

## Mitteilungen.

### 42. S. Kostytschew: Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme.

(Vorgelegt der russischen botan. Gesellschaft am 25. November 1918.)

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 10 Textfiguren.)

(Eingegangen am 6. Mai 1922. Vorgetragen in der Junisitzung 1922.)

In dieser kurzen Mitteilung will ich die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner ausgedehnten Untersuchungen über das Dickenwachstum der Dikotylen wiedergeben. Wegen Raummangels ist eine etwas aphoristische Darstellung leider nicht zu vermeiden; in der ausführlichen später erscheinenden Mitteilung sollen aber mehrere konkrete Tatsachen angegeben werden.

Die von SACHS<sup>1)</sup> und DE BARY<sup>2)</sup> zuerst präzisierte und von den meisten Lehrbüchern der Pflanzenanatomie angenommene<sup>3)</sup> Interpretation der „primären“ und „sekundären“ Stengelstruktur ist nach meinen Ergebnissen nicht haltbar. Abgesehen davon, daß durch die Tätigkeit des sog. „interfaszikularen“ Cambiums niemals ein kontinuierlicher Holz- und Bastring entstehen kann, findet eine Bildung von interfaszikularem Cambium überhaupt nur in Ausnahmefällen statt. Das bekannte SACHSsche Schema<sup>4)</sup> ist also durchaus nicht als eine allgemeine Regel anzusehen. Andererseits hat SANIO<sup>5)</sup> dargetan, daß in den Vegetations Scheiteln der 8 von ihm untersuchten Pflanzen nicht diskrete Procambiumbündel, sondern ein kontinuierlicher Procambiumring entsteht. Da aber von anderen Forschern eine Bildung von vereinzelt Procambiumbündeln im primären Meristem beschrieben worden war, so bleibt zu unter-

1) J. SACHS, Lehrbuch d. Botanik, 3. Auflage (1873).

2) A. DE BARY, Vergleich. Anatomie d. Vegetationsorgane (1877).

3) E. STRASBURGER, Das botanische Praktikum, 5. Auflage (1913); „Bonner Lehrbuch“, 12. Auflage (1913); PALLADIN, Pflanzenanatomie, 1. deutsche Auflage (1914); VAN TIEGHEM, Traité de botanique (1901); BONNIER et LECLEERC du SABLON, Cours de botanique (1901) u. a.

4) J. SACHS, Lehrb. d. Botan., 3. Auflage, S. 111 (1873); Vorles. über Pflanzenphys. S. 187 (1882).

5) C. SANIO, Botan. Zeitung, Bd. 21, S. 357 (1863).

suchen, inwieweit eine jede Art der Struktur des Procambiums verbreitet ist und die spätere Differenzierung der Dauergewebe beeinflusst. Die Ursachen der so verbreiteten unrichtigen Vorstellung von der Stengelstruktur der Dikotylen waren also: 1. Eine verfrühte Verallgemeinerung der an wenigen Pflanzen erhaltenen Resultate und 2. Eine unzureichende Beachtung der Entwicklungsgeschichte.

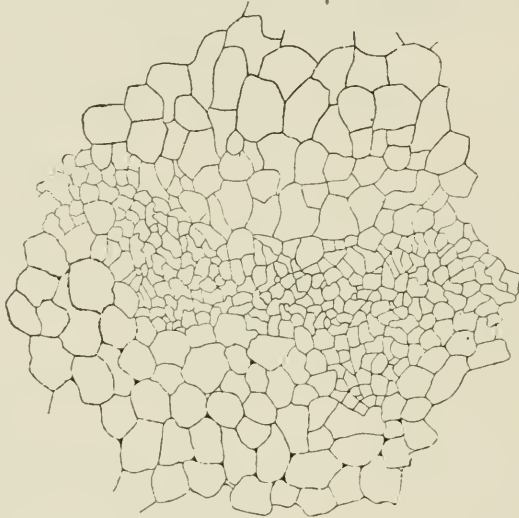


Fig. 1. *Quercus pedunculata*. Ein Teil des Procambiumringes. Querschnitt. ZEISS, Obj. D, Ok. 2.  $\frac{1}{2}$  der nat. Größe.

Die beiden soeben erwähnten Hauptfehler suchte ich dadurch zu vermeiden, daß ich hunderte von verschiedenen Pflanzenarten in verschiedenen Entwicklungsstadien durchmusterte. Dann habe ich 133 Pflanzen, die als besonders typisch erschienen, einem ausführlichen Studium unterworfen und die Entwicklungsgeschichte der Leitungsgewebe schrittweise verfolgt. Bei diesen Untersuchungen ist die Entfernung des plasmatischen Zellinhaltes durchaus notwendig: gerade die Nichtbeachtung dieser Maßregel war allem Anschein nach die Ursache der so oft vorgekommenen Verwechslung des SANIOSchen Procambiumringes mit dem viel später erscheinenden Reihencambium. Durch Behandeln mit JAVELLE-scher Lauge gelingt es meistens, den Zellinhalt vollkommen zu lösen; nur in seltenen Fällen war eine nachträgliche Bearbeitung

mit 20 %iger Natronlauge erforderlich. Es ergab sich, daß die Stengelgestaltung auf zweierlei Weise zustande kommt: Meistens entsteht im Urmeristem ein kontinuierlicher Procambiumring; viel seltener bilden sich diskrete Procambiumbündel<sup>1)</sup>. Die beiden Arten embryonaler Struktur sind für die spätere Ausbildung des Stengels unbedingt maßgebend: sind getrennte

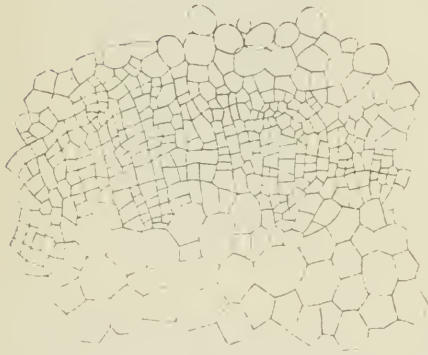


Fig. 2.

Fig. 2. *Knautia arcensis*. Bildung des Cambiumringes in Procambiumringe. ZEISS, D, 2.  $\frac{1}{2}$  der nat. Größe.

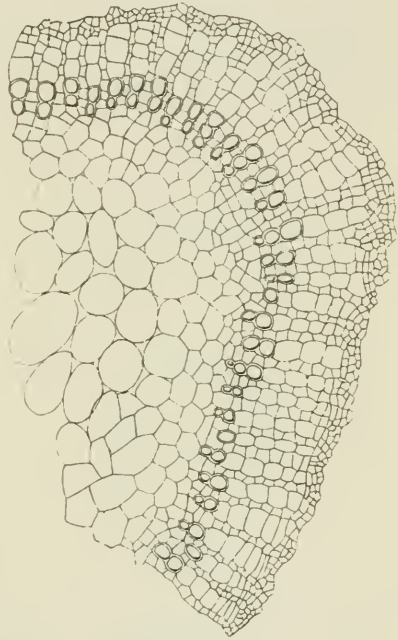


Fig. 3.

Fig. 3. *Galium mollugo*. Ein Teil des jungen Holz- und Bastringes im Querschnitt. ZEISS, AA, 5.  $\frac{2}{3}$  der nat. Größe.

Procambiumbündel vorhanden, so entsteht späterhin niemals ein kontinuierlicher Ring von Holz und Bast. Letzterer kann nur aus einem kontinuierlichen Procambiumring hervorgehen. Dieser verwandelt sich entweder direkt in einen dünnen Ring von Leitungs-  
geweben, oder er erzeugt einen Cambiumring. Eine spätere Anlegung

1) Durch Untersuchung verschiedener Serien von Mikrotomschnitten habe ich mich davon überzeugt, daß die Procambiumbündel von *Ranunculus*, *Anemone* und ähnlich gebauten Pflanzen nicht durch Zergliederung eines primär entstandenen Procambiumringes, sondern direkt im Urmeristem entstehen.

des Reihencambiums führt nicht zur Bildung eines kontinuierlichen Holz- und Bastringes! Das frühzeitig angelegte Reihencambium ist vom ursprünglichen Procambium nach der Orientierung der Zellwandungen leicht und sicher zu unterscheiden. Auf Fig. 1 ist ein Teil des Procambiumringes von *Quercus pedunculata* dargestellt. Die Zellen bilden hier ein regelloses Mosaik. Auf Fig. 2 ist das Reihencambium von *Knautia arvensis* abgebildet. Die Zellteilungen erfolgen nur in radialer Richtung. Der Cambiumring entstand noch vor der Differenzierung der ersten Siebröhren und Gefäße.

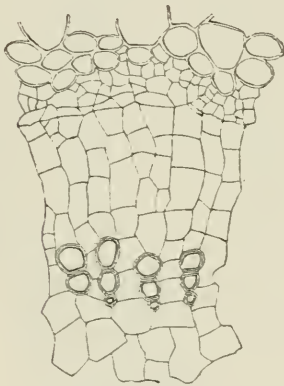


Fig 4.

Fig. 4. *Veronica chamaedrys*. Ein Teil des jungen Holz- und Bastringes im Querschnitt. ZEISS, D, 4.  $\frac{1}{2}$  der nat. Größe.

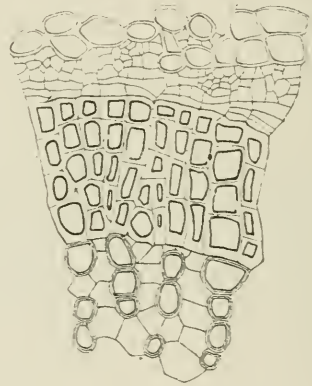


Fig. 5.

Fig. 5. *Veronica chamaedrys*. Derselbe Stengel.  $\frac{1}{2}$  mm unterhalb des vorstehenden Querschnittes, ZEISS, D, 4.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.

Sehr oft erzeugt das Cambium einen gleichmäßigen Holz- und Bastring ohne Blattspuren. Auf Fig. 3 sieht man nur die gleichmäßigen radialen Reihen der Holzelemente; von diesen haben sich bloß die primären Ring- und Spiralgefäße differenziert; sie bilden einen dünnen Kreis, der das Markparenchym umschließt. Von den „Gefäßbündeln“ ist keine Spur zu sehen. Es ist also ersichtlich, daß „primäre“ und „sekundäre“ Gewebe in Wahrheit gleichzeitig abgelagert werden.

Die nachfolgende Differenzierung wird durch Fig. 4, 5 und 6 veranschaulicht. Auf Fig. 4 ist dasselbe frühere Entwicklungsstadium abgebildet wie auf Fig. 3. Nur die „primären“ Gefäße haben sich differenziert; die „sekundären“ verbleiben noch im

embryonalen Zustände. Auf einem bestimmten Entwicklungsstadium findet plötzlich eine Ausgestaltung dieser schon längst abgelagerten Elemente statt, wie es Fig. 5 zeigt. Bildung und Gestaltung sind also bei „sekundären“ Geweben zwei scharf voneinander getrennte Vorgänge. Man beachte nämlich den Umstand, daß die Zahl der vom Reihencambium erzeugten Zellagen auf Fig. 4 und 5 eine und dieselbe ist. Das Leptom hat sich direkt aus dem Procambium, nicht aus dem Reihencambium differenziert. Fig. 6 zeigt die Geschwindigkeit der einmal in Gang

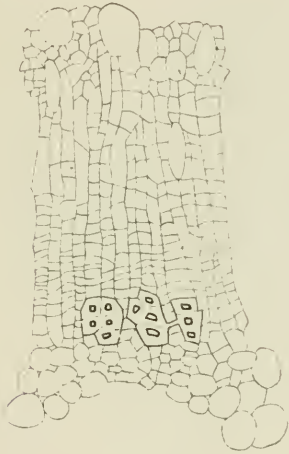


Fig. 6.

Fig. 6. *Tilia parvifolia*. Querschnitt aus dem jungen Holzringe zwischen den Blattspuren, ZEISS, D, 2.  $\frac{1}{2}$  der nat. Größe.



Fig. 7.

Fig. 7. *Campanula patula*. Schema des Querschnittes des inneren Teiles eines jungen Stengels. l = Leptom, c = Cambium, h = Holz, m = Markparenchym.

gesetzten Differenzierung des „sekundären“ Holzes. Zwischen vollendeten Holzfasern und embryonalen Elementen sind keine Übergangsstufen zu verzeichnen. Dieses Verhalten der Holzelemente ist eine ganz allgemeine Gesetzmäßigkeit der Gewebedifferenzierung.

Dikotylen ohne Blattspuren sind sehr zahlreich; es gehören dazu etwa 30 % der von mir untersuchten Pflanzen! Andererseits ist auch die Bildung von Blattspuren im Procambiumringe von der Bildung der separaten Gefäßbündel scharf zu unterscheiden. Diese sind als konstante morphologische Elemente aufzufassen; die schnellere Differenzierung von einzelnen Partien des Procambiumringes ist dagegen eine Folge der physiologischen Korrelation



zwischen Blatt- und Stengelentwicklung, wie es bereits früher von JOST<sup>1)</sup> richtig dargestellt worden war. Ich habe gefunden, daß Blattspuren nur dann zum Vorschein kommen, wenn die Entwicklung des Blattes diejenige des entsprechenden Stengelteils überholt. Auf diese Weise trifft man einzelne Exemplare von *Galium*, *Quercus* und anderen ähnlich gebauten Pflanzen je nach den ökologischen Verhältnissen sowohl mit als ohne Blattspuren. Wichtig ist dagegen sowohl die frühzeitige Bildung des Cambium-

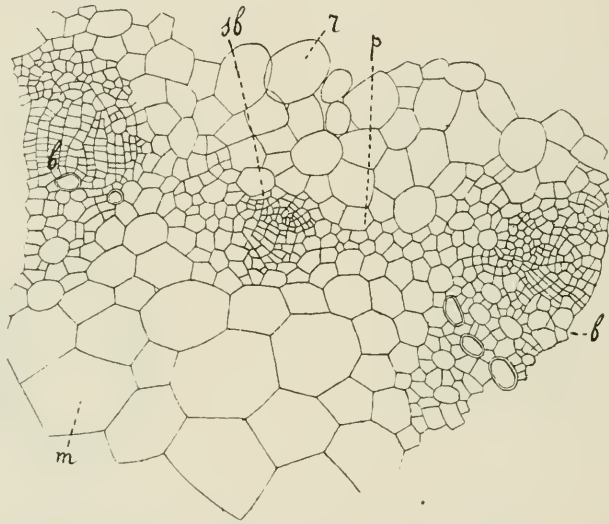


Fig. 8. *Anthriscus silvestris*. Ein Teil des Procambiumringes im Querschnitt. In der Mitte die Anlage eines stammeigenen Bündels; rechts und links Anlagen der Blattspuren. ZEISS, D, 2.  $\frac{2}{3}$  der nat. Größe.

ringes, als die Art und Weise der Differenzierung der sog. „sekundären“ Elemente.

Daß kollaterale Gefäßbündel für Dikotylen durchaus nicht charakteristisch sind, ist ebenfalls ersichtlich aus solchen Typen, wo ein kontinuierlicher Bastring entsteht und nur die Holzelemente in diskreten Streifen verteilt sind, oder umgekehrt. Vgl. dazu Fig. 7 (Schema). Bei weiterer Entwicklung werden freilich auch die Holzstreifen miteinander verschmelzen.

Die Verwechslung der Blattspuren im Procambiumringe mit den eigentlichen Gefäßbündeln gab Veranlassung zu vielen schwer-

1) L. JOST, Botan. Zeit., Bd. 49, S. 485 (1891) und Bd. 51, S. 89 (1893).

wiegenden Irrtümern. Ich will hier nur darauf hinweisen, daß die zwischen Blattspuren befindlichen dünneren Partien des Procambiumringes ohne gebührende Beachtung der Richtung der Zellteilungen und des Entwicklungsstadiums als „interfaszikulares Cambium“ bezeichnet wurden. Es ist z. B. die Ansicht verbreitet, daß bei Labiaten und Umbelliferen im interfaszikularen Cambium sekundäre stammeigene Gefäßbündel entstehen. Dies ist ein

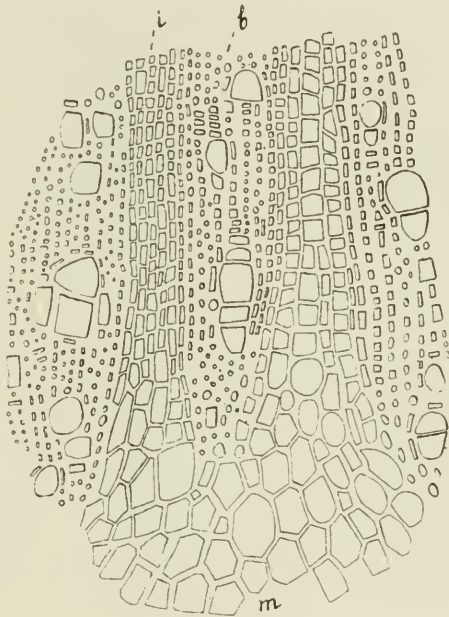


Fig. 9. *Cirsium arvense*. Ein Teil des Querschnittes von Blattspuren und dazwischen liegendem Parenchym, welches vom interfaszikularen Cambium abgeschieden worden war. Alter Stengel, ZEISS, AA, 5.  $\frac{2}{3}$  d. nat. Größe.

grober Irrtum: Die genannten stammeigenen Bündel werden gleichzeitig mit den Blattspuren im Procambiumringe angelegt, wie es z. B. Fig. 8 deutlich zeigt; durch die befördernde Einwirkung der Blätter wird aber die nachfolgende Entwicklung der Blattspuren stark angeregt, während diejenige der stammeigenen Bündel zurückbleibt.

Bei vielen Umbelliferen, Compositen, Cruciferen, Rosaceen und anderen Pflanzen verwandeln sich die einzelnen Teile des Procambiumringes in mechanisches Gewebe, während andere sich zu Leitungsgeweben differenzieren. In diesem Falle

ist also das Leitungsgewebe gegen das Fasergewebe räumlich abgegrenzt.

Pflanzen mit interfaszikularem Cambium sind nicht zahlreich. In diese Gruppe gehören etwa 3 % der von mir untersuchten Arten. Das interfaszikulare Cambium entsteht erst nach der Differenzierung der Gewebe in Blattspuren; die Zwischenräume haben sich inzwischen infolge Verzögerung der Zellteilungen in ein parenchy-

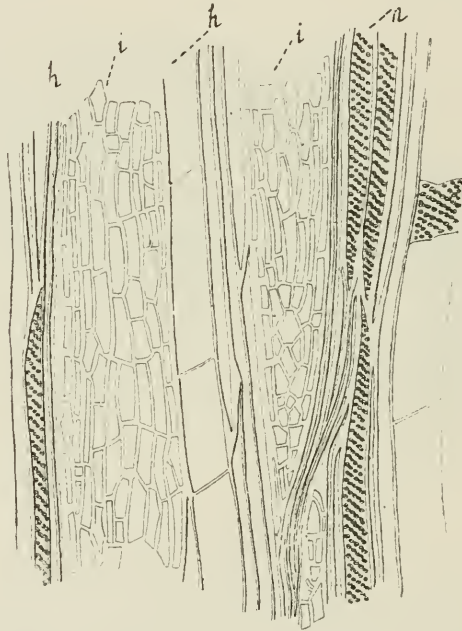


Fig. 10. *Cirsium arvense*. Längsschnitt von Fig. 9. ZEISS, AA, 5.  $\frac{2}{3}$  der nat. Größe.

matisches Gewebe verwandelt. Das aus Parenchym entstandene interfaszikulare Cambium erzeugt nichts anderes als ebenfalls Parenchym, wie es Fig. 9 und Fig. 10 (Längsschnitt) deutlich zeigen. Die Blattspuren bleiben also vereinzelt, bekommen eine länglich-ovale Form, und ein kontinuierlicher Holz- und Bast-ring entsteht gar nicht. Es ist durchaus nicht statthaft, das vom interfaszikularen Cambium reihenweise abgelagerte Parenchym mit den primären Markstrahlen eines kontinuierlichen Holz- und Bast-ringes zu identifizieren! Auch das quantitative Verhältnis von Parenchym und Leitungsgewebe ist in Pflanzen mit interfasziku-



larem Cambium ein derartiges, daß von einem „Holzzylinder“ nicht die Rede sein kann. Besonders instruktiv ist der Längsschnitt. Im Holz der Bäume sind Markstrahlen niedrige Parenchymstreifen; bei Pflanzen mit interfaszikularem Cambium sind dagegen Zwischenräume zwischen Blattspuren nur durch dünne Anastomosen der Blattspuren unterbrochen.

Bei Pflanzen, die keinen Procambiumring, sondern nur diskrete Procambiumbündel erzeugen, verwandeln sich in der Folge die Procambiumbündel in vereinzelte Gefäßbündel. Diese haben eine für jede Pflanzenart charakteristische Form und sind konstante Gebilde. Ein kontinuierlicher Holz- und Bastring entsteht bei diesen Pflanzen nicht; auch eine Anlegung des interfaszikularen Cambiums findet nicht statt. Die Gefäßbündel bilden auf dem Längsschnitt ein regelmäßiges Netz, während die Blattspuren (s. o.) aus verschiedenen Vegetationsperioden miteinander oft gar nicht kommunizieren, wie es schon längst RAIMANN<sup>1)</sup> hervorgehoben hat.

#### Zusammenfassung der wichtigsten Resultate:

1. Nur die Verteilung des Procambiums ist für die Stengelgestaltung bei Dikotylen maßgebend. Ein kontinuierlicher Procambiumring verwandelt sich in einen Holz- und Bastring; diskrete Procambiumbündel bilden sich zu Gefäßbündeln aus.

2. Nur ein frühzeitig angelegter Cambiumring erzeugt Holz und Bast; das bei wenigen Pflanzen erscheinende interfaszikulare Cambium erzeugt nur Parenchymgewebe, welches mit dem Markstrahlenparenchym eines kontinuierlichen Holzzylinders gar nicht identisch ist.

3. Die Blattspuren im jungen Holz- und Bastringe sind von den echten Gefäßbündeln scharf zu unterscheiden. Diese sind selbstständige morphologische Elemente, jene aber bloß Resultate einer Korrelation zwischen Blatt- und Stengelentwicklung.

4. Die Procambiumstreifen zwischen sich eben ausbildenden Blattspuren wurden oft mit dem interfaszikularen Cambium verwechselt, wodurch schwerwiegende Irrtümer entstanden.

---

1) RAIMANN, Sitzungsber. Wien. Akad. Mat.-Naturw. Klasse, Bd. 98. S. 45 (1889).

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Kostytschew S.

Artikel/Article: [Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme.  
297-305](#)