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

2. H. C. Schellenberg: Über das primäre Dickenwachstum des Markes von Sambucus nigra L.

Eingegangen am 22. Januar 1907.

Im Heft Nr. 8 1906 der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft bringt A. URSPRUNG eine vorläufige Mitteilung, betitelt: „Über die Dauer des primären Dickenwachstums". Er sucht darin den Nachweis zu erbringen, dass bei *Sambucus nigra* das primäre Dickenwachstum des Markzylinders mit der Ausbildung des geschlossenen Holzkörpers kein Ende erreicht, sondern selbst im zweiten und dritten Jahre noch weiter geht. Daraus folgert URSPRUNG weiter, dass der geschlossene Holzkörper absolut nicht etwa einen starren Gewebemantel darstellt, sondern dass seine verholzten Zellen fähig sind, sich zu teilen und ihre Membranen in die Fläche und Dicke zu wachsen. Auch die Gefässe können ihren Durchmesser noch vergrössern, nachdem der lebende Inhalt verschwunden ist.

Diese angegebenen Resultate und Folgerungen URSPRUNG's widersprechen so den bis jetzt bekannten Tatsachen über die Wachstumserscheinungen der Holzkörper unserer Laubhölzer, dass ich es für unnötig gehalten hätte, näher sie zu widerlegen, wenn nicht URSPRUNG durch Messungen und andere Auseinandersetzungen, mehr als das sonst in vorläufigen Mitteilungen geschieht, gesucht hätte, seine Resultate zu stützen.

URSPRUNG misst die Durchmesser des ganzen Querschnittes, des Markzylinders und die Dicke des Holzringes in der Mitte der einzelnen Internodien an verschiedenen Zweigen im Oktober. Er findet, dass der Durchmesser des Markzylinders zwischen 1,1 und 8 *mm* schwankt, indem die jüngsten Internodien zugleich die geringsten Masse aufweisen bei vollständig geschlossenem Holzkörper. Daran schliesst URSPRUNG[1]) folgende Argumentation: „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

1) l. c. p. 493.

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

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."

Ohne dass URSPRUNG sich die Mühe genommen hat die Entwicklung des Markes und des Holzkörpers in der Vegetationsperiode zu studieren, oder etwa das Verhalten der Zweigdicke am gleichen Internodium in verschiedenen Zeiten zu prüfen, glaubt er durch seine Messungen dargetan zu haben, dass der Markzylinder von *Sambucus* „um beinahe das Dreifache vergrössert werden kann, nachdem er bereits von einem vollständig geschlossenen Holzzylinder umgeben ist."

Demgegenüber muss ich hervorheben, dass Messungen in der Ruheperiode — URSPRUNG hat im Oktober gemessen — nur einen Vergleich zwischen verschiedenen Internodien gestatten, für die Veränderungen aber, die während der Entwicklung der Zweige eintreten, nichts beweisen. URSPRUNG ist im Irrtum, wenn er glaubt, dass das Mark der obersten Internodien, das Masse von 1,1—2,8 *mm* heute aufweist, in den gleichen Internodien auf 8—10 *mm* in den nächstfolgenden Jahren anwachse. Da nun einmal das Mark von *Sambucus* in den aufeinanderfolgenden Internodien im einjährigen Zweig von unten nach oben stark abnimmt, darf man nur gleich starke Zweige mit einander vergleichen und an diesen nur Internodien von gleicher Lage.

Einzig mit Beobachtung dieser Vorsichtsmassregel wird man aus dem Vergleich verschiedenalteriger Zweige Schlüsse ziehen dürfen, und selbst dann noch ist es notwendig, Durchschnittszahlen von mehreren Zweigen zu nehmen, weil kleine Differenzen selbst bei gut ausgeglichenem Material stets vorhanden sind.

Sucht man nun Zweige ungefähr gleicher Stärke aus, das eine Mal einjährig, das andere Mal zweijährig, und vergleicht die obersten Internodien miteinander, so zeigt sich folgendes:

Einjährige: Markdurchmesser 1,4, 1,8, 1,4, 1,6, 1,5, 1,4, 1,5, 1,6 *mm*; Mittel: 1,54 *mm*.

Zweijährige: Markdurchmesser 1,6, 1,5, 1,7, 1,4, 1,5, 1,6, 1,5, 1,4 *mm*; Mittel: 1,52 *mm*.

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

(Es wurden selbstverständlich nur solche zweijährige Zweige gemessen, die wirklich das oberste Internodium des ersten Jahres auch noch im zweiten Jahre besassen.)

Die Zahlen zeigen, dass der Markdurchmesser vom ersten zum zweiten Jahre sich nicht ändert. Die Differenz ist so gering, dass daraus keine Folgerung gezogen werden darf. Jedenfalls zeigen die Zahlen, dass keine Vermehrung des Markdurchmessers um das Zwei- oder Dreifache stattfindet.

Ich habe dann nach Zweigen gesucht, bei denen das oberste Internodium des ersten Jahres auch noch in älteren Jahren vertreten war. Die Zahlen für die Markdurchmesser sind folgende:

Dreijährige: 2,1, 1,6, 1,4, 2,5, 1,2 *mm*;
vierjährige: 2,0, 1,4 *mm*;
fünfjährige: 1,5 *mm*.

Nach URSPRUNG's Angaben schwankt der Markdurchmesser im obersten Internodium der einjährigen Sprosse zwischen 1,1 und 2,8 *mm*. Alle diese Zahlen liegen innerhalb dieser Grenzen. Daraus ziehe ich den Schluss, dass der Markdurchmesser weder im zweiten, noch in den folgenden Jahren sich erweitert hat, sondern so geblieben ist, wie er im ersten Jahre ausgebildet wurde.

Auch die übrigen Internodien der Zweige verhalten sich gleich. Internodien, die ein enges Mark im ersten Jahre besitzen, behalten die gleiche Weite auch in den folgenden Jahren, genau wie die Internodien, die im ersten Jahre ein weites Mark besitzen. Die Messungen von Markdurchmessern einiger mehrjähriger Zweige zeigen das sofort, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht:

Zweijähriger Zweig:

Entfernung von der Triebgrenze	Zweigdicke	Markdurchmesser
cm	*mm*	*mm*
5	3,5	1,5
16	4	1,8
28	5	1,5
39	6,5	2,8
51	6,5	3,5
63	7	4,0
76	8	4,5
90	9	5
107	9	5,5
120	11	6,5

(Alle Internodien zeigen zwei Jahrringe.)

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

Dreijähriger Zweig:

Entfernung von der Triebgrenze	Zweigdicke	Markdurchmesser
cm	*mm*	*mm*
3	3,0	1,2
12	3,5	1,8
18,5	4	2,1
25	4,5	2,5
33	5,5	3,0
47	6,5	3,5
64	8,0	5,0
82	9,0	5,5

(Alle Holzkörper zeigen drei Jahrringe.)

Zweijähriger Zweig:

Entfernung von der Triebgrenze	Zweigdicke	Markdurchmesser	
cm	*mm*	*mm*	
3	2	1,2	einjährig
10	3,5	2	zweijährig
25	5	3	zweijährig
45	6	4	zweijährig
65	7	5	zweijährig
82	8	5	zweijährig

Vierjähriger Zweig aus der Baumkrone:

Zweigdicke	Markdurchmesser	
mm	*mm*	
3	1,2	einjährig
3,5	1,5	einjährig
4	2,0	einjährig
4	1,5	zweijährig
4	1,5	zweijährig
4	1,5	zweijährig
5	2	zweijährig
5,5	2	dreijährig
6	2	dreijährig
6	2,5	dreijährig
6,5	2,5	dreijährig
7	3,0	dreijährig
8	3	vierjährig
10	4	vierjährig
12	4,5	vierjährig

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

Im Gegensatz dazu lasse ich nun die Masse von einem einjährigen sehr kräftigen Triebe folgen, der an der gleichen Pflanze sich befand wie die anderen zitierten Äste.

Entfernung von der Sprossspitze	Zweigdicke	Markdurchmesser
cm	*mm*	*mm*
10	1,8	1,4
18	3	2
26	4	2,5
38	5,5	3,5
50	6,5	4,5
64	7	4,5
78	8	5
97	10,5	7,5
123	12	9
156	14	10
186	15,5	11

(Alle Internodien einjährig.)

Die Zahlen zeigen viel grössere Werte für die Markdurchmesser als ich bei allen anderen untersuchten Zweigen der gleichen Pflanze fand.

Die grössten Markdurchmesser findet man stets an den kräftigsten Wasserschossen, die durch starkes Zurückschneiden der Sträucher im Wachstum enorm begünstigt werden. An einjährigen Zweigen habe ich dort Markdurchmesser bis zu 12 *mm* gemessen; eine Zahl, die ich an mehrjährigen Zweigen nicht wieder finden konnte. Man braucht somit ein mehrjähriges Wachstum des Markes nicht anzunehmen, wie das URSPRUNG speziell für solche weite Markzylinder supponiert, denn man findet das an den betreffenden Zweigen schon im ersten Jahre.

Wenn nun durch diese Messungen wohl der Beweis zur Genüge erbracht ist, dass der Markzylinder von *Sambucus* nach dem ersten Jahre nicht mehr grösser wird, so ist damit zugleich auch gezeigt, dass der Holzkörper nicht nachträglich vom Mark aus sich erweitert, wie es URSPRUNG meint. Die Messungen, die URSPRUNG über die Weite der Gefässe, die Zahl der Holzzellen an der inneren Begrenzung des Holzkörpers und die Markzellen angestellt hat, beweisen gar nichts für das angenommene nachträgliche Wachstum. Wer je die Anlage des Holzkörpers bei unseren Laubhölzern untersucht hat, weiss, dass diese Grössen verschieden sind am einjährigen Zweige je nach Kräftigkeit des Triebes und aus dem Cambium in dieser verschiedenen Weite von Anfang an gebildet werden. Eine nachträgliche Vergrösserung der Weite der Gefässe, Libriformfasern oder Markzellen nach dem ersten Jahre findet nicht statt. Wenn

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

ich an den obersten Internodien bei Trieben gleicher Stärke in dem gleichen Jahrring, aber an verschieden alten Zweigen messe, so bekomme ich die gleichen Zahlen, sowohl bei den Gefässen, wie bei Libriformfasern und Markzellen. Ebenso zeigt sich, dass die Libriformfasern sich nicht verdickt haben.

Wenn man zweijährige Zweige untersucht, die infolge des Zurückschneidens anderer Partien der Pflanze im zweiten Jahre kräftige Seitentriebe bildeten, so kann man ein interessantes Verhältnis zwischen dem ersten und zweiten Jahrring konstatieren. Auf dem gleichen Querschnitt sind die Gefässe des zweiten Jahrringes weiter als im ersten Jahrring. Folgendes Beispiel möge dieses Verhältnis illustrieren:

Zweijähriger Zweig.

	Maximale Gefässweite	Maximaler Durchmesser der Libriformfasern in tangentialer Richtung
1. Oberstes Internodium; 1,5 *mm* Markdurchmesser:		
erster Jahrring	28 μ	18 μ
zweiter „	40 μ	22 μ
2. Sechstes Internodium; 7 *mm* Markdurchmesser:		
erster Jahrring	45 μ	23 μ
zweiter „	60 μ	26 μ

Auch diese Tatsache, die übrigens von anderen Pflanzen längst schon bekannt ist, zeigt nur, dass die Gefässe des ersten Jahrringes sich nicht erweitern konnten. Wären die Gefässe des ersten Jahrringes im zweiten Jahre noch erweiterungsfähig gewesen, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht gewachsen wären, um den Bedürfnissen des vermehrten Safttransportes sich anzupassen und so die Weite der Gefässe im zweiten Jahresringe erreicht hätten. Das ist aber nicht der Fall, sondern die Gefässe haben die Weite des ersten Jahres auch im zweiten beibehalten, denn sie zeigen die Weiten, die man ganz allgemein bei gleich starken Trieben und gleich gelegenen Internodien beobachtet, und stimmen darin auch mit den Angaben URSPRUNG's überein. Ich muss daraus schliessen, dass die Gefässe im Holzkörper von *Sambucus* sich nicht nachträglich erweitern, wie URSPRUNG meint. Seine Erwägungen über die Art und Weise des Zustandekommens des nachträglichen Gefässwachstums besitzen darum, solange der Vorgang nicht experimentell bewiesen ist, rein spekulativen Wert.

Noch ein anderer anatomischer Befund ist geeignet, auf das von

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

URSPRUNG angenommene nachträgliche Wachstum von Mark und Holz bei *Sambucus* einiges Licht zu werfen. An der Einfügungsstelle der Seitenzweige in die Hauptachsen, sofern sie mit der Jahrestriebgrenze zusammenfällt, verengt sich das Mark der ersteren auf 0,5 *mm* und noch darunter, während sowohl im Seitenzweig wie in der Hauptachse die verschiedenen Weiten des Markes bis zu 10 und 12 *mm* anzutreffen sind. Man kann nun diese Stelle untersuchen, wo man will, an mehrjährigen Zweigen, an dicken Stämmen oder an einjährigen Zweigen starker oder schwacher Natur, immer trifft man das gleiche Bild. An diesen Einfügungsstellen verengert sich das Mark auf die angegebene Weite und wächst somit nachträglich nicht in die Dicke, denn sonst müsste es auch an dieser Stelle weiter geworden sein.

Von E. JAHN[1]) ist dann weiter angegeben worden, dass bei der Einfügung des neuen Jahrestriebes an den vorhergehenden in der Knospenregion oft die alten Bündel der Knospenblätter zerrissen werden. Auch bei *Sambucus nigra* findet die Zerreissung dieser Bündel statt, wie ich mich überzeugen konnte. Die Zerreissung dieser Bündel trifft man regelmässig an der Einfügungsstelle von Seitentrieben, die aus Winterknospen hervorgegangen sind. Sie zeigt, dass die Gefässe dem Wachstum der Umgebung nicht folgen können, denn deswegen werden sie zerrissen.

Im Weiteren muss ich auf zwei Tatsachen hinweisen, die unvereinbar sind mit dem von URSPRUNG angenommenen mehrjährigen Dickenwachstum des Markes und des Holzkörpers. Die Markzellen sind bereits im einjährigen Zweige alle tot und lufthaltig; sogar die Parenchymzellen in der Umgebung von Ring- und Spiralgefässgruppen sind bereits im einjährigen Zweige abgestorben. Die ersten lebenden Zellen, die man vom Mark aus antrifft, sind die Markstrahlzellen und das Holzparenchym des sekundären Holzes. Nun soll dieses t o t e Mark noch sich auf das Zwei- bis Dreifache verdicken durch Vergrösserung und Teilung der Markzellen!?

Ebenso sind am Ende des ersten Jahres alle Poren in Mark, Libriform, Holzparenchym, Gefässen und Markstrahlen fertig gebildet. Wenn die Erweiterung des Markkörpers und des Holzringes nun nachher noch eintreten würde, so müssen entweder notwendigerweise die Poren sich vergrössern, oder dann gegenseitig sich verschieben. Keine der beiden Möglichkeiten tritt ein, sondern die Poren bleiben sich in den älteren Zweigen gleich, wie sie im ersten Jahre gebildet wurden. Auf eine weitere Erörterung solcher Verhältnisse kann ich darum ruhig verzichten.

---

1) E. JAHN, Holz und Mark an den Grenzen der Jahrestriebe. Botanisches Centralblatt 1894, S. 326.

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

Weil die Untersuchung zeigt, dass ein nachträgliches Dickenwachstum des Markes und des Holzkörpers im Sinne URSPRUNG's nicht eintritt, fällt damit auch sein Beweis für die Unrichtigkeit des von mir[1]) aufgestellten Satzes, dass Zellen mit verholzten Membranen sich nicht mehr vergrössern, dahin. Es bestätigt sich, dass auch hier die verholzten Membranen nicht mehr wachsen. Wegen Mangel an geeignetem Untersuchungsmaterial konnte ich die Verhältnisse bei *Tectona grandis* L. nicht nachprüfen. Ich sehe aber aus der URSPRUNG'schen Untersuchung nicht ein, dass hier die verholzten Membranen noch wachsen sollen, wie er aus seiner Untersuchung folgert.[2])

An den wachsenden einjährigen Sprossen von *Sambucus nigra* hat URSPRUNG die Dauer des primären Dickenwachstums nicht untersucht. Ich kann darum auf die eingehende Darlegung der Wachstumsverhältnisse des *Sambucus*-Sprosses um so eher verzichten, weil früher gelegentlich angestellte Untersuchungen nur den von URSPRUNG angeführten und nun bekämpften Satz aus dem FRANK-schen[3]) Lehrbuche bestätigen, dass nämlich „der Holzring hier solange nicht geschlossen wird als das primäre Dickenwachstum andauert."

Während der Periode des Längenwachstums des Sprosses sind die einzelnen Gefässbündel im Grundparenchym noch von einander getrennt. In dieser Periode erfolgt auch das primäre Dickenwachstum der Sprosse. Beim Abschluss des Längenwachstums beginnt das Cambium im Gefässbündel seine Tätigkeit; das primäre Dickenwachstum des Wachstums des Markes dauert etwas länger an, als das Längenwachstum des Sprosses, wenngleich hinzugefügt werden muss, nur kurze Zeit. Die ersten Gefässbündel werden noch etwas auseinander gedrängt und dann erst bilden sich die Cambiumbrücken zwischen den Gefässbündeln, die dort nun auch Holz erzeugen. Mit dem Schluss des Holzringes hört das primäre Dickenwachstum auf. Zu dieser Zeit sind die Markzellen noch turgeszent und besitzen unverholzte Membranen. Der Markdurchmesser erreicht in diesen Sprossen die definitiv beobachteten Grössen. KOLKWITZ,[4]) der solches turgeszentes *Sambucus*-Mark für anderweitige Zwecke verwendete, gibt auch an, dass Durchmesser bis zu 10 *mm* vorkommen. Später, nach Abschluss des Längenwachstums nimmt die Turgeszenz der Markzellen ab, ihre Membranen verholzen, der Protoplast stirbt ab, und die Zellen werden frühzeitig lufthaltig.

---

1) H. C. SCHELLENBERG, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. Jahrb. für wiss. Bot. 1895.

2) l. c. p. 491.

3) FRANK, Lehrbuch der Botanik, Bd. I, S. 376.

4) R. KOLKWITZ, Untersuchungen über Plasmolyse, Elastizität, Dehnung und Wachstum am lebenden Markgewebe. Inaug.-Diss., Berlin 1895.

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

Im Herbst ist das ganze Mark von *Sambucus* an den einjährigen Sprossen von oben bis unten lufthaltig, und seine Zellen sind tot.

Wenn ich die Resultate der Nachprüfung der Arbeit URSPRUNG's kurz zusammenfassen soll, so lautet das Ergebnis folgendermassen:

Bei *Sambucus nigra* wächst nach Anlage des geschlossenen Holzkörpers das Mark nicht mehr in die Dicke. Ein nachträgliches Wachstum der verholzten Membranen der Gefässe, Libriformfasern und Markzellen tritt nicht ein; ebenso keine Zellvermehrung. Alle von URSPRUNG in der Zusammenfassung seiner Resultate aufgestellten Sätze erweisen sich darum als unrichtig.

---

3. Peter Thomsen: Über das Vorkommen von Nitrobakterien im Meere.

Vorläufige Mitteilung aus dem botanischen Institut der Universität Kiel.

Eingegangen am 22. Januar 1907.

Durch die Arbeiten WINOGRADSKY's sind wir mit der Lebensweise der Nitrobakterien auf dem Festlande bekannt gemacht worden; dagegen fehlten bis jetzt eingehende Angaben über die Verbreitung und Morphologie von Nitrifikationserregern im Meere. Die einzigen Beobachtungen hierüber stammen von BRANDT, der in seiner Abhandlung[1]) „Über den Stoffwechsel im Meere" das Vorkommen nitrifizierender Bakterien in Schlickproben von verschiedenen Stellen der Kieler Föhrde nachweist. Es war zu beobachten, dass ammoniakhaltige Nährlösungen, die mit Schlickproben von Bellevue und Boje D beimpft waren, nach einiger Zeit auf Zusatz von Diphenylamin-Schwefelsäure Blaufärbung ergaben. Daher schien es von Wichtigkeit, auf Grund eingehender Beobachtungen die Verbreitung und die Morphologie jener nitrifizierenden Organismen im Meere festzustellen.

Aus diesem Grunde begann ich vor einem Jahre eine Untersuchung dieser Verhältnisse in verschiedenen Küstengebieten. Über die bisherigen Ergebnisse soll diese Mitteilung unterrichten. Die Untersuchungen beschränkten sich zunächst auf die Kieler Föhrde. Inzwischen erschien eine Abhandlung NATHANSOHN's „Über die Be-

1) Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Kiel. Neue Folge, Bd. 6, S. 73.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 25

Autor(en)/Author(s): Schellenberg Hans (K)Conrad

Artikel/Article: Über das primäre Dickenwachstum des Markes von Sambucus nigra L 8-16