18. G. Haberlandt: Ueber das Markstrahlmeristem von Cytisus Laburnum.

(Mit Tafel VII.)

Eingegangen am 23. April 1886.

Im XI. Abschnitt meiner "Physiologischen Pflanzenanatomie" (p. 363) habe ich in Kürze mitgetheilt, dass bei verschiedenen Holzgewächsen (Quercus pedunculata, Fagus silvatica, Prunus Cerasus und besonders deutlich bei Cytisus Laburnum) die Markstrahlinitialen mit Eintritt der Vegetationsruhe fast ausnahmslos ihren meristematischen Charakter aufgeben und zu typischen Markstrahlzellen werden. Im Frühjahre würden sodann durch Theilung der innersten Zellen des Rindenstrahles neue Markstrahlinitialen gebildet, die man hiernach als Folgemeristem zu betrachten hätte. Die Erklärung für diesen Funktionswechsel der Markstrahlinitialen suchte ich in dem Umstande, dass diese letzteren im Frühjahre und im Herbste der Stoffleitung in sehr ausgiebigem Maasse dienstbar gemacht werden.

Vor Kurzem erschien nun in diesen Berichten ein Aufsatz von A. Wieler¹), in welchem die von mir gemachten Angaben über diesen Gegenstand in Frage gestellt werden, und zwar sowohl betreffs der thatsächlichen Verhältnisse, als auch im Hinblick auf ihre theoretische Verwerthung. Ich wurde hierdurch zu einer Nachuntersuchung veranlasst, bei welcher ich jedoch blos Cytisus Laburnum berücksichtigte. Von diesem Strauche stand mir nämlich noch dasselbe Alkoholmaterial, ein 12- und ein 8-jähriger Ast zur Verfügung, welches ich seinerzeit untersucht hatte. Uebrigens hat auch Wieler blos über diese Spezies nähere Angaben mitgetheilt.

Zunächst muss ich der Behauptung Wieler's entgegentreten, dass ich gesagt hätte, die jeweilige Markstrahlinitiale verwandle sich mit Eintritt der Vegetationsruhe in eine Holzmarkstrahlzelle. Bei Besprechung der von mir l. c. p. 355 mitgetheilten Abbildung weist Wieler darauf hin, dass der mittelste Zug des Markstrahles die Grenzlinie des Holzkörpers um eine ganze Zelle überragt. "Aus diesem Befunde scheint Haberlandt zu entnehmen, dass die letzte Holzmarkstrahlzelle die Initialzelle des Markstrahles gewesen ist." Einige Zeilen

¹⁾ Ist das Markstrahlencambium ein Folgemeristem? Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886, p. 73 ff.

weiter unten heisst es jedoch bereits: "Die von Haberlandt bei Cytisus als verholzte Initialzelle angenommene Zelle ist nicht die Initialzelle, sondern eine richtige Holzmarkstrahlzelle." Auch auf p. 74 polemisirt der Verfasser an zwei Stellen gegen die mir zugeschriebene Annahme, dass die Markstrahlinitiale zu einer Holzmarkstrahlzelle wird. Etwas derartiges habe ich aber, wie gesagt, nicht behauptet, sondern blos angegeben, dass die Markstrahlinitialen zu "typischen Markstrahlzellen" werden. Dass ich darunter Rinden- und nicht Holzmarkstrahlzellen verstanden habe, geht wenigstens indirekt aus der darauf folgenden Angabe hervor, dass die neuen Markstrahlinitialen "durch Theilung der innersten Zellen des Rindenstrahles entstehen." Uebrigens gebe ich zu, dass ich mich präciser hätte ausdrücken können, so dass ein solches Missverständniss nicht möglich gewesen wäre. Unvermeidlich war es aber gewiss nicht.

Was nun Wieler's eigene Untersuchungen anlangt, so kann ich den für Cytisus Laburnum und eine Reihe anderer Holzgewächse versuchten Nachweis, dass das "Markstrahlencambium" auch während der Winterruhe erhalten bleibt und deutlich zu erkennen ist, keineswegs als gelungen bezeichnen. Denn die geringere radiale Streckung, sowie die Lagerung der betreffenden Zellen sind keine ausreichenden Gründe, um die in Frage stehenden Elemente als meristematische Initialzellen zu charakterisiren. Andere Argumente bringt aber Wieler nicht bei. Gerade diejenigen anatomischen Merkmale, auf welche es hier in erster Linie ankommt, nämlich die Wandbeschaffenheit und den Zellinhalt, lässt Wieler vollkommen unberücksichtigt. Die mitgetheilte Abbildung (Fig. 1), welche für den vorliegenden Zweck doch gar zu schematisch gehalten ist (nicht einmal die Tüpfel sind angedeutet), beweist nichts, denn mit demselben Rechte, mit welchem von Wieler die betreffende Zellreihe als Markstrahlcambium angesprochen wird, kann dieselbe auch als die innerste Lage des Rindenmarkstrahls gedeutet werden.1)

Ich gehe nun zur Besprechung meiner eigenen Beobachtungen über.

Die Holzmarkstrahlen von Cytisus Laburnum ragen während der Winterruhe über den Holzkörper theils zinnenartig, theils in Form von Wellenbergen vor. Die äussersten jüngsten Zellen derselben sind gewöhnlich in jeder Hinsicht schon vollkommen ausgebildet, so dass betreffs ihrer Deutung nicht der geringste Zweifel obwalten kann (Fig. 1).

¹⁾ Dasselbe gilt auch für die von Wieler citirte Abbildung eines Querschnittes durch die Rinde von Fagus silvatica, welche Tschirch in Pringsheim's Jahrbüchern, 16. Bd., Taf IX, Fig. 16 mitgetheilt hat. Dass zwischen dem Sklerenchympfropf und dem Holzmarkstrahl eine Meristemzone vorhanden ist, lässt sich aus dieser Abbildung, die ja ganz andere Dinge verdeutlichen soll, gewiss nicht entnehmen.

Hierdurch unterscheiden sich also die in der vorigen Vegetationsperiode zuletzt gebildeten Holzmarkstrahlzellen von den übrigen Elementen des Jungholzes, welche, wie schon de Bary¹) hervorhebt und Wieler bestätigt, in noch unausgebildetem Zustande, von den eigentlichen Cambiumzellen nur schwer unterscheidbar, in die Vegetationsruhe eintreten. Diese vollständige Ausbildung auch der jüngsten Holzmarkstrahlzellen dürfte wohl gleichfalls als eine Anpassung an die im Spätherbst und Frühjahr gesteigerten Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen zu deuten sein.

Es handelt sich jetzt um die Auffassung der an die jüngsten Holzmarkstrahlzellen angrenzenden Elemente des Markstrahles.²) Sind die selben meristematische Initialzellen oder nicht?

Was die Form dieser, von Wieler als "Markstrahlcambium" gedeuteten Elemente betrifft, so sind dieselben gewöhnlich in radialer Richtung mehr oder minder gestreckt (Fig. 1). Bei breiteren Markstrahlen gilt dies namentlich für die mittleren Zellenzüge. Allerdings kommt es sehr häufig vor, dass der tangentiale Durchmesser der grössere ist (Fig. 3), doch kann dies auch an den letztgebildeten Rinden- und Holzmarkstrahlzellen nicht selten beobachtet werden. Irgend eine Bedeutung kommt demnach diesen wechselnden Dimensionsverhältnissen bei der Entscheidung in dieser Frage nicht zu.

Gehen wir nun zur Beschaffenheit der Zellwände über, so ist zunächst zu bemerken, dass die radialen Wandungen der in Rede stehenden Zellen ebenso stark verdickt und in gleicher Weise getüpfelt sind, wie die ihre Fortsetzung bildenden radialen Wände des Rindenmarkstrahls. Bekanntlich sind auch bei den typischen Cambiumzellen des Verdickungsringes die radialen Wände zur Zeit der Winterruhe beträchtlich verdickt und mit rundlichen Tüpfeln versehen, so dass aus dem Verhalten der eben genannten Wände nichts weiter zu folgern ist. Allein auch die ober- und unterseitigen (horizontalen) Wände der fraglichen Zellen sind, wie man an radialen Längsschnitten sehen kann (Fig. 2), in gleicher Weise verdickt und getüpfelt. Was endlich die tangentialen Wände betrifft, deren Verhalten am wichtigsten ist, so sind dieselben an der Grenze des Holzmarkstrahles bereits in der für letzteren charakteristischen Weise ausgebildet, während sie auf der Seite des Rindenstrahles gewöhnlich in gleicher Weise verdickt und reichlich mit runden Tüpfeln versehen sind, wie die gleichnamigen Wände des Rindenmarkstrahles (Fig 1, 2 und 3). Hierdurch unterscheiden sie sich von den tangentialen Wänden der prosenchymatischen Cambiumzellen, die auch im Winter glatt und relativ dünn sind. Allerdings findet man auf der Rindenstrahlseite die eben erwähnten Wände nicht

¹⁾ Vgl. Anatomie, p. 482.

²⁾ In den Figuren (1, 2 und 3) sind dieselben mit einem x bezeichnet.

selten nur sehr schwach verdickt und höchstens andeutungsweise getüpfelt, allein in der hier zu erörternden Frage kommt es nicht auf die Uebergangsformen an, sondern in erster Linie auf die ausgesprochenen, typischen Fälle. Für die se gilt demnach der Satz, dass die früheren (meristematischen) Markstrahlinitialen während der Winterruhe ringsum verdickte, mit Tüpfeln versehene Wände besitzen.

Auch bezüglich des Zellinhaltes gleichen die eben genannten Zellen vollständig den Elementen des Rindenstrahles. Während die jüngsten Zellen des Holzmarkstrahles gewöhnlich reich an Stärke sind, enthalten die früheren Initialzellen sowie die letztjährigen Zellen des Rindenstrahles nur sehr spärliche, winzige Stärkekörnchen, welche in kleinen, blassen Chlorophyllkörnern eingeschlossen sind.1) Erst in den äusseren, älteren Theilen des Rindenstrahles tritt die Stärke allmälig reichlicher auf. Bemerkenswerth ist auch das Verhalten der Zellkerne. In dem bereits in voller Thätigkeit befindlichem Markstrahlmeristem (Mitte April) sind die Zellkerne etwas grösser und, wie Tinktionsversuche mit Pikrocarmin lehrten, entschieden reicher an tingirbarer Substanz, als die Kerne des vollkommen ausgebildeten Rindenstrahles. Während der Winterruhe dagegen sind die Kerne der früheren Markstrahlinitialen von gleicher Grösse, wie jene des Rindenstrahles und werden durch Pikrocarmin kaum stärker tingirt. Auch in Bezug auf die Form der Kerne, welche kugelig oder ellipsoidisch ist, sowie auf das Vorhandensein eines relativ ziemlich grossen Kernkörperchens, herrscht vollkommene Uebereinstimmung.

Fassen wir das bisher Vorgebrachte zusammen, so lässt sich der Satz aussprechen, dass die meristematischen Markstrahlinitialen von Cytisus Laburnum — in den typischen Fällen wenigstens²) — bei Eintritt der Winterruhe einen Funtionswechsel eingehen, wobei sie sämmtliche Eigenschaften typischer Rindenstrahlzellen annehmen. Natürlich lässt sich dies nur betreffs der direkt konstatirbaren Merkmale erweisen. Doch ist es mehr als wahrscheinlich, dass sich diese Uebereinstimmung auch auf jene spezifischen Eigenschaften des Plasmakörpers erstreckt, durch welche eben die Markstrahlzellen als Elemente des Leitparenchyms gekennzeichnet werden.

Es ist hier die passendste Stelle, auf die theoretischen Einwände zu erwidern, welche Wieler gegen die von mir aufgestellte physiologische Erklärung der besprochenen Thatsache vorgebracht hat. Wieler weist darauf hin, "dass die meristematische Natur der Initialzelle kein

¹⁾ Wie ich mir gelegentlich der ersten Untersuchung notirt habe.

²⁾ Bereits in meiner ersten Mittheilung habe ich angedeutet, dass auch Ausnahmen vorkommen, indem einzelne Initialen in mehr oder minder meristematischem Zustande überwintern.

Hinderniss für eine lebhafte Stoffleitung ist," und glaubt annehmen zu dürfen, "dass eine meristematische Zelle, deren ganze Wandfläche der Diffusion freisteht, besser leitet, als eine solche mit stark verdickten und verholzten Wänden, die den Austausch nur durch die Poren ermöglichen." Betreffs des ersten Satzes wäre zu bemerken, dass auch im anatomischen Bau der Organismen das Gute nicht der Feind des Besseren sein kann, und dass eine ausgebildete Leitparenchymzelle jedenfalls noch besser zu leiten im Stande ist, als eine Meristemzelle. Was den zweiten Einwand betrifft, so wiegt er gleichfalls nicht sehr schwer. Woher weiss denn der Verfasser, dass durch die dünne Wand einer Meristemzelle die betreffenden Stoffe rascher diosmiren, als durch die Schliesshäute der Tüpfel einer Markstrahlzelle? Die verschieden grosse Flächenausdehnung ist doch nur eines der hier in Betracht zu ziehenden Momente. Ueberdies kommt es ja bei der Stoffleitung nicht blos auf die Wandbeschaffenheit an, sondern eben so sehr auf gewisse specifische Eigenschaften des Plasmakörpers der leitenden Zellen.

Am Schlusse dieser Mittheilung möchte ich noch mit einigen Worten die Zelltheilungsvorgänge besprechen, welche sich im Frühjahre nach Wiederbeginn des Dickenwachsthums in den zu Rindenmarkstrahlzellen gewordenen Initialen einstellen.

De Bary¹) hat es bereits als wahrscheinlich bezeichnet und Krabbe²) für eine Reihe von Holzgewächsen bestimmt nachgewiesen, dass im Markstrahlmeristem von den beiden Tochterzellen jeder Initiale die eine zur neuen Initialzelle, die andere dagegen ohne vorherige Theilungen direkt zu einer Dauerzelle und zwar je nach der Lage zu einer Rinden- oder Holzmarkstrahlzelle wird. Nach diesem allgemeinen Schema finden auch die Zelltheilungen im Markstrahlmeristem von Cytisus Laburnum statt. Nach Wiederbeginn des Dickenwachsthums streckt sich zunächst die innerste Rindenstrahlzelle, d. i. die frühere Initiale, wobei sich ihre radialen Längswände in der holzwärts gelegenen Hälfte der Zelle wieder verdünnen. Die Querwände bleiben beiderseits unverändert. Nach eingetretener Quertheilung³) wird die nach innen gelegene Tochterzelle zu einer neuen Holzmarkstrahlzelle (Fig. 4h); die nach aussen gelegene theilt sich nach einiger Zeit wieder und während die eine der beiden Enkelzellen zum Rindenstrahle gefügt wird, erscheint nun die andere, welche zwischen den beiden neugebildeten Markstrahlzellen gelegen ist, als neue Initiale (Fig. 4i). Dieselbe wird also aus der innersten Rindenstrahlzelle gewissermassen herausgeschnitten. An das derart entstandene Markstrahl-

¹⁾ Vgl. Anatomie, p. 478.

²⁾ Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes etc. Abhandl. d. Akademie d. Wissensch. zu Berlin, 1884, p. 35 ff.

³⁾ Ausnahmsweise erfolgte dieselbe bereits am Ende der letzten Vegetationsperiode, im Spätherbst.

Folgemeristem schliesst sich beiderseits unmittelbar das Cambium an, so dass der ganze Verdickungsring einen vollkommen kontinuirlichen Verlauf zeigt.

Von dem soeben geschilderten, typischen Zelltheilungsmodus giebt es mancherlei Abweichungen. Am häufigsten ist jene, welche sich einstellt, wenn in nächster Nachbarschaft des Markstrahles ein grosses Gefäss entsteht (Fig. 5). Durch letzteres wird der Verdickungsring nach aussen gedrängt und die neue Markstrahlinitiale muss in grösserer Entfernung von der Herbstgrenze des Holzkörpers angelegt werden, als sonst. Nach der ersten neuen Holzmarkstrahlzelle (h₁) wird hier noch eine zweite abgeschieden (h₂) und erst beim dritten Theilungsschritte kommt es zur Bildung einer neuen Initiale.

Diese Auffassung der geschilderten Theilungsvergänge ergiebt sich nothwendig aus der vom anatomisch-physiologischen Standpunkt aus vollkommen berechtigten Annahme, dass die Initiale des Vorjahres vor Eintritt der Vegetationsruhe zu einer Rindenmarkstrahlzelle geworden ist. In diesem Funktionswechsel liegt also der Kern des Ganzen und nicht, wie Wieler annimmt, in der Frage ob das bei Wiederbeginn des Dickenwachsthums in Funktion tretende, Markstrahlencambium" ein Folgemeristem ist oder nicht. Wenn man die anatomisch-physiologische Seite des Gegenstandes unberücksichtigt lässt, und sich auf den rein entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt stellt, so hat man selbstverständlich die geschilderten Vorgänge in anderer Weise zu charakterisiren, als dies im vorstehenden geschehen ist. Der Annahme einer zeitlichen Kontinuität der Markstrahlinitialen liegt dann nichts im Wege: Zu Beginn des Frühjahrs setzen die Markstrahlinitialen, welche mit Eintritt der Winterruhe gewisse anatomische Veränderungen erfahren haben, ihre Thätigkeit fort, indem sie zunächst 1-2 Holzmarkstrahlzellen und dann eine Rindenstrahlzelle abscheiden. Freilich würde man dieser Auffassung mit Recht vorwerfen dürfen, dass sie zu einseitig sei, indem sie über jene anatomischen Veränderungen ohne weiteres hinweggehe. — So kommt es bei der ganzen Frage in erster Linie auf den Standpunkt an, von welchem aus man die einzelnen Thatsachen überblickt, - ein Umstand, den sich Wieler allerdings nicht klar gemacht hat.

Was die weitere Thätigkeit der Markstrahlinitialen betrifft, so werden von denselben natürlich weit mehr Holz- als Rindenmarkstrahlzellen gebildet. In einem einjährigen Zweige bestanden die Zellreihen eines Rindenmarkstrahles aus 4-5 (gewöhnlich aus 5), die eines Holzmarkstrahles aus 19-21 Zellen.¹) Durchschnittlich wurde daher nach je 4 Holzmarkstrahlzellen eine Rindenstrahlzelle abgeschieden. In älteren Zweigen ist der jährliche Zuwachs weitaus geringer. So bestanden die

¹⁾ Die angeführten Zahlen beziehen sich natürlich auf sog. grosse Markstrahlen.

Zellreihen der Holzmarkstrahlen im letzten Jahresringe des untersuchten 8jährigen Astes aus 7-9, am häufigsten aus 8 Zellen. einem bis zur primären Rinde reichenden Rindenmarkstrahle setzten sich die einzelnen Reihen aus 18-19 Zellen zusammen (ausschliesslich der früheren Initiale). Zieht man davon die 4-5 Rindenstrahlzellen des ersten Jahres ab, so vertheilen sich die übrigen 14 Zellen auf 7 Jahre; es wurden mithin in jeder Vegetationsperiode blos 2 Rindenstrahlzellen seitens der betreffenden Initiale abgeschieden. Diesen stehen durchschnittlich 8 Holzmarkstrahlzellen gegenüber, so dass das bereits für den einjährigen Zweig konstatirte Verhältniss von 1:4 auch hier zur Geltung gelangt ist. Veranschlagt man die Vegetationsperiode von Mitte März bis Ende September auf rund 200 Tage, so verstrichen von einer Theilung bis zur anderen durchschnittlich 20 Tage. Natürlich werden die Theilungen im Frühjahr und Sommer einander rascher folgen. Bei den heurigen Witterungsverhältnissen waren in der zweiten Aprilhälfte zumeist schon drei Theilungen vor sich gegangen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch einen 8-jährigen Ast von Cytisus Laburnum während der Winterruhe. Die mit einem × bezeichnete Zelle ist, gleichwie ihre Nachbarinnen zur rechten Seite, die zu einer Rindenmarkstrahlzelle gewordene Initiale. In die unmittelbar (rechts) angrenzende Zelle sind die Tüpfel einer Horizontalwand eingetragen. V. 400.

2. Theil eines radialen Längsschnittes durch denselben Ast. Bedeutung der \times wie oben. c das Cambium. Rechts davon die an die unterste Zellreihe

des Markstrahls grenzenden Enden von Libriformfasern. V. 400.

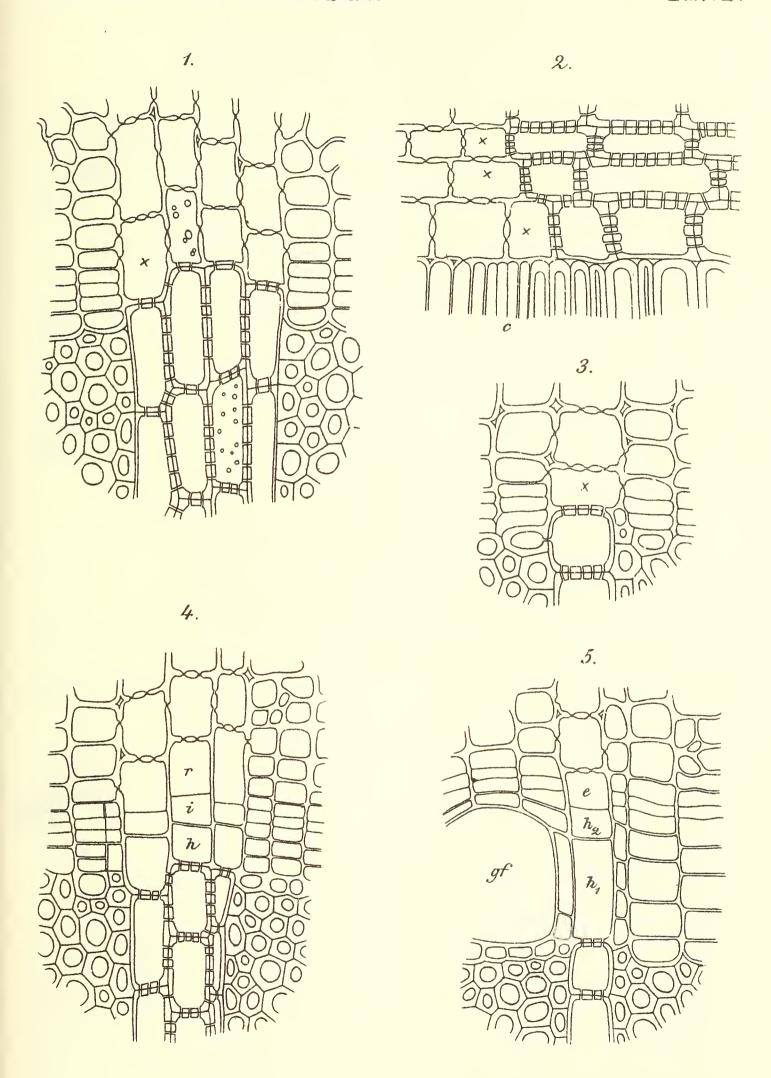
3. Theil eines Querschnittes durch denselben Ast mit einem einreihigen Markstrahl. V. 570.

4. Theil eines Querschnittes durch einen 2-jährigen Ast nach Wiederbeginn des Dickenwachsthums (Mitte April); h neugebildete Holzmarkstrahlzelle, r junge Rindenmarkstrahlzelle, i neue Markstrahlinitiale. V. 450.

5. Theil eines Querschnittes durch denselben Ast mit einreihigem Markstrahl; gf junges Gefäss, h₁ und h₂ die neugebildeten Holzmarkstrahlzellen. Die neue Initiale wird erst durch Theilung der Enkelzelle e gebildet. Vom rein entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus repräsentirt letztere bereits die Initiale. V. 460.

Berichte d. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. IV.

Taf. VII.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: <u>Ueber das Markstrahlmeristem von Cytisus Laburnum. 144-</u>

<u>150</u>