der Gefässe.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchungen lassen sich folgendermassen zusammenfassen.

1. Das primäre Dickenwachstum des Markzylinders hat mit der Ausbildung eines geschlossenen Holzkörpers kein Ende erreicht. Der geschlossene Holzzylinder stellt also absolut nicht etwa einen starren Gewebemantel dar.
2. Verholzte Zellen sind fähig, sich zu teilen und ihre Membranen können in die Fläche und Dicke wachsen.
3. Auch die Gefässe können ihren Durchmesser noch vergrössern, nachdem der lebende Inhalt verschwunden ist. Dieser Vorgang beruht höchstwahrscheinlich auf einem Wachstum der Gefässwand.

Freiburg (Schweiz), Botanisches Institut.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: [Über die Dauer des primären Dickenwachstums. 489-497](#)