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

30. A. Wieler: Ueber den Funktionswechsel der Markstrahlinitiale bei Holzgewächsen.

Eingegangen am 13. Juli 1886.

Aus Haberlandt's[1]) Veröffentlichung in diesen Berichten ersehe ich, dass ich in meiner Mittheilung[2]): „Ist das Markstrahlcambium ein Folgemeristem?“ die betreffende Stelle aus des Verfassers „Physiologischen Pflanzenanatomie“ ganz falsch aufgefasst habe. Aus derselben hatte ich nämlich herausgelesen, dass die Markstrahlinitiale während der Ruheperiode zur Holzmarkstrahlzelle würde, während Haberlandt Rindenmarkstrahlzelle gemeint hatte. Da nun Verfasser, wenngleich er zugiebt, er hätte sich präciser ausdrücken können, mir den Vorwurf macht, dies Missverständniss sei gewiss nicht unvermeidlich gewesen, so sehe ich mich gezwungen, das Folgende anzuführen, um zu zeigen, dass man aus der betreffenden Stelle nur meine Auffassung schöpfen konnte. Diese Stelle lautet im Original[3]): „Zur Zeit der lebhaftesten Stoffwanderung, im Frühjahr und im Herbste, werden die meristematischen Markstrahl-Initialen natürlich von einem starken Strom der in Translocation begriffenen Kohlehydrate durchquert und so in sehr intensiver Weise der Stoffleitung dienstbar gemacht. Bei verschiedenen Hölzern (*Quercus pedunculata*, *Fagus silvatica*, *Prunus Cerasus* und besonders deutlich bei *Cytisus Laburnum*) führt diese Inanspruchnahme der Markstrahl-Initialen zu einem vollständigen Functionswechsel derselben, welcher auch anatomisch zum Ausdruck kommt; die genannten Zellen geben fast ausnahmslos ihren meristematischen Character auf und werden zu typischen Markstrahlzellen (Fig. 123 m). So kommt es, dass vom Spätherbst bis zum Frühjahr der Rindenmarkstrahl unmittelbar an den Holzmarkstrahl grenzt, und dass zu Beginn des erneuten Dickenwachsthums auch neue Markstrahlinitialen gebildet werden, welche durch Theilung der innersten Zellen des Rindenstrahles entstehen. Dieselben sind demnach als ein Folgemeristem zu betrachten, das sich alljährlich erneuert.“

Es muss zugegeben werden, dass in dem ganzen Absatz nicht von Holzmarkstrahlzellen, sondern nur von „typischen Markstrahlen“ die Rede ist. Das können auch Rindenmarkstrahlzellen sein. Aber im

1) Bd. IV. p. 144.
2) Ber. Bd. IV. p. 73.
3) Physiol Pflanzenanatomie 1884. S. 363.

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

Allgemeinen wird unter Markstrahl schlechtweg der Holzmarkstrahl verstanden. Ja, Haberlandt schliesst sich sogar diesem vielleicht nicht ganz correcten Sprachgebrauch an, wenn er auf S. 352 seiner Anatomie sagt: „Der dem Holzkörper angehörige Theil des Markstrahles kann als Holzmarkstrahl oder kurzweg als Markstrahl im engeren Sinne bezeichnet werden.“ Nimmt man hinzu, dass die Ansicht, die Initialzelle werde zur Holzmarkstrahlzelle eine ganz plausible wäre, dass in der That unter solchen Verhältnissen das Markstrahlcambium ein Folgemeristem wäre, so konnte man nur zu der von mir herausgelesenen Ansicht gelangen. Diese Ansicht wird dem Leser förmlich aufgezwungen, wenn er die citirte Figur mit dem Text vergleicht. In der mittleren Reihe des dort abgebildeten dreireihigen Markstrahles nimmt die letzte typische Holzmarkstrahlzelle nicht nur die Breite des Cambiums ein, sondern ragt noch in den Basttheil hinein. Die eine seitliche Zelle ist so lang, wie das Cambium breit ist; die andere ist kürzer, aber hier ist die Figur zu Ende, und man weiss nicht, in welcher Weise sich das Cambium ansetzt. Alle auswärts von diesen Zellen liegenden Markstrahlzellen sind gleich und ohne Tüpfel gezeichnet; das ganze Cambium ist schematisirt. Eine Verbindung zwischen den Rindenmarkstrahlzellen und der Cambiumregion ist nicht sichtbar; das letztere ist wie abgeschnitten durch die erwähnten Holzmarkstrahlzellen. Vergleicht man mit dieser Figur den citirten Text, so behaupte ich, ist es unmöglich, zu einer anderen Anschauung als der meinigen zu gelangen. Haberlandt's Argumentirung aber zur Vertheidigung seiner Ansicht: „„Dass ich darunter Rinden- und nicht Holzmarkstrahlzellen verstanden habe, geht wenigstens indirekt aus der darauf folgenden Angabe hervor, dass die neuen Markstrahl-Initialen „durch Theilung der innersten Zellen des Rindenstrahles entstehen“,““ verstehe ich nicht. Jene Bemerkung konnte nur in meinem Sinne aufgefasst werden.

Aus der Continuität der cambialen Zone während der Ruheperiode suchte ich in meiner Mittheilung den Nachweis zu liefern, dass die Initialzelle nicht zur Holzmarkstrahlzelle werde und brachte dies durch eine Zeichnung von *Cytisus Laburnum* zur Anschauung. Ich hielt diese Methode für vollständig beweisend und halte sie noch dafür. Tüpfel brauchte ich für meinen Zweck, wo es nur auf topographische Verhältnisse ankam, nicht anzugeben. Uebrigens kann ich Haberlandt die Versicherung geben, dass meine Zeichnungen nicht schematisirt, sondern streng nach der Natur gezeichnet sind. Zu verwundern ist auch, dass Haberlandt sich auf eine Bemängelung meiner Argumente einlässt, obgleich dieselben gar nicht gegen die von ihm jetzt vertretene Ansicht gerichtet sind. Dann ist es ein Leichtes, Argumente nicht nur als falsch oder ungenügend, sondern sogar als lächerlich erscheinen zu lassen.

Argumente, die sich auch gegen diese neue Ansicht richten, da

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

sie sich auf den Funktionswechsel beziehen, werden entweder vollständig ignorirt oder mit geistreichen Wendungen beseitigt. Es ist durchaus nicht erwiesen, dass die Markstrahlen am Anfang und Ende der Vegetationsperiode mehr leiten müssen, als während derselben. Diesen Nachweis hätte Haberlandt in seiner letzten Mittheilung führen müssen, da von mir darauf hingewiesen worden war und er den Mittelpunkt des ganzen Haberlandt'schen Gedankenkreises bildet. Aber dieser Punkt wird mit keiner Silbe berührt. Sollte selbst dieser Funktionswechsel statthaben, so wäre noch nicht einzusehen, warum die Initialzelle in eine Markstrahlzelle verwandelt werden müsste; denn die meristematische Natur der Zelle könne doch kein Hinderniss für eine ausgiebige Leitung sein. Diese Bedenken werden nicht mit sachlichen Gründen widerlegt, sondern mit Annahmen, Vermuthungen und aufgeworfenen Fragen abgethan. Ich sehe mich deshalb veranlasst auf diese beiden Punkte näher einzugehen, um das Haltlose des Haberlandt'schen Folgemeristems nachzuweisen.

Es ist Thatsache, dass am Ende der Vegetationsperiode im Holze grosse Massen plastischen Materiales abgelagert werden. Im beginnenden Frühjahr sehen wir dasselbe wieder verschwinden. Wieviel davon verathmet, wieviel in den Gefässen aufwärts geleitet, wieviel zum Bau der neuen Holzlagen, wieviel durch die Initialen wandernd zum Knospenaustreiben verwendet wird, wissen wir nicht. Für unseren Zweck kommt nur das letzte Material in Betracht. Mit welcher Geschwindigkeit dasselbe nach der Auflösung durch die Markstrahlzellen geleitet wird, ist ebenso unbekannt wie die Geschwindigkeit, mit welcher das abzulagernde Material sich bewegt. Die vorhandenen Angaben über die Lösung und Wiederablagerung des Stärkemehles geben keinen sicheren Anhalt, freilich zeigen sie, dass die Lösung sämmtlichen Reservematerials im Holzkörper lange Zeit in Anspruch nimmt, und dass die Ablagerung desselben noch länger dauert. Aus den folgenden Angaben von Th. Hartig[1]) ist die erforderliche Zeit ersichtlich und das Verhältniss der Auflösung und Ablagerung des Stärkemehls zum Beginn und Schluss des Dickenwachsthums des Holzkörpers.

„Die Lösung der Reservestoffe beginnt beim Ahorn Mitte Februar, bei der Eiche Mitte März, bei den Nadelhölzern Anfang April und zwar in den jüngsten Trieben der Krone, von dort aus nach unten langsam fortschreitend, so dass sie in den Seitenwurzeln erst Anfang Mai, bei der Kiefer sogar erst Mitte Juni beginnt.

Die Periode der Mehllösung in ein und demselben Baumtheile dauert durchschnittlich 2 Monate, in der Wurzel jedoch kürzere Zeit als in Stamm und Zweigen.

Die Wiederansammlung neuer Reservestoffe beginnt in der Wurzel

---

1) Bot. Ztg. 1858, p. 332.

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

beim Ahorne im Mai,
bei der Lärche im Juni,
bei der Eiche im Juli,
bei der Kiefer im September

und setzt sich langsam nach oben hin fort, so dass sie in den Endtrieben der Krone

beim Ahorne Anfang August,
bei der Eiche Mitte September,
bei der Lärche Anfang Oktober,
bei der Kiefer Mitte Oktober

anfängt.

In jedem Baumtheile dauert die Mehlbildung durchschnittlich bei der Eiche und Kiefer 2 Monate, bei Lärche und Ahorn 3 Monate. Sie dauert länger in den unterirdischen als in den oberirdischen Baumtheilen.

Die Holzbildung beginnt Anfang Mai in den oberen Extremitäten der Bäume und setzt sich langsam nach unten fort, so dass sie in den $\frac{1}{2}$ zölligen Seitenwurzeln

beim Ahorne Mitte Juni,
bei der Kiefer und Lärche Anfang Juli,
bei der Eiche Anfang August

begann.

In den dünnen Faserwurzeln beginnt die Holzbildung noch viel später; bei den Laubhölzern um 4—6 Wochen, bei den Nadelhölzern um 2 Monate."

Während diese Angaben nicht die Möglichkeit bieten zu entscheiden, mit welcher Geschwindigkeit das Reservematerial durch die Markstrahlen geleitet wird, so zeigen sie doch wenigstens, dass der Holzkörper vollständig frei von Reservematerial ist zur Zeit des lebhaftesten Dickenwachsthums. Beim Ahorn muss in den jüngsten Zweigen die Lösung des Stärkemehls vollendet sein spätestens Ende April; die Wiederablagerung in den jüngsten Zweigen beginnt Anfang August. Das Dickenwachsthum fängt Anfang Mai an. Nehmen wir an, dass die Holzbildung bis zum September gedauert hat, so muss alles Holz auf Kosten frisch erzeugten Materials entstanden sein. Es hat also alles Baumaterial aus der Rinde durch das Cambium in den Holztheil geleitet werden müssen. Vermögen wir vor der Hand auch nicht uns vorzustellen, wie viel Stärke dem neu gebildeten Holze entsprechen würde, so muss wenigstens so viel zugegeben werden, dass auch während des lebhaftesten Dickenwachsthums eine ansehnliche Stoffleitung durch die Initialzelle stattfindet. Ob diese Leitung nicht vielleicht ansehnlicher ist als zur Zeit der Ablagerung und der Auflösung des Stärkemehls, ist wahrscheinlich, aber augenblicklich nicht nachweisbar. Die Ablagerung des Stärkemehls bedingt noch gar keine schnellere

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

Leitung, sondern kann lediglich auf einem geringeren Verbrauch beruhen.

Es ergiebt sich also, dass nicht nur vor und nach Schluss der Vegetationsperiode, sondern auch während derselben eine lebhafte Leitung durch die Markstrahlinitiale hindurch stattfinden muss, denn auch der durch die Athmung bedingte Stoffverbrauch der Holzmarkstrahlzellen kann nur von der Rindenseite her ersetzt werden. Ferner müssen sämmtliche Eiweissstoffe, welche während einer Vegetationsperiode im Holzkörper verarbeitet werden, cambiale Zellen passiren.

Die Ansicht, dass Markstrahlinitialen kein Hinderniss für eine ausgiebige Leitung sind, findet einen ferneren Beleg in den einjährigen Gewächsen, die zum Theil einen stattlichen Holzkörper ausbilden. Auch hier kann sämmtliches Material nur aus der Rinde stammen und muss also gleichfalls die cambialen Zellen passirt haben.

Auf solche thatsächliche Verhältnisse ist ohne Zweifel ein grösseres Gewicht zu legen als auf anatomische Veränderungen, deren causale Beziehung wir wohl vermuthen, aber nicht experimentell feststellen können. Selbst die Kenntniss der Strukturverhältnisse der Zelle reicht nicht hin, um eine Zelle als geeignet für die Leitung anzusehen. Mit anderen Worten heisst das, dass, wenn wir nicht aus anderen Gründen wüssten, dass in bestimmten Zellen eine lebhafte Leitung stattfindet, wir nicht aus dem, was wir an den Zellen wahrnehmen, schliessen können, dass dieselben als besonders gute Leitungsorgane funktioniren. Um so mehr muss es überraschen mit voller Sicherheit den Ausspruch zu vernehmen, „dass eine ausgebildete Leitparenchymzelle jedenfalls noch besser zu leiten im Stande ist, als eine Meristemzelle.“ [1]) Diese Bemerkung bezieht sich auf den folgenden Satz in meiner Mittheilung: „Im Gegentheil, man darf wohl mit Recht annehmen, 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.“ Es ist unbegreiflich, wie daraufhin Haberlandt die Frage aufwerfen kann, woher ich wüsste, dass durch die dünne Wand einer Meristemzelle die betreffenden Stoffe rascher diosmiren, als durch die Schliesshäute der Tüpfel einer Markstrahlzelle[1]). Eine solche sonderbare Idee habe ich nirgends geäussert und Haberlandt verwechselt hier „schneller diosmiren“ mit „besser leiten“, was aber durchaus nicht identisch ist. Die grössere Leitungsfähigkeit einer Zelle ist von mehreren Faktoren abhängig. Einer derselben ist ohne Zweifel der, mit welcher Leichtigkeit und in welcher Menge auf einmal die Molecüle durch die Membran hindurch wandern. Nehmen wir an, dass die Schliesshäute und die zarte Membran der Meristemzellen mit der gleichen Leichtigkeit passirt

1) Ber. Bd. IV. p. 148.

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

werden, so sind zweifelsohne die letzteren im Vortheil, denn hier können zu gleicher Zeit viel mehr Molecüle die Membran passiren, da die Flächenausdehnung eine unverhältnissmässig grössere ist. Dieser Unterschied könnte vielleicht wieder ausgeglichen werden, wenn etwa die Tüpfelmembran noch leichter zu passiren wäre als die Membran der Meristemzelle, was unwahrscheinlich ist und erst bewiesen werden müsste. Nun bemerkt Haberlandt ganz richtig, dass die Leitungsfähigkeit einer Zelle nicht allein von der Beschaffenheit der Zellwand, sondern wesentlich auch von der Natur des Plasma abhängig ist. Je nachdem dasselbe die Molecüle leicht oder schwierig passiren lässt, wird die Zelle gut oder schlecht leiten. Man kann sich deshalb sehr wohl vorstellen, dass eine günstige Membranbeschaffenheit durch eine ungünstige Plasmanatur wieder ausgeglichen wird, und so würde es verständlich sein, dass selbst eine mit Tüpfeln versehene Zelle besser leitet als eine meristematische Zelle. Aber es darf nicht vergessen werden, dass dies nur Möglichkeiten, nur Annahmen sind, dass über die Beschaffenheit des Plasma niemand etwas aussagen kann, dass mithin die Ansicht, eine ausgebildete Leitparenchymzelle leite besser als eine meristematische Zelle, nur Hypothese ist.

Von den die Leitung bedingenden Faktoren kennen wir gegenwärtig nur die Membranbeschaffenheit; da diese aber nicht zur Beurtheilung der Leitungsgeschwindigkeit ausreicht, darf man Haberlandt mit Recht die Frage zurückgeben, woher er wisse, dass die ausgebildete Leitparenchymzelle besser leite als eine Meristemzelle.

Wenngleich Haberlandt selbst zugiebt, dass aus der Sculptur der Membran kein Schluss auf die Leitungsfähigkeit der Zelle gemacht werden kann, so kann man sich andererseits doch des Eindruckes nicht entschlagen, als sei der Funktionswechsel und damit auch die Anschauung von dem Folgemeristem lediglich auf die Sculpturveränderungen der Membran basirt. Freilich führt Haberlandt zur Begründung seiner Anschauung noch einige Uebereinstimmungen zwischen dem Zellinhalt der Bastmarkstrahlen und der Initialzelle an. Aber was für ein Gewicht ist auf reichlicheres oder weniger reichliches Auftreten von Stärke, von Chlorophyllkörnern, auf die wechselnde Grösse des Zellkerns, auf die intensive oder weniger intensive Färbung desselben mit Pikrocarmin zu legen! Indem man mit Recht über derartige Merkmale hinweggeht, bleibt als wesentliches die Sculpturveränderung der Membran übrig. Nach Haberlandt muss man annehmen, dass das Auftreten von Tüpfeln auf den tangentialen Wänden mit dem Wesen einer Meristemzelle unvereinbar ist, und dass dasselbe eine bessere Leitungsfähigkeit anzeigt. Demgegenüber muss wiederum darauf hingewiesen werden, dass der Tüpfel nicht die conditio sine qua non der Leitungsfähigkeit ist, wie es nach Haberlandt erscheinen könnte,

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

sondern nur das Resultat der Anpassung an mehrere konkurrirende Funktionen. Da aus mechanischen Gründen die Membranen verdickt werden müssen, so bieten die Poren mit ihren Schliesshäuten die einzige Möglichkeit, auch der leitenden Funktion gerecht zu werden. Je grösser das Leitungsbedürfniss, um so mehr oder um so grössere Tüpfel treten auf, eine allgemeine und auch von Haberlandt angenommene Anschauung. Aber nicht nur dort, wo eine intensive Leitung vorhanden ist, sondern wo immer ein Verkehr zwischen benachbarten Zellen mit verdickten Membranen stattfinden muss, erscheinen Tüpfel. So bildet Haberlandt[1]) die Holzmarkstrahlzelle auf der tangentialen Wand mit 2 oder 3, auf der radialen Wand mit 5 oder 6 Tüpfeln ab, obgleich die Richtung der Leitung in radialer Richtung stattfinden soll. Da der Tüpfel nur die Folge der Anpassung an entgegenwirkende Funktionen ist, so wird er in den leitenden Zellen dort fehlen, wo die mechanische Funktion zurücktritt. So fehlen die Tüpfel in den Markstrahlen der Wurzeln und des knollenförmigen Stammes von *Cycas revoluta*. Hier werden die Membranen der Markstrahlzellen nur wenig verdickt. Ebenso verhält es sich mit den fleischigen Wurzeln. Sie alle zeigen, dass das Vorhandensein von Tüpfeln für eine ausgiebige Leitung nicht erforderlich ist.

Da sich nach dem heutigen Stande unserer Kenntniss der von Haberlandt postulirte Funktionswechsel nicht nachweisen lässt, wir ferner keinen Grund haben, daran zu zweifeln, dass die Initialzelle des Markstrahls den Ansprüchen selbst eines gesteigerten Leitungsbedürfnisses genügen könnte, so werden wir darauf hingewiesen, die von Haberlandt beobachteten anatomischen Veränderungen auf andere Ursachen zurückzuführen. Könnte man sich nun damit begnügen, jene Thatsachen zu verzeichnen und vor der Hand wegen unserer geringen Einsicht auf eine Erklärung zu verzichten, so lassen sich andererseits diese Erscheinungen vielleicht als nothwendige Folgen anderer Vorgänge auffassen. Es ist das Auftreten von Tüpfeln auf den tangentialen Wänden, welches die Markstrahlinitiale von den übrigen Cambiumzellen unterscheidet, wodurch sie ihren meristematischen Charakter verlieren soll. Auf der einen Seite grenzt die Initialzelle an die Holz-, auf der anderen Seite an die Bastmarkstrahlzelle. Nun bilden beide ihre Membranen fertig aus, so dass die Membranen der Initialzelle an getüpfelte Wände stossen würden. Da unter solchen Umständen die meristematischen Membranen überflüssig geworden, dieselben bei der ferneren Theilung der Zelle ohne irgend welche Bedeutung sind, und da sie doch einmal in den Dauerzustand übergehen müssen, so kann dies ja auch schon ohne Schaden für die Funktion der Initialzelle nach Schluss des Dickenwachsthums am Ende der Vegetationsperiode geschehen. Jedenfalls ist diese Vorstellungsweise eine mögliche und

1) Ber. Bd. IV.

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

plausible, ohne dass damit behauptet werden soll, dass sie nothwendig richtig sein muss.

Aber selbst, wenn das von Haberlandt angenommene gesteigerte Leitungsbedürfniss nachgewiesen wäre, wenn es feststände, dass die anatomischen Veränderungen der Initialzelle durch dasselbe bedingt seien, so scheint man mir gerade von Haberlandt's Standpunkt aus nicht berechtigt zu sein, von einem Funktionswechsel zu sprechen. Höchstens kann man von dem Hinzutreten einer Nebenfunktion reden. Die Annahme eines Funktionswechsels setzt voraus, dass die betreffende Zelle ihre frühere Funktion einbüsst, was hier nicht der Fall ist. Wohl theilt sich diese Zelle während der Ruheperiode nicht, aber darum verliert sie die Fähigkeit nicht, mit Beginn der neuen Vegetationsperiode Theilungen zu bewirken. Die Funktion ist gleichsam latent. Aber dies Verhalten theilt die Markstrahlinitiale mit den übrigen Cambiumzellen, überhaupt mit allen Meristemen, die länger als ein Jahr ausdauern. Verliert die Markstrahlinitiale während der Ruheperiode ihre Funktion, so muss das Gleiche von den übrigen Cambiumzellen gelten. Diese würden mithin sogar funktionslos, und es müsste das gesammte Cambium als Folgemeristem angesprochen werden, was von Haberlandt nicht geschieht.

Da der Nachweis nicht erbracht ist, dass vor Beginn und nach Schluss des Dickenwachsthums eine intensivere Leitung als während desselben durch das Markstrahlgewebe von *Cytisus Laburnum* stattfindet, da gleichfalls der Zusammenhang zwischen jener gesteigerten Leitung und den anatomischen Veränderungen der Initialzelle nicht aufgezeigt ist, da sich ferner diese Veränderungen auch anders erklären lassen, und da schliesslich vom Haberlandt'schen Standpunkt aus jene gesteigerte Leitung höchstens als Nebenfunktion der Initialzelle angesehen werden könnte, so ist die Haberlandt'sche Behauptung, das Markstrahlcambium sei ein Folgemeristem, hinfällig und mithin die frühere Ansicht wieder hergestellt.

Berlin, Botan. Institut der
Landw. Hochschule.

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): Wieler Arwed

Artikel/Article: Ueber den Funktionswechsel der Markstrahlinitiale bei Holzgewächsen. 259-266