

# BOTANISCHES ARCHIV



ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.  
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,  
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT  
KOENIGSBERG.

BAND IV HEFT 2. AUSGEGEBEN AM 1. AUG. 1923.

Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Verlag des Repertori-ums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1923 by Carl Mez in Königsberg.

Ueber Kern- und Zellteilungen im Cambium.

Von ANTON KLEINMANN (Frankfurt a. M.).

## A. EINLEITUNG UND ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN.

Der erste, der sich mit der Frage der Zellteilungen im Cambium befasste, war SANIO (1). Zu seinen Untersuchungen benützte er *Pinus silvestris*, also einen Vertreter der Coniferen. Zwar war es ihm weniger um das "Wie" der Kern- und Zellteilungen im Cambium zutun, als um das "Wo", d. h. er suchte die Frage zu lösen, ob es e i n e Cambium-Mutterzelle gibt oder mehrere. Unter der Cambium-Mutterzelle versteht man diejenige Cambiumzelle, die entweder ganz allein die Fähigkeit, sich dauernd zu teilen, besitzt oder wenigstens durch eine ungleich grössere Teilungsfähigkeit gegenüber den anderen Cambiumzellen ausgezeichnet ist. SANIO (1) stellte in seiner Abhandlung "Anatomie der gemeinen Kiefer" seine bekannte Initialentheorie auf, die lange Zeit anerkannt wurde. Nach seiner Ansicht geht die Vermehrung der Cambiumzellen nur von einer einzigen mittleren Zellage aus, den Mutterinitialen. Während er diese Theorie bei den Coniferen aufstellt, glaubt KRABBE (2) sie auch auf das Cambium der Dikotylen übertragen zu können. SCHOUTE (6) jedoch zeigt, dass es nicht der Fall ist, dass die Zellvermehrung nur von einer einzigen Zellage ausgeht, sondern er weist vielmehr nach, dass es zwar in jeder Radialreihe nur e i - n e Mutterinitiale gibt, dass aber die von dieser Mutterinitiale abgegebenen Tochterzellen selbst wieder vollkommene Initialen sind. Denn darin besteht der Hauptunterschied zu der Theorie SANIOS, dass dieser den Tochterzellen nur die Fähigkeit, sich noch einmal zu teilen, zuschreibt, während nach SCHOUTE die Tochterzellen Initialen sind.



Meine Untersuchungen und Überlegungen haben mich zu der Ansicht, auf die ich im Verlaufe dieser Arbeit zurückkomme, geführt, dass die Zellteilungen im Cambium nicht an eine bestimmte Zellenlage gebunden sind, dass dem entsprechend von einer Mutter-Initialschicht im engeren Sinne nicht geredet werden kann.

Schuld an dieser Unklarheit und der Verschiedenheit der Initialentheorie ist wohl hauptsächlich der Umstand, dass es an direkter Zellteilungs-Beobachtung fehlte. So sagt z.B. SCHOUTE (6) in seiner Arbeit "Über Zellteilungsvorgänge im Cambium" von 1902 p. 105 bei der Behandlung der Initialen-Theorie: "Um den wahren Sachverhalt darzulegen, kann man natürlich nur indirekten Methoden folgen, da die Zellteilungen selbst nicht beobachtet werden können".

Doch diese Unklarheit mangels direkter Beobachtung der Zellteilungen bezieht sich nicht nur auf die Initialentheorie, sondern auch auf die Wachstumsvorgänge im Cambium überhaupt. Denn da, wo Längen- und Dickenwachstum vorhanden ist, muss man doch naturnotwendig annehmen, dass das Cambium sich nach den drei Richtungen der Körperdimension ausdehnt und vermehrt. Einmal weil es Zellen erzeugen muss nach der Xylem- und Phloemseite, sodann zur Vergrößerung des Cambiummantels entsprechend dem Wachsen des Umfanges der Pflanze. Diese beiden Vorgänge entsprechen der Ausdehnung in die Breite und Tiefe eines Körpers. Zum dritten muss angenommen werden, dass auch bei starker Längsstreckung der Stengel und Wurzeln die Cambiumzellen nicht nur eine Streckung, sondern auch eine Teilung erfahren.

Auf diesen Punkt wird im folgenden noch näher eingegangen. Und auch in diesen Punkten wird die Frage: "Wie vermehrt sich das Cambium" am einfachsten und sichersten geklärt und entschieden, wenn es möglich ist, durch direkte Beobachtung die Zellteilungen bzw. die vorausgehenden Zellkernteilungen nachzuweisen.

Dieser Nachweis stellt die Hauptaufgabe meiner vorliegenden Arbeit dar, und ich hoffe in deren Verlauf an Hand des untersuchten Materials ein klares Bild der verschiedenen Teilungsvorgänge geben zu können.

Entsprechend den oben angeführten drei Ausdehnungsrichtungen des Cambiums müsste es also drei Arten von Zell- bzw. Kernteilungen geben, nämlich:

1. tangentielle <sup>1)</sup> Längsteilungen, bei denen die Scheidewand parallel der Tangente verläuft;
2. horizontale Querteilungen, bei denen die Zelle in eine obere und untere Hälfte zerlegt wird, und
3. radiale Längsteilungen, bei denen die Teilungswand in der Richtung des Radius steht, die Teilungsprodukte also in der Richtung der Tangente nebeneinander liegen.

Mit dieser Ansicht der dreifachen Teilungen, die ja auch die einfachste und am leichtesten denkbare ist, stimmen STRASBURGER (7) und viele andere Autoren überein. STRASBURGER schreibt in seinem Lehrbuch in der 9. Aufl. p. 109: "Die Teilungen erfolgen durch tangential gerichtete Scheidewände; von Zeit zu Zeit werden auch einzelne Initialzellen durch eine radiale Wand verdoppelt". Zu Punkt 3, der am meisten bezweifelt und umstritten ist, schreibt HABERLANDT (11) p. 614: im Anschluss an die von NAEGELI angestellten Berechnungen: "Da wegen des konstanten Verhältnisses von Radius und Umfang bei gegebener Vergrößerung der ersteren das Mass des tangentialen Wachstums sich leicht berechnen lässt, so kann auf Grund bestimmter Messungen in jedem Einzelfalle durch Rechnung ermittelt werden, nach wieviel Teilungen in einer Zellreihe des Verdickungsringes eine radiale Teilung eintritt". ROTHERT (8) schreibt: "Dieser Breitenzunahme des Cambiums ist aber eine Grenze gesetzt; von Zeit zu Zeit teilt sich nämlich eine Cambiuminitiale durch eine radiale Wand in zwei Zellen". KLEIN (9) sagt: "Der Verdickungsring rückt bei dieser Tätigkeit (Cambiumtätigkeit) natürlich immer weiter nach aussen, wodurch die Cambiumzellen in tangentialer Richtung gedehnt werden. Hat die Dehnung eine gewisse Grösse erreicht, so teilt sich die Initialzelle durch eine radiale Wand, sodass

1) Die Benennungen tangential, radial und horizontal sind gedacht an aufrechtstehenden Zylindern, wie ihn etwa ein aufrechter Spross, eine abwärts wachsende Hauptwurzel darstellt. Ich habe mich hierin an die Mehrzahl der Autoren angeschlossen.



der Cambiumring, seiner Ausdehnung entsprechend, auch an Zellenzahl zunimmt", VÖCHTING (12) sagt an besonders wichtiger Stelle bei der Erklärung des Wachstums knollenförmiger Bildungen an verkehrt wachsenden Pflanzen, indem er auf die Vorgänge im Cambium beim Dickenwachstum zurückkommt: "Der wichtigste Unterschied besteht darin, dass beim Dickenwachstum die tangentialen wie die radialen Teilungen auf der ganzen Mantelfläche des Zylinders nach der NÄGELISchen Regel gleichmässig erfolgten, während sie im Ellipsoid von den Scheiteln aus nach dem Aequator mit wachsendem Radius zunähmen, vor allem die radialen Spaltungen ungleich häufiger auftraten". Auch schon SANIO (1) schreibt p. 57: "Radiale Teilungen der Cambiumzellen kommen gleichfalls vor und sind zu der Zeit, wenn die Cambiumzellen ihre endliche Grösse erreicht haben, notwendig, um der durch das Auswärtswachsen des Cambiums stattfindenden Dehnung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung das Gleichgewicht zu halten".

STRASBURGERS Nachfolger FITTING schreibt in seinem Lehrbuche der Botanik noch in der 12. Auflage (1913), dass sich die Cambium-Zellen durch tangentielle und radiale Scheidewände vermehren. Aber schon in der nächsten Auflage beginnt diese Auffassung der radialen Längsteilung, der so viele Autoren zustimmten, der neuen Theorie zu weichen, die zuerst von KLINKEN und dann von NEEFF ins Leben gerufen und mit Beweisen belegt wurde. FITTING sagt in der 13. Auflage (1917) und in der 14. Auflage (1919): "Seine (des Cambiums) Zellen, die in radialer Richtung wachsen, teilen sich durch tangentielle und quere Scheidewände; von Zeit zu Zeit werden auch einzelne Zellen scheinbar durch radiale Wände geteilt. Doch in der letzten Auflage (15. von 1921) lässt er den Satz von den radialen Wänden ganz fallen und gibt nur Teilungen durch tangentielle und quere Scheidewände an. Zu den Radialteilungen äussert er sich folgendermassen: "Dadurch, dass das Cambium nach innen Zellen abgibt, wird es mit der Dickenzunahme des Stammes selbst immer weiter nach aussen geschoben; entsprechend muss sich der Umfang des Cambiummantels fortgesetzt vergrössern. Das ist nur möglich durch Wachstum und Vermehrung der Zellen in tangentialer Richtung. Auf Querschnitten durch das Cambium sieht es so aus, als käme diese Vermehrung durch gelegentliche radiale Teilungswände zustande. KLINKEN und NEEFF haben uns aber darüber belehrt, dass solche Teilungen nicht vorkommen; soll die Zellenzahl tangential vermehrt werden, so teilt sich vielmehr eine Cambium-Initialzelle quer, worauf die Enden der Tochterzellen durch gleitendes Wachstum tangential aneinander vorbei wachsen."

KLINKEN (10) benützte zu seinen Untersuchungen *Taxus baccata*, dehnte aber seine daraus gewonnenen Ergebnisse auf die Coniferen insgesamt aus. Er begründet es mit den Worten (p. 35): "Zunächst sei darauf hingewiesen, dass SANIO und JOST ein gleitendes Wachstum der Cambiumzellen nicht für *Taxus*, sondern für *Pinus* nachzuweisen versuchten, es aber für alle Coniferen fordern zu müssen glaubten. Ebenso hat SCHMIDT dieselbe Form des Markstrahleinsatzes, die wir bei *Taxus* feststellten, für alle übrigen einheimischen Coniferenarten nachgewiesen. Wenn man ferner bedenkt, dass die Anatomie der verschiedenen Coniferenarten zahlreiche gemeinsame Merkmale aufweist (z.B. das Vorkommen von Radialreihen, das Fehlen von Horizontalschichten, die grosse Länge der Cambiumzellen, das geringe extracambiale Wachstum der Elemente u.s.w.), und dass diese Merkmale bei *Taxus* im engsten Zusammenhang mit der besondern Art seiner Cambiumtätigkeit stehen, zum Teil sogar unmittelbar durch sie bedingt sind, so kann es als sicher gelten, dass dieselbe Art der Cambiumtätigkeit, die wir bei *Taxus* nachwiesen, auch allen übrigen Coniferen zu kommt".

NEEFF (13) untersuchte *Tilia tomentosa* und schloss daraus auf die Dikotylen, da "*Tilia* als Typus für die Dikotylen gelten darf".

Doch wie schon die früheren Autoren, so bedienten sich auch die beiden letztgenannten der indirekten Beweismethode, was Zellteilungen anbelangt. NEEFF schreibt z.B. p. 228 über die horizontalen Querteilungen: "Es müsste durch einen selten glücklichen Zufall eine Cambiumzelle gefunden werden, die gerade sich anschickt, eine horizontale Querwand anzulegen", und auf p. 232: "Eine direkte Beobachtung der Teilung ist nicht möglich". Ähnlich schreibt auch SUESSENGUTH (14) p. 59 über diesen Punkt "Über den Kernteilungsvorgang in Cambiumzellen scheint wenig bekannt



zu sein. Schon BERTHOLD hat angegeben, dass die Teilungen der Cambiumzellen scheinbar einen Gegensatz darstellen zum Gesetz der Flächen minimae areae. An dem sich besser geeigneten Cambium holzbildender Stämme konnte die Kernteilung bis jetzt nicht verfolgt werden, da es nicht gelang, Holz mit dem Mikrotom entsprechend zu schneiden".

Da die Theorie von KLINKEN und NEEFF für meine Arbeit von grosser Bedeutung ist, halte ich es nicht für unwichtig, an dieser Stelle in Ergänzung zu dem bereits von FITTING angeführten eine kurze Darstellung der Ergebnisse der beiden Forscher zu geben:

1. Die Initialen im Cambium der Coniferen (*Taxus baccata*) einerseits und der Wurzel von *Tilia tomentosa* (Dikotylen) andererseits können sich, wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht haben, durch eine horizontale Querwand in zwei Zellen (Initialen) teilen, die sich durch gleitendes Wachstum aneinander vorbeischiebend in die Länge strecken, worauf sie sich wiederum horizontal quer teilen können.

2. Radialteilungen fehlen. Die auf Querschnitten sichtbaren Radialwände kommen dadurch zustande, dass die horizontalen Querwände sich durch gleitendes Längenwachstum immer schräger stellen und zuletzt vollkommen radial-vertikal verlaufen.

NEEFF fügt noch entgegen KLINKEN den Schluss hinzu, dass kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen "Coniferentypus" und "Dikotylientypus", sondern bei beiden sich die normale Cambiumtätigkeit zusammensetzt aus tangentialen Längsteilungen und horizontalen Querteilungen mit darauf folgendem gleitendem Längenwachstum.

Im folgenden werde ich nun versuchen:

1. Tatsächlich beobachtete Kern- bzw. Zellteilungen nach den drei Richtungen im Cambium der Dikotylen darzulegen;

2. an Hand dieser Beobachtungen zu zeigen, ob und wie weit die Behauptungen von KLINKEN und NEEFF bei den Dikotylen und Coniferen ihre Richtigkeit haben bzw. ob und wie weit sie mit den gefundenen Tatsachen im Widerspruch stehen.

Zuvor möchte ich einige Worte der Arbeitsmethode widmen.

### B. METHODE.

Um einigermaßen Aussicht zu haben, Kernteilungen zu finden, mussten zwei Bedingungen erfüllt werden:

1. Es musste ein Material gefunden sein, das ausgezeichnet ist durch kräftiges und rasches Längen- und Dickenwachstum;

2. Dieses Material musste so beschaffen sein, dass es sich mit dem Mikrotom schneiden liess. Zu diesem Zwecke durfte es nicht zu hart, d.h. verholzt sein.

Wenn auch das Dickenwachstum für Holzgewächse typisch ist, so sind gerade diese ein ungeeignetes Material. Bis heute ist es trotz vielfachen Versuchen noch nicht gelungen, ein Verfahren zu finden, nach dem es möglich wäre, brauchbare Mikrotomschnitte in Serien durch Xylempartien herstellen zu können. Zur Untersuchung der Kernteilungen sind aber Mikrotomschnitte nötig. Es kommt noch hinzu, dass, sobald Holz definitiv ausgebildet wird, von einem raschen und kräftigen Wachstum keine Rede mehr sein kann. Um aber doch nun auch Untersuchungen an Arborescenten der Dikotylen zu ermöglichen, gab es einen Ausweg, der die beiden genannten Bedingungen erfüllte. Es war dies der Fall bei jungen, emporschiessenden und längere Zeit unverholzten Frühjahrstrieben von einzelnen Baumarten und baumartigen Sträuchern. Von ersteren benützte ich *Aesculus Hippocastanum*, von letzteren *Sambucus nigra*.

Von den krautigen Dikotylen ist zwar die Mehrzahl zum Schneiden mit dem Mikrotom geeignet, aber nicht bei allen genügt das Cambium den in Bezug auf Wachstum gestellten Bedingungen. Immerhin ist hier die Auswahl bedeutend grösser als bei den Arborescenten. Dem entsprechend habe ich Präparate angefertigt von: Wurzeln von *Daucus Carota*, Rhizomen von *Asarum europaeum*, jungen Hauptwurzeln von *Phaseolus multiflorus*, Stengeln von *Phytolacca decandra*, Wurzeln von *Geranium pratense*, Wurzeln von *Raphanus sativus*, Wurzeln von *Oenothera biennis*. Doch selbst unter diesem ausgelesenen Material war die Günstigkeit und Brauchbarkeit eine sehr verschiedene. Zwar war bei diesen allen das Cambium gut entwickelt, aber es zeigte sich deut-



lich der Unterschied zwischen schnellem und langsamem Wachstum. Denn während sich die immerhin verhältnismässig langsam wachsenden Rhizome von *Asarum europaeum* und die Wurzeln von *Geranium pratense*, sowie die rascher wachsenden Wurzeln von *Oenothera biennis* und *Daucus Carota* als unbrauchbar erwiesen, ergaben die übrigen Vertreter der Dikotylen, also: *Sambucus nigra*, *Aesculus Hippocastanum*, *Phaseolus multiflorus*, *Phytolacca decandra* ein günstiges Material. Am vorteilhaftesten in jeder Beziehung bewährten sich die Wurzeln von *Raphanus sativus*. Es ist ja auch leicht zu begreifen, dass der Garten-Rettich, dessen Wurzel ein enorm grosses Wachstum, vornehmlich Dickenwachstum zeigt, ein gut ausgebildetes und zu den vorliegenden Untersuchungen geeignetes Cambium besitzen muss.

Dieses Material musste, da das Hauptstreben darauf gerichtet war, Kernteilungen zu finden, mitten im Wachstum einer zuverlässigen Fixierungsmethode unterworfen werden. Dazu benützte ich die bewährte JUELSche Fixierungsflüssigkeit, die hergestellt ist aus: 80% Alkohol (50%), 10% Eisessig und 10% Zinkchlorid. Die Zeit der Fixierung wählte ich verschieden, d.h. ich brachte das Material zu verschiedenen Tageszeiten in die JUELSche Lösung. Eine Hauptbedingung dabei war, dass die Objekte direkt von der lebenden Pflanze in die Fixierungsflüssigkeit kamen, wobei noch, um diese möglichst rasch eindringen zu lassen, die Objekte unter die Wasserstrahlpumpe gebracht wurden, oder die Flüssigkeit bis zum Entweichen von Luftblasen aus dem Objekt erwärmt wurde. Die Grösse der fixierten Stücke musste möglichst gering sein, da bekanntlich kleinere Stücke sich leichter fixieren und leichter mit dem Mikrotom schneiden lassen als wie grosse Stücke. Wo es sich um dünne Sprosse oder Wurzeln handelte, konnten ohne weiteres Stücke von 3 - 4 mm Länge davon abgeschnitten werden, Fig. 1 und 2.

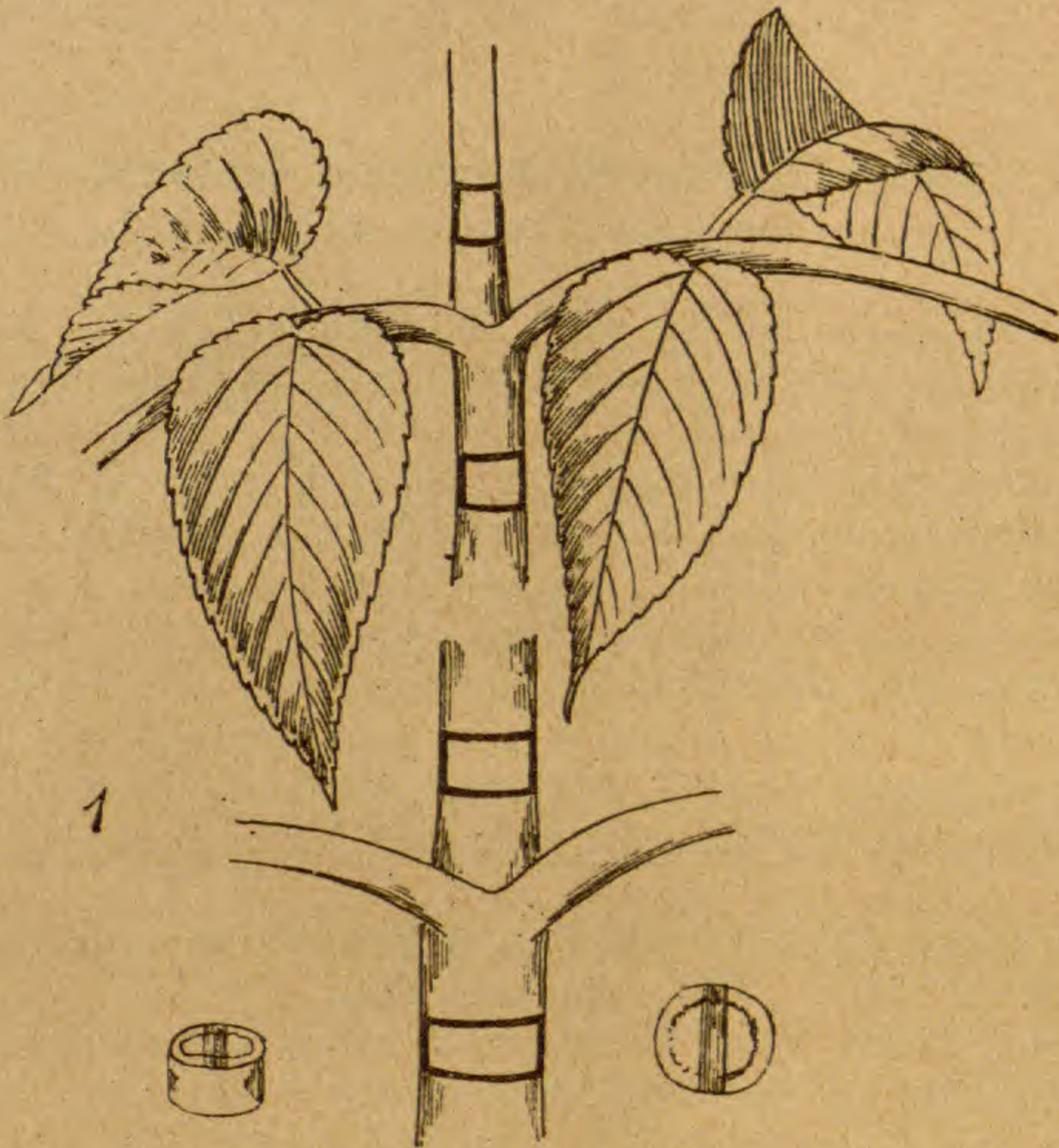


Fig. 1. Sprossausschnitt von *Sambucus nigra*.

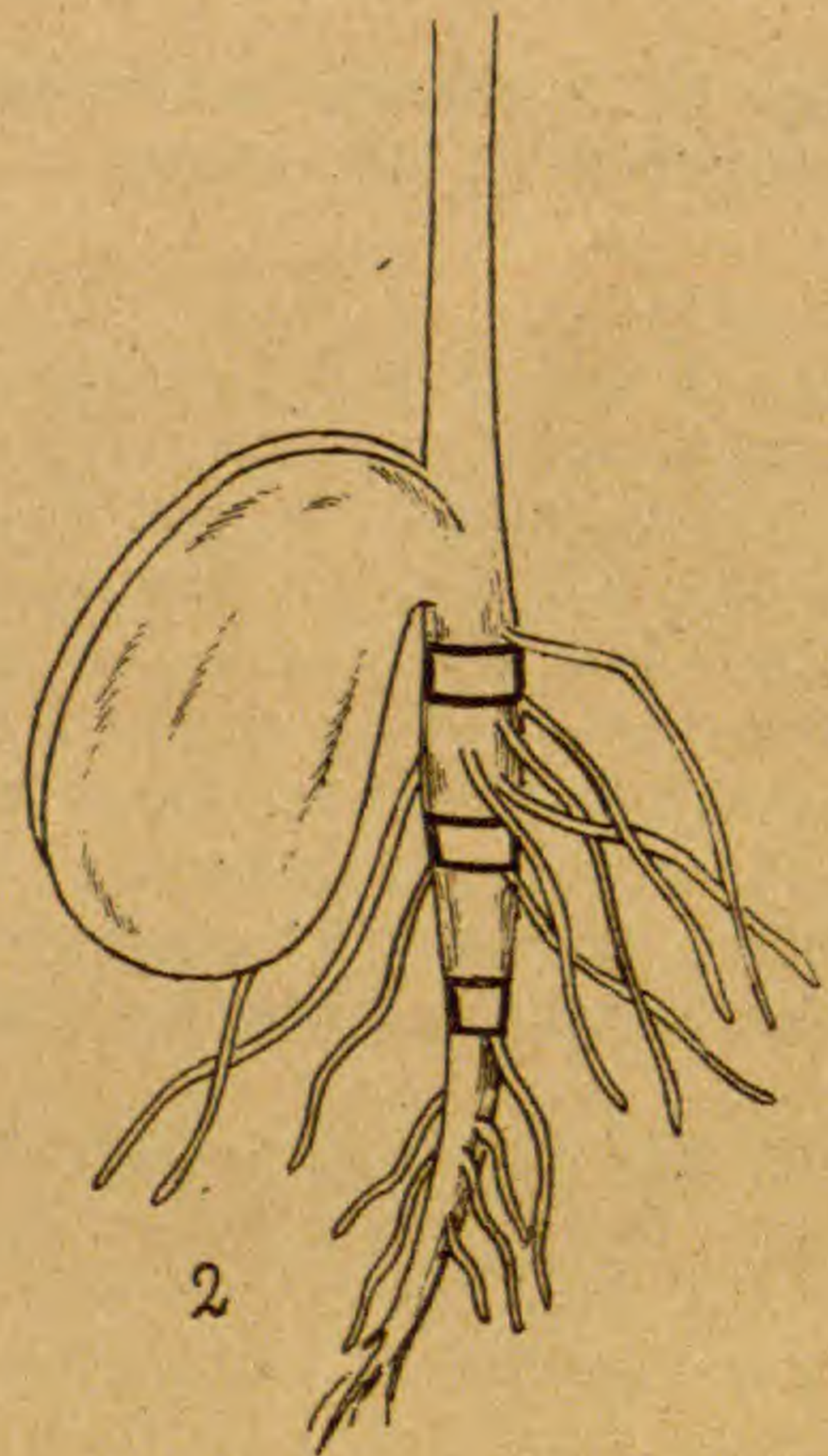


Fig. 2. Junge Pflanze von *Phaseolus multiflorus*.

Bei Material von grossem Durchmesser jedoch mussten kleine Stücke ausgeschnitten werden, wie z.B. bei *Raphanus* (Fig. 3 und 4). Bei diesen war es für die Untersuchungen von Wichtigkeit, möglichst grosse, aber trotzdem nicht ausgewachsene Exemplare zu benützen.



Diese in JUELScher Flüssigkeit fixierten Stücke wurden nach bestimmter Zeit (48 Stunden) durch die verschiedenen Alkoholstufen bis Alkohol absolutus gebracht, sodann in Xylol und zuletzt in Paraffin vom Schmelzpunkt 50°.

Bei Stücken wie Fig. 1 a und 1 b kam für radiale Schnitte nur die schraffierte Zone in Betracht, da weiter nach aussen die Cambiumschicht bzw. -Zellen schräg und zuletzt tangential getroffen würden. Doch für tangentiale Schnitte, wie sie

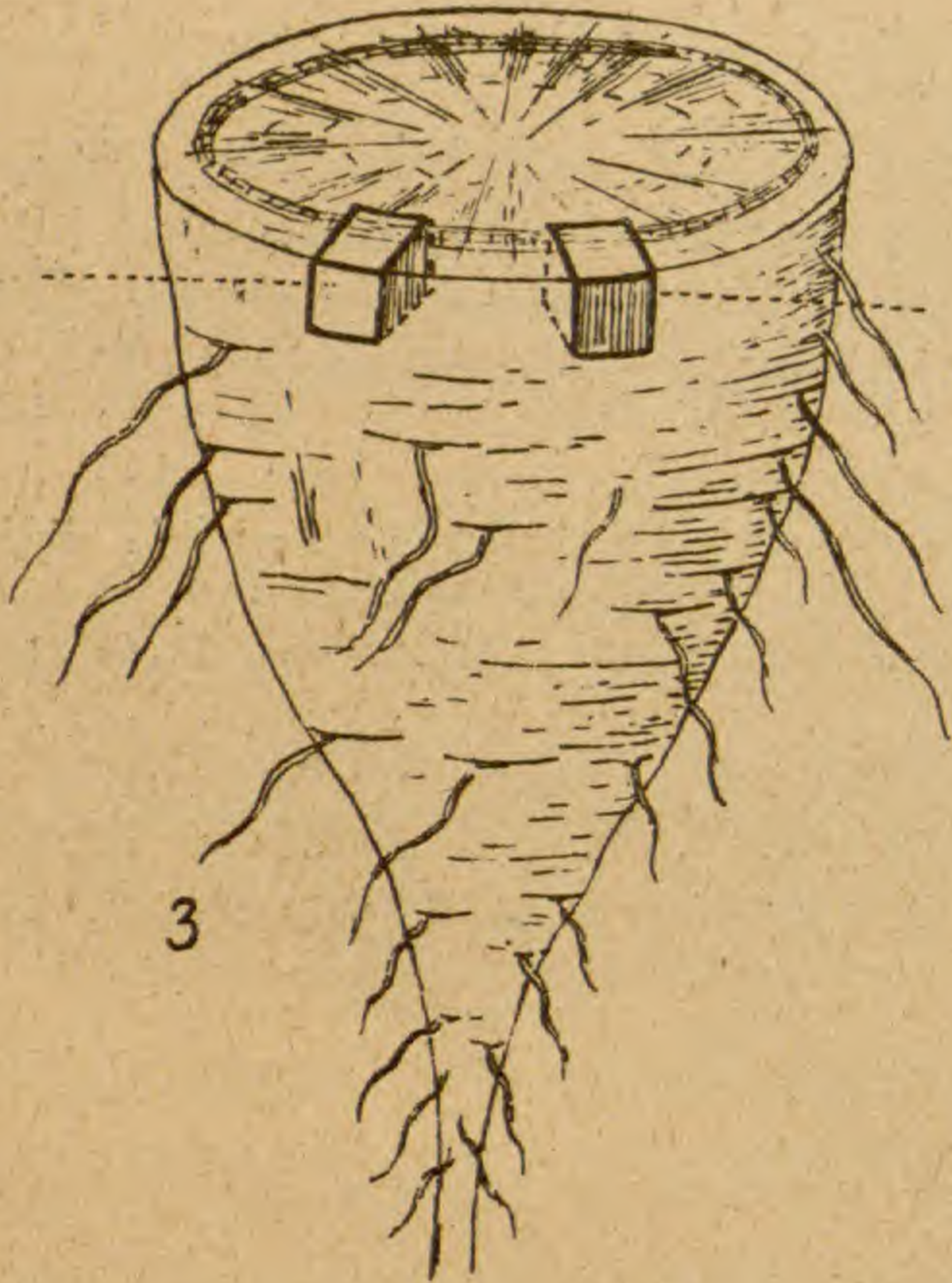


Fig. 3. *Raphanus sativus*.  
Unterer Teil der Wurzel.

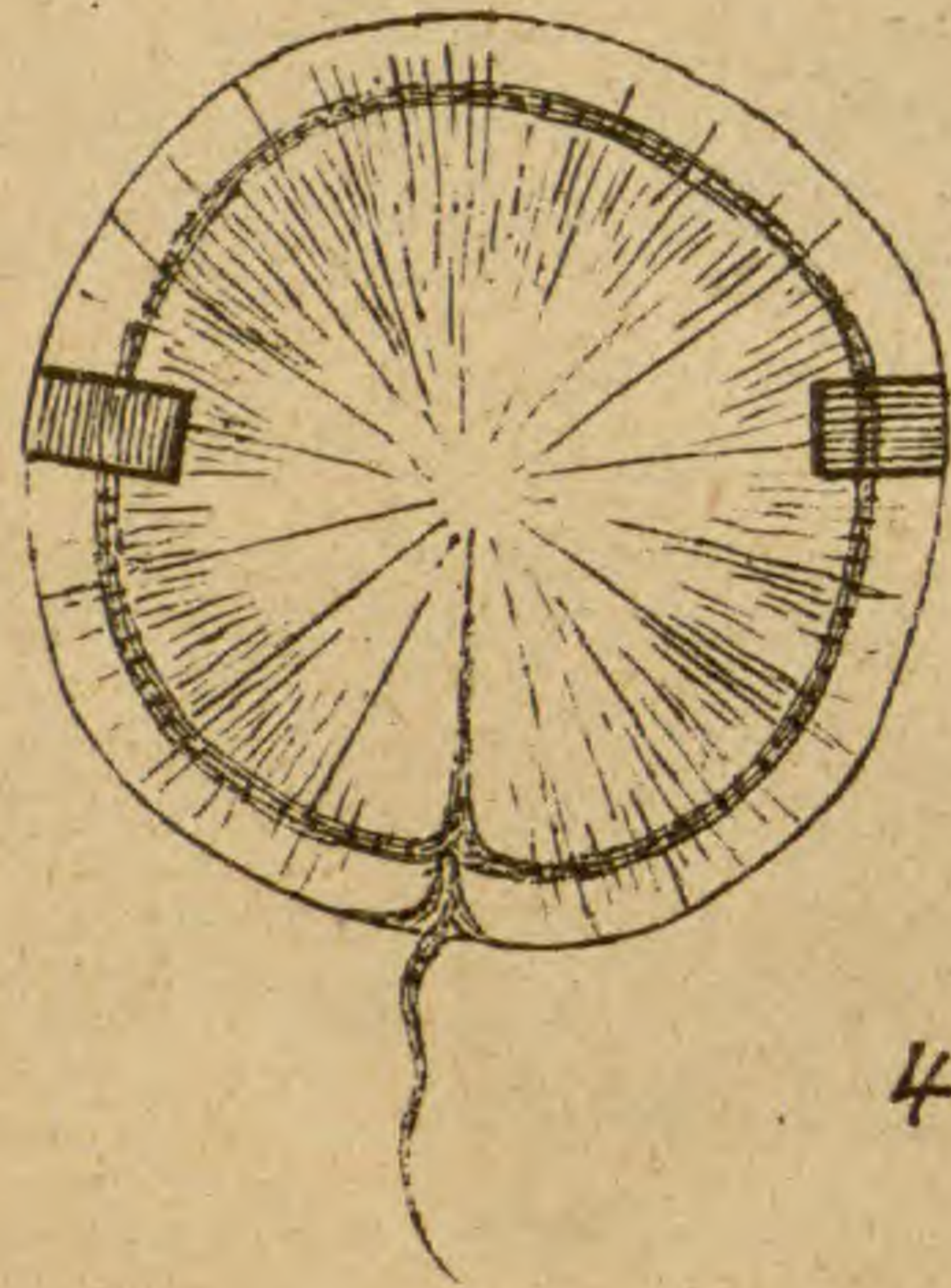


Fig. 4. *Raphanus sativus*.  
Querschnittsbild der Wurzel.

zum Feststellen von radialen Längsteilungen nötig sind, eignete sich ein Material wie in Fig. 1 und 2 infolge des kleinen Umfanges und der damit verbundenen geringen Aussicht, mehrere Cambiumzellen zugleich tangential zu schneiden, nicht. Hierzu benützte ich Ausschnitte von *Raphanus*, wie sie Fig. 3 b und 4 b zeigen. Die Schnitte liegen bei 3 b in der Richtung bzw. parallel der schraffierten Fläche. Bei 4 b und auch bei 4 a und 1 a und b muss man es sich so vorstellen, als ob man von oben auf die Schnitte und in deren Richtung sehen würde, dass also hier die angegebenen Schraffierungslinien als obere Kanten der Schnitte zu denken sind. Zu horizontalen Querschnitten konnten Ausschnitte wie in Fig. 3 und 4 als auch Stücke wie Fig. 1 a und b benützt werden. Es muss jedoch dabei darauf geachtet werden, dass die Schnitte genau horizontal, also senkrecht zur Längsaxe der Sprosse bzw. Wurzeln angelegt wurden.

Je nach der Härte und Güte des Materials wurden die Schnitte verschieden dick angefertigt. Die vorkommenden Masse sind 10 $\mu$ , 12 $\mu$ , 15 $\mu$  und 20 $\mu$ .

Diese auf dem beschriebenen Wege erhaltenen Schnitte wurden sodann auf Kerne und Membranen gefärbt, um diese deutlich hervortreten zu lassen. Als die hierzu beste Methode fand ich die Färbung der Kerne mit Hämatoxylin verbunden mit der Nachfärbung mit Eosin in Nelkenöl für die Membranen. Doch es liessen sich auch mit andern Färbungsmitteln gute Resultate erzielen, nämlich mit Safranin sowohl wie mit Gentianaviolett und auch Rutheniumrot. Letzteres färbt besonders die Membranen der Cambiumzellen gut. Aufbewahrt wurden die Schnitte in Canadabalsam.



## FORM DER CAMBIUMZELLEN.

Den eigentlichen Untersuchungen vorausnehmen will ich eine kurze Beschreibung der Form der Cambiumzelle, wie sie sich uns auf den verschiedenen Schnitten zeigt. Im allgemeinen dürfte sie wohl hinreichend aus den Lehrbüchern bekannt sein. Im Typus ist sie bei allen Pflanzen gleich. Die Angaben FITTINGS (Lehrb. d. Bot. 15. Aufl. p. 226) stimmen mit meinen in Fig. 5 dargestellten Bildern im Typus überein.

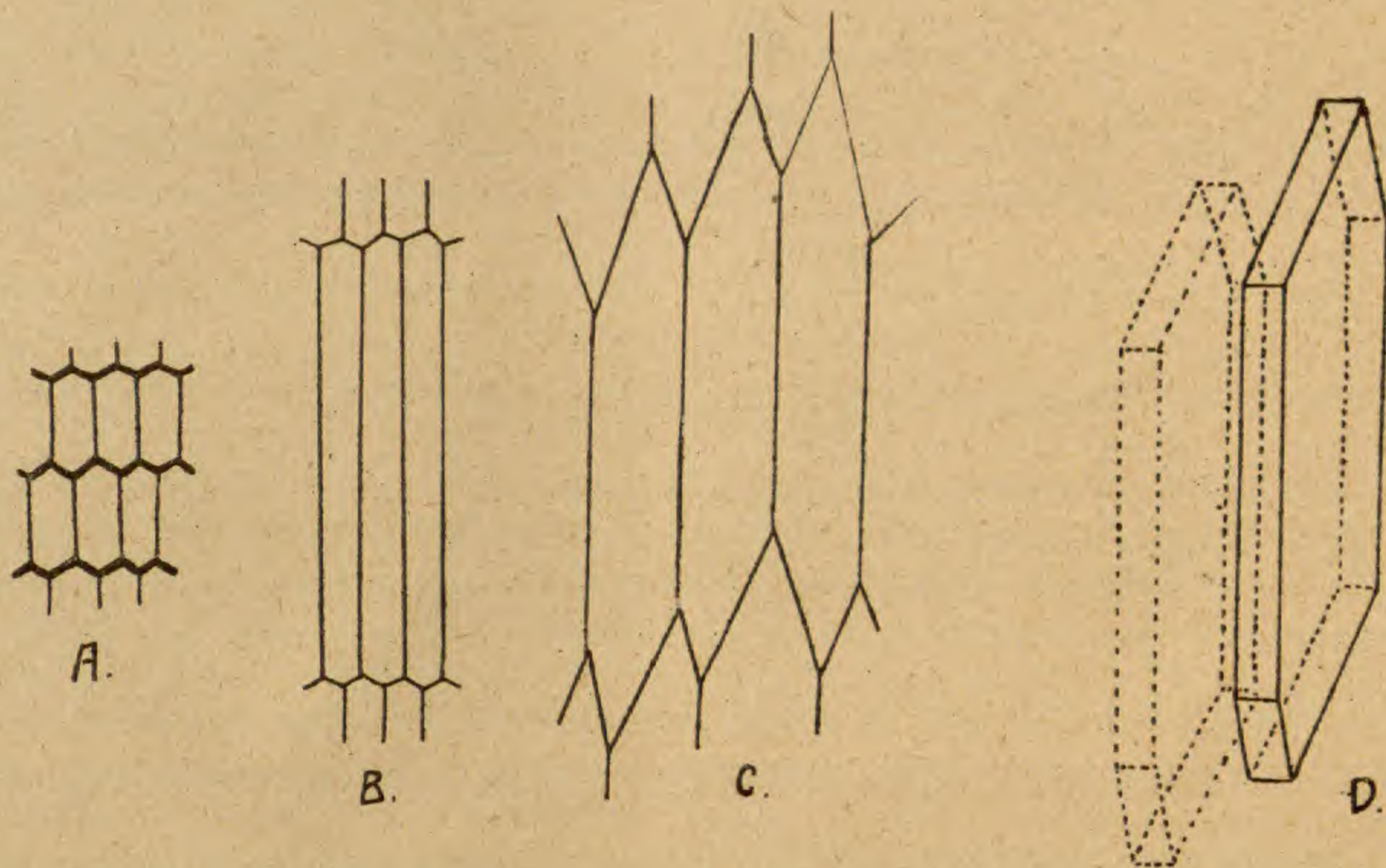


Fig. 5. Form der Cambiumzellen.

FITTING schreibt: "Die meristematischen Cambiumzellen des Verdickungsringes, die lückenlos verbunden sind und radiale Reihen bilden, pflegen die Gestalt langgestreckter, in tangentialer Richtung mehr oder weniger abgeplatteter Prismen zu haben mit beiderseits meiselförmig zugeschärften Enden, deren scharfe Kanten radial gestellt sind, so dass die Zellform auf Tangential-, Radial- und Querschnitten ganz verschieden erscheint. Die tangentialen Wände, die die polygonalen oder rhombischen Grundflächen der Prismen bilden, sind dünn, die radialen, die senkrecht auf den Grundflächen stehen, dagegen ziemlich dick und oft getüpfelt".

Fig. 6 d zeigt die Cambiumzelle in körperlicher Ansicht. Einen horizontalen Querschnitt gibt Fig. 5 a wieder, während 5 b einen radialen Längsschnitt und 5 c einen tangentialen Längsschnitt durch Cambiumzellen zeigt. Doch diesen Abbildungen ist hinzuzufügen, dass besonders 5 c und 5 d zur besseren Deutlichkeit etwas schematisiert sind. Im übrigen sind auf Tangentialschnitten, ausser dem eigentlichen Typus der Fig. 5 c alle möglichen Abweichungen zu finden, wie sie ein Blick auf die Tafel 6 zu erkennen gibt.

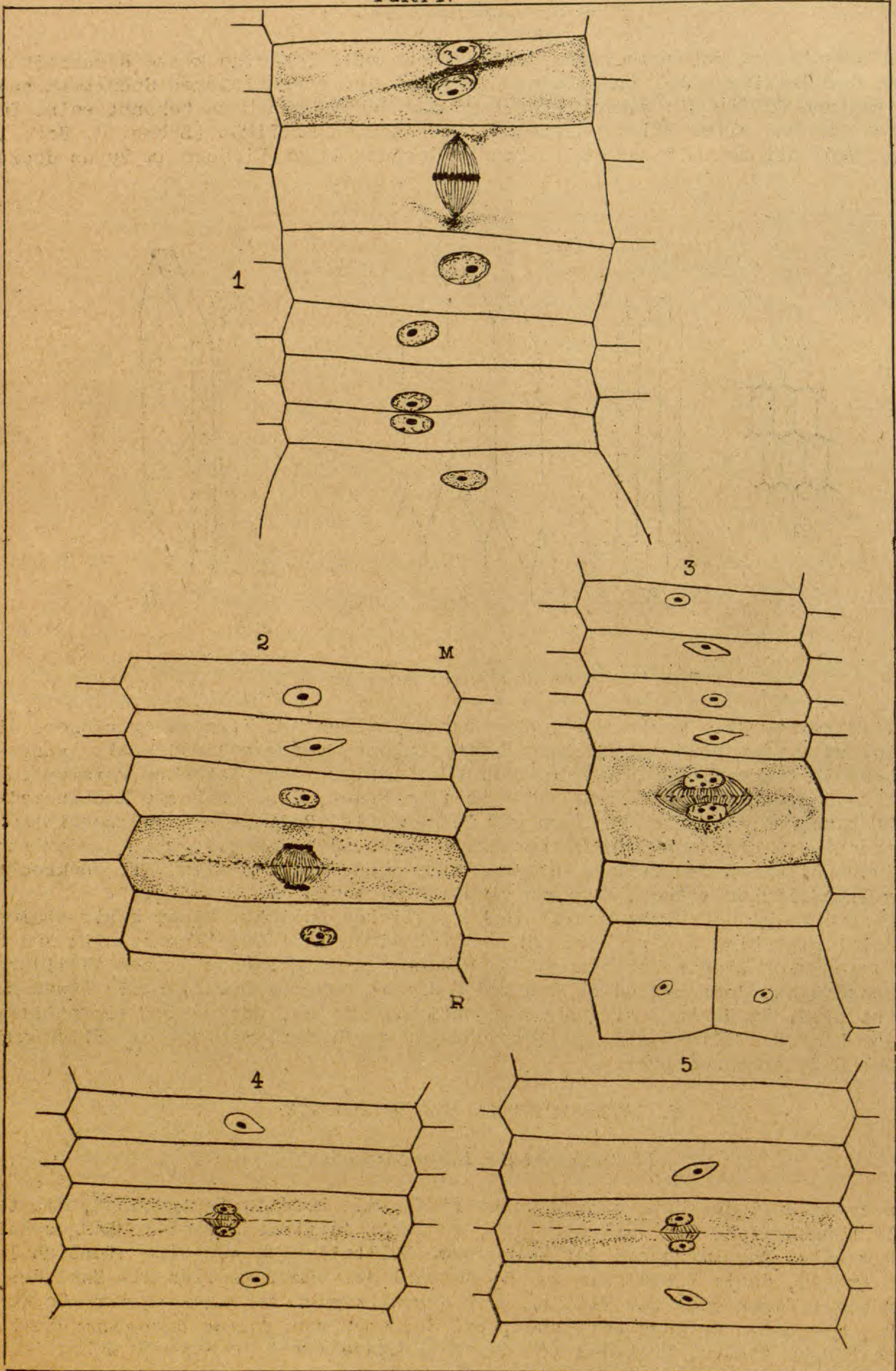
## C. UNTERSUCHUNGEN UND ERGEBNISSE.

## 1. Tangentiale Längsteilung.

Der erste Fall der Untersuchungen betrifft, wie bereits festgesetzt, die tangentielle Längsteilung der Cambiumzellen, zu deren Auffindung radiale Längsschnitte gemacht wurden. Das Aufsuchen der Kern- bzw. Zellteilungen war eine ziemlich langwierige Arbeit, da im Verhältnis zur Gesamtzahl der Cambiumzellen die Zahl der in Teilung begriffenen oder zur Teilung sich anschickenden sehr gering war. So konnte ich z.B., wie schon anfangs berichtet, bei Rhizomen von *Asarum europaeum* überhaupt keine Teilungen finden, trotzdem ich ca. 20 Präparate mit je etwa 30 Schnitten



Tafel 1.





angefertigt hatte. Von *Phaseolus* hatte ich sogar ca. 80 Präparate mit je etwa 20 Schnitten hergestellt, und auch dabei war die Anzahl der gefundenen Teilungen keine grosse. Diese grosse Menge der Schnitte von *Phaseolus* rührt zwar hauptsächlich daher, dass ich zur Untersuchung und Feststellung der Zeit, in der Kernteilungen stattfinden, binnen 24 Stunden alle 2 Stunden, also 12 mal, verschiedenes Material fixierte, das unter den gleichen Lebensbedingungen stand. Das Ergebnis dieser Untersuchungen war, wie ich an dieser Stelle bemerken will, nicht ganz so ausgefallen, wie ich hoffte. Die Schuld lag wohl zum Teil daran, dass *Phaseolus multiflorus* für diese Sache nicht voll geeignet war. Aber soviel hat sich doch gezeigt, dass ich Kernteilungen nur in der Zeit von 3<sup>30</sup>- 7<sup>30</sup> Vorm. fand. Es ist daraus zu schliessen, dass Kernteilungen hier hauptsächlich in den frühen Morgenstunden stattfinden, wie ja auch laut dem Urteil verschiedener Autoren in dieser Zeit das Hauptwachstum vor sich geht. Ich sagte "hauptsächlich", weil ich auch mitunter zu andern Tageszeiten vereinzelt Kernteilungen gefunden habe. Die meisten waren aber auch bei den andern untersuchten Pflanzen aus der Fixierungszeit von 5 - 7 Uhr Vormittags zu finden. Auch bei dem besten Material, *Aesculus*, *Sambucus*, *Phytolacca* und *Raphanus* war das Verhältnis der nachgewiesenen Zahl der Teilungen zur Grösse des Wachstums ein ungleiches. Über die Ursachen dieser Eigenart bin ich mir nicht klar. Ob die Fixierungsflüssigkeit schuld ist, weil sie vielleicht nicht schnell genug durchdringt, oder ob sonst ein Mangel irgendwo vorhanden ist, konnte ich nicht erkennen. Doch mag dem sein wie es wolle, die Hauptsache ist wohl die, dass es gelungen ist, Kernteilungen zu finden. Und gerade d. zuerst zu behandelnden tangentialen Längsteilungen traten am häufigsten gegenüber den andern Teilungen auf. Es liegt ja auch in der Natur der Sache, dass diese Teilungen für das Dickenwachstum am notwendigsten sind.

Wie nun ein Blick auf Tafel I (Seite 120) zeigt, handelt es sich bei diesen Teilungen um die gewöhnliche indirekte Kernteilung, die typische Karyokinese. Von dieser sind alle besonderen Stadien gefunden worden, sodass es mir möglich war, ein Gesamtbild des Verlaufs der tangentialen Längsteilung zu geben, wie es auf Tafel I Abb. 1 - 5 zu sehen ist. Figur 1 zeigt im Kern der zweiten Zelle von oben die Bildung der Kern- oder Äquatorialplatte mit den Chromosomen und den Stütz- und Spindelfasern. Über die Anzahl der Chromosomen bei den verschiedenen von mir untersuchten Pflanzen werde ich am Schluss einige Angaben machen. Bei Fig. 2 haben sich die Chromosomen bereits getrennt und sind nach den Polen gewandert. In Fig. 3 sehen wir, wie die Tochterkerne in Bildung begriffen sind. Das wichtigste von Fig. 2 aber ist das Auftreten der Teilungswand, deren volles Zustandekommen die folgenden Figuren zeigen. Denn wenn auch die Teilung theoretisch schon bekannt war, durch die Annahme, zu der man durch die Überlegung kam, dass zur Vergrösserung des Cambiums unbedingt eine Vermehrung der Zellen durch Teilung stattfinden muss, so war es stets noch eine offene Frage, wie die Teilung vor sich geht, besonders wie und wo die neue Zellwand bei der Längsteilung entsteht. Ob von der Mitte, also vom Kern aus, oder von dem Kern sowohl wie von den Wänden aus, oder ob sie stückweise vom Plasma gebildet wird. Bekanntlich geht bei den Zellen, wo der Kern fast die ganze Zelle ausfüllt, d.h. der Mehrzahl der embryonalen Zellen, die Bildung der Wand vom Kern aus. Fig. 2 und die folgenden Figuren zeigen nun, dass die neue Zellwand auch hier zuerst zwischen den neuen Kernen gebildet wird und von da aus die Zelle der Länge nach durchwächst bis zum Zusammentreffen der oberen bzw. der unteren Querwand. Figur 2 zeigt auch, wie sich das Plasma vom Kerne aus nach beiden Seiten abnehmend verdichtet, scheinbar als Vorbereitung für die wachsende Wand. In Fig. 4 hat die Teilungswand bereits die Hälfte der Zelle nach beiden Seiten durchwachsen, und in Fig. 5 ist sie nahe daran, mit den Querwänden der Mutterzelle zu verwachsen. Als Endstadium kämen die beiden in Fig. 1 am Rande des Cambiums rindenwärts (R) gelegenen Cambiumzellen inbetracht, wo die Wand und die Kerne fertig sind; nur die beiden Kerne liegen noch, die Teilungswand bzw. die neue Wand berührend, einander gegenüber. Bei fast allen diesen Figuren ist noch zu beobachten, dass die Zelle, die sich zur Teilung anschickt, sich zuvor in die Breite ausdehnt hat. Auf diese Erscheinung näher einzugehen halte ich für unnötig, da ihr Zweck und ihr Grund zu offensichtlich ist.



Figur 1, 4 und 5 sind Schnitten von *Phaseolus multiflorus* und Fig. 2 und 3 von *Aesculus Hippocastanum* entnommen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich zur Gegenüberstellung an die Teilungsvorgänge erinnern, wie sie uns STRASBURGER von *Epipactis palustris* einerseits und von *Spirogyra* andererseits beschreibt.

## 2. Initialentheorie.

Wenn auch die Frage nach den Initialen im Cambium nicht zu dem eigentlichen Thema meiner Arbeit gehört, möchte ich doch, im Anschluss an die tangentialen Längsteilungen und an Hand des verarbeiteten Materials nachzuweisen versuchen, ob und inwieweit die verschiedenen Initialentheorien, wie wir sie besonders von SANIO, (1), SCHOUTE (6) und RAATZ (4) kennen, hier anwendbar sind oder nicht.

Dabei stehen sich vor allem folgende theoretische Fragen gegenüber: Gibt es nur eine Initiale oder gibt es mehrere Initialen, oder gibt es überhaupt keine Initialen im engeren Sinne? Wie steht es mit dem Vorhandensein von Tochterinitialen und deren Teilungsfähigkeit?

Ich habe bereits in der Einleitung diese Frage kurz gestreift, als von der Frage der Zellteilungen und ihrer Behandlung in der Literatur die Rede war. Hier nun handelt es sich speziell um die Initialentheorien. Dabei war wiederum SANIO der erste, der sich mit dieser Frage beschäftigte. Seine Theorie geht dahin, dass es im Cambium nur *e i n e* Initiale gibt, d.h. dass Holz und Bast aus derselben Zelle stammen, die nach beiden Seiten abwechselnd Tochterzellen abgibt, die sich in der Regel einmal, in seltenen Fällen zweimal teilen, worauf sie zum Bst bzw. Holz übertreten. Als positiven Beweis dafür führt er die Radialreihen an. Er sagt (p. 58): "Dafür, dass jede Bast- und Holzzellenreihe nur eine Mutterzelle im Cambium hat, durch deren Teilungen nach aussen Bast-, nach innen Holzelemente gebildet werden, spricht:

1. Dass die radialen Reihen des Holzes sich durch das Cambium in den Bast fortsetzen;

2. Wenn durch radiale Teilung der Cambiumzellen die Holzreihen verdoppelt werden, so verdoppeln sich auch die Bastreihen, sodass also die beiden Tochter-Holzreihen sich durch das Cambium in zwei Tochter-Bastreihen fortsetzen. Bei der Annahme *e i n e r* Mutterzelle ist dies selbstverständlich, bei der Annahme von 2 oder mehr Mutterzellen tritt schon die besondere, also gezwungene Erklärung hinzu, dass sich in diesem Falle die beiden Mutterzellen einander entsprechen und sich gleichzeitig radial teilen."

Als dritten Beweis führt SANIO stäbchenförmige Körper an, die nach Art von Leitersprossen von einer Wandung zur anderen durch das Lumen ausgespannt sind. Daraus, dass diese stäbchenförmigen Körper im Cambium entstehen und eine Reihe durch das Holz einerseits, durch die Bastzellen derselben Höhe andererseits bilden, schliesst er auf *e i n e* Mutterzelle. Bemerkenswert sind zu diesem Punkt die auf Seite 18 behandelten Ansichten von RAATZ über die Stabbildungen.

Auf negativem Wege tritt SANIO für seine Stabtheorie der *e i n e n* Mutterinitiale ein, indem er entgegen der HARTIGschen Annahme beweist, dass zwei Mutterzellen nicht möglich sind; während HARTIG nämlich angenommen hatte, dass das Holz von einer Initiale ausgeht und der Bast von einer anderen, und dass die beiden Initialen sich in einer tangentialen Ebene berühren, leugnet SANIO die Doppelinitiale und sagt (p. 57): "Wenn die beiden angeblichen Mutterzellen des Holz- und Bastradius mit dem Rücken unveränderlich miteinander verwachsen wären, und nach vorn und hinten Bast- und Holzzellen abschürten, so müsste, da durch jede neue Teilung nicht allein eine Scheidewand, sondern eine ganze den Zellinhalt der Tochterzelle umgebende Zellmembran entsteht, die Scheidewand zwischen den beiden unveränderlichen Mutterzellen, weil sie mit jeder neuen Teilung durch ein Wandstück der Tochterzellen verdickt wird, bei den so zahlreichen Teilungen, die diese Mutterzellen bei starken Stämmen erfahren haben, müssten, sicher mehrere mm dick geworden sein. Statt dessen sind die tangentialen Scheidewände im Cambium entweder sehr zart oder hier und da nicht dicker, als wie sie nach 2 bis 3 maliger Teilung



lung derselben Mutterzelle geworden sein können.

Über das Vorkommen von 3 oder mehr Initialen sagt SANIO an einer Stelle, dass er bei *Pinus silvestris* drei eben tangential geteilte Cambiumzellen gefunden habe, wonach also die Bildungsschicht aus mehr als zwei Zellen zu bestehen scheine. Er geht aber auf diesen Fall nicht weiter ein, da er ein Vorkommen von 3 und mehr Initialen als "überflüssig" und "unwahrscheinlich" nicht glaubt. SCHOUTE führt eine solche Möglichkeit ad absurdum mit den Worten: (6, p. 5) "Drei oder mehr Initialen in einer Reihe kann es nicht geben. Wäre dies nämlich der Fall, so würden entweder durch die Zellteilungen in der mittleren oder den mittleren derselben die eine oder beide äussere Initialen zur Seite gedrängt werden und ihre Tätigkeit müsste erlöschen, sie würden also keine Initialen bleiben, oder die mittleren würden sich garnicht teilen, sodass wir nach einiger Zeit inmitten des Cambiums Dauerzellen finden müssten, was tatsächlich nie der Fall ist".

Auf diese Weise ergänzt SCHOUTE die Beweisreihe der SANIOschen Theorie über das Vorkommen von nur einer Mutterzelle. Indes der Ansicht SANIOs über die Teilungsfähigkeit der Tochterzellen pflichtet er nicht bei. In diesem Punkte scheint ihm von Bedeutung zu sein, was RAATZ aufgrund seiner Untersuchungen über die Stabbildungen in seiner Arbeit: "Die Stabbildungen im sekundären Holzkörper der Bäume u. die Initialentheorie" aufgestellt hat. Diese Stäbe sind balkenförmige Körper mit rundem, elliptischem oder länglichem Querschnitt. Man unterscheidet Lang- und Kurzstäbe. Die Langstäbe durchsetzen innradialer Richtung das Cambium und eine Strecke der sekundären Rinde und des sekundären Holzes. Die Kurzstäbe gehen nur durch Holzzellen (ob auch Bastzellen scheint noch nicht festzustehen) und durchsetzen das Cambium nicht. Sie können also nie in Initialen gefunden werden, sondern nur in den Teilungsprodukten der Tochterzellen. Aufgrund des Satzes, dass "die Stabbildungen sich auf alle Tochterzellen derjenigen Mutterzelle vererben, welche sie zuerst enthielt, niemals in zwei aufeinander folgenden Cambiumzellen derselben Radialreihe unabhängig voneinander an derselben Stelle gebildet wurden" konnte RAATZ die Teilungsfähigkeit der Tochterzellen beweisen. Denn alle die Zellen, die von einem Stabe durchsetzt waren, mussten von der nämlichen Mutterzelle abstammen. Diese Ansicht vertrat ja auch SANIO und führte daraus den einen Punkt seines Beweises über die Initialen. Aber wie RAATZ zeigt, stützte er sich auf eine falsche Beobachtung in Bezug auf die Kurzstäbe. Denn während nach ihm die Kurzstäbe nur 1 - 4 Holzzellen durchsetzen, die Teilungsfähigkeit der Tochterzellen also eine geringe ist, fand RAATZ die Kurzstäbe oft in 5, 6, 9 oder noch mehreren Zellen. In einem Präparat fand er sogar einen unzweideutigen Kurzstab, der 47 Zellen durchsetzte, 2 ganze Jahresringe und 2 andere teilweise. Hier war also eine Tochterzelle, die für mehr als 2 volle Jahre vermöge ihrer grossen Teilungsfähigkeit die Initiale an ihrer Tätigkeit hinderte. Denn erst nach dieser Frist gab die Initiale wieder eine Tochterzelle nach dem Holze ab. Eine Tochterzelle von solcher Teilungsfähigkeit muss selbst wieder eine Initiale sein.

Zum weiteren Beweis seiner Theorie führt RAATZ den Begriff des Wendekreises ein, den SCHOUTE folgendermassen definiert: "Der Wendekreis ist der Kreis von Punkten, welche immer im Cambium verharren. Er ist eine Linie, welche über alle Initialen verläuft. Die Teilungsfähigkeit einer Zelle nimmt mit zunehmender Entfernung vom Wendekreis ab".

Aus diesen Untersuchungen von RAATZ über die Teilungsfähigkeit der Tochterzellen und ihren Ergebnissen zieht SCHOUTE den Schluss (8, p. 15): Unsere zweite Frage, die nach der Teilungsfähigkeit der Tochterzellen, können wir somit durch diese schönen Untersuchungen für völlig gelöst halten; es ist also erwiesen, dass die Tochterzellen in einer mittleren Zone sich sehr lebhaft teilen, nach Holz und Bast zu wird die Schnelligkeit eine viel geringere".

Es bestehen aber auch zwischen SANIO und RAATZ bedeutende Unterschiede in der Auffassung des inneren Charakters der Initialen gegenüber den andern Cambiumzellen. Nach SANIO - und dies ist die herrschende Ansicht - ist die Initiale nicht nur durch ihre Lage vor den andern Cambiumzellen ausgezeichnet, sondern auch durch innere individuelle Eigenschaften, durch die schon genannte ungleich grössere Teilungsfähigkeit und ihren nicht differenzierten Charakter. Sie allein nur ist neu-



tral, während ihre Tochterzellen schon Bastzellen oder Holzzellen sind, wenn auch ihre Eigenschaften als solche noch nicht sichtbar ausgeprägt sind.

RAATZ hingegen betrachtet das Cambium "lediglich als eine Schicht gleichwertiger Zellen, "unter denen in jeder Radialreihe zwar nur eine Zelle die "dauernd teilungsfähige Cambiummutterzelle" sein kann, was aber nur beruht auf ihrer lokal bevorzugten Stellung unter den übrigen gleichgearteten Zellen, nicht aber einer individuellen Eigentümlichkeit, etwa einer ungleich schnelleren Teilungsfähigkeit oder dergleichen".

Mit dieser Theorie von RAATZ glaubt SCHOUTE nicht einig sein zu können, sondern fügt den Satz hinzu: "Dass die Tochterzellen äusserlich und in ihrer Teilungsfähigkeit sich nicht von den Initialen unterscheiden, ist doch noch kein Beweis für ihre Gleichwertigkeit in ihren innern Eigenschaften". Er schliesst die Behandlung dieser Frage mit den Worten: "Wir können also nur bemerken, dass über dieses sehr wichtige Problem zur Zeit nichts näheres bekannt ist".

Eigentlich Neues in der Initialenfrage bringt auch die Definition FITTINGS in der 15. Auflage des Bonner Lehrbuchs, p. 126, nicht, wo es heisst: "In dem mehrschichtigen Cambiummantel ist eine mittlere Zellschicht, die Initialschicht. Ihre Zellelemente, die in radialer Richtung wachsen, bleiben dauernd meristematisch und geben durch fortgesetzte Teilungen mittels tangentialer Scheidewände Tochterzellen (Gewebe-mutterzellen) in radialer Richtung nach aussen, in viel grösserer Zahl aber nach innen ab. Diese Tochterzellen werden ihrerseits, meist nach weiteren tangentialen Teilungen und nach oft starkem Längen- und Dickenwachstum, allmählig zu sekundären Dauerzellen, deren Formen vielfach garnicht mehr den embryonalen Cambiumzellen ähnlich sind".

Aufgrund meiner Untersuchungen und ihrer Ergebnisse neige ich eher der Ansicht von RAATZ über das Cambium als einer "Schicht gleichwertiger Zellen" zu, wenn ich auch nicht in allem seinen Ausführungen beipflichten kann.

Wenn aber die Cambiummutterzelle laut SANIO in der Mitte der Cambiumzone liegen soll, so muss abwechselnd die eine der beiden Tochterzellen Mutterzelle werden, d.h. einmal die äussere, einmal die innere, während die andere sich differenziert und zwar im ersten Falle zu Holz, im zweiten Falle zu Bast.

In diesem Sinne fasst SANIO die Zellbildung auf, denn er schreibt (1, p. 60): "Das Hauptgesetz im Cambium ist also folgendes: Von den beiden durch tangentialen Teilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen verbleibt entweder die obere (äussere) als Cambiummutterzelle, während die untere (innere), sich noch einmal tangential teilend, als Zwilling zum Holz übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Teilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen nur die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal teilt und als Zwilling zum Bast übertritt. Indem beide Fälle miteinander abwechseln, entstehen nach aussen Zellzwillinge für den Bast, nach innen für das Holz". Nun kommt es aber doch vor, dass entweder das Holz oder der Bast - in der Regel das Holz - schneller wächst, also entweder nach der Holz- oder Bastseite mehr Tochterzellen gebildet werden müssen. Dann muss notwendigerweise die Mutterzelle ausserhalb der Mitte der Cambiumschicht zu liegen kommen. In diesem Falle müsste diejenige Tochterzelle zur Cambiummutterzelle werden, die nach der langsamer wachsenden Seite liegt, also in der Regel die äussere der beiden jeweiligen Tochterzellen. Da aber doch auch nach dieser Richtung von Zeit zu Zeit Teilungen stattfinden müssten, sofern kein Wachstumsstillstand nach der einen Seite eintreten soll, was wohl kaum jemals der Fall ist, so müsste auch zuweilen die andere Tochterzelle, also die innere, zur Mutterzelle werden. Zwei Beispiele mögen diese Vorgänge veranschaulichen.

In Fig. 6, Seite 125, haben wir bei a die Initiale vor der Teilung. In b hat sich diese tangential längs geteilt. Nehmen wir nun an, dass die schraffierte, also die linke der beiden Tochterzellen zur Mutterzelle wird, bzw. als solche verbleibt, so muss die punktierte, also die rechte, zur Holzzelle werden. Ist rechts die Holzseite und links die Bastseite (für alle Abbildungen bei Fig. 6 und 7), so wäre also in 6 b eine neue Holzzelle gebildet worden. In c wechselt der Vorgang und es wird eine Zelle nach der Bastseite abgegeben. Durch diesen



Wechselvorgang, wie er aus den folgenden Bildern d, e, f und g zu ersehen ist, entsteht ein symmetrisches Cambium, da die Mutterzelle stets die Mitte innehält. Bast und Holz vermehrt sich auf diese Weise gleichmässig.

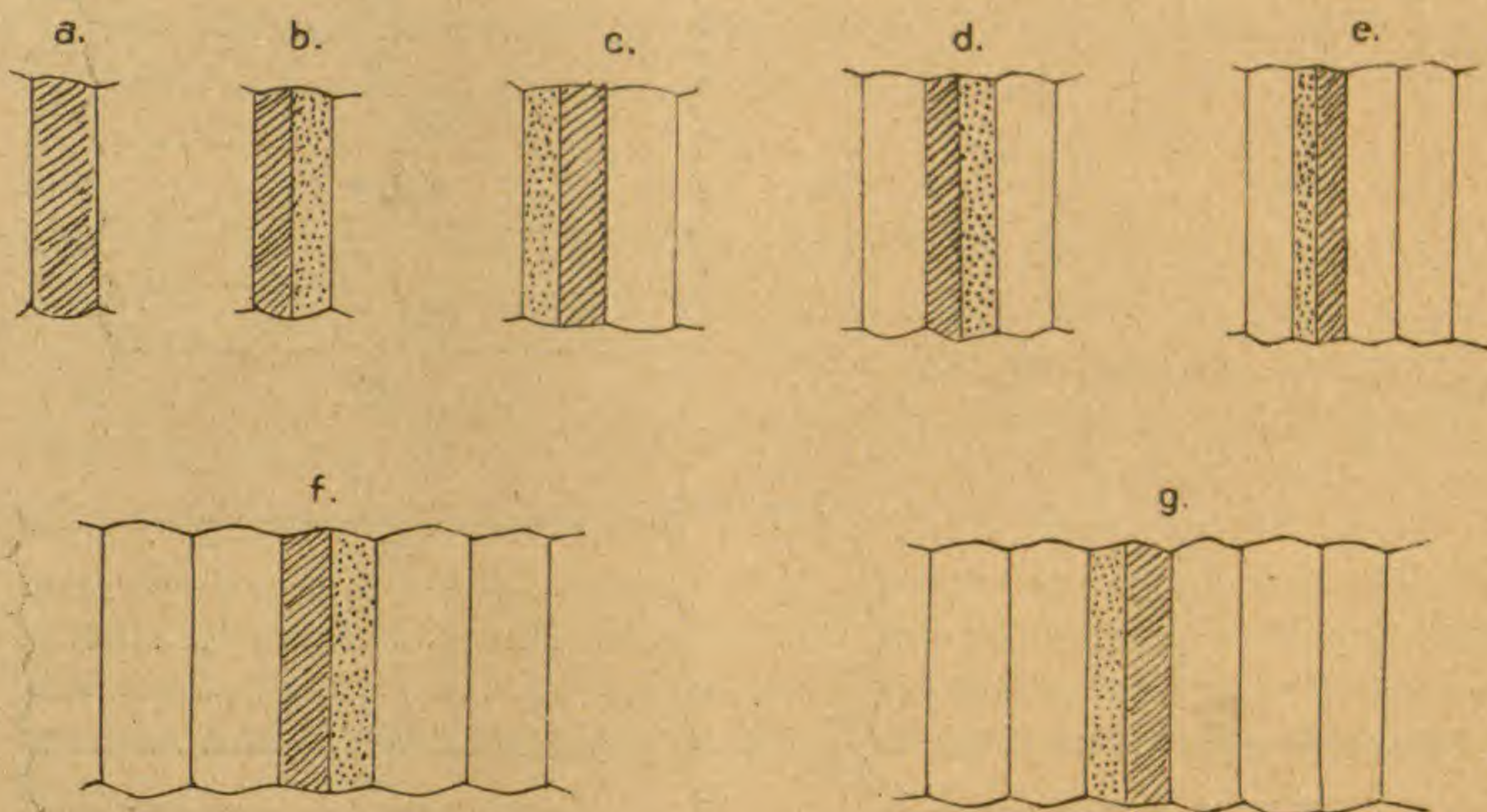


Fig. 6. Schema zur Initialenfrage. s. Text.

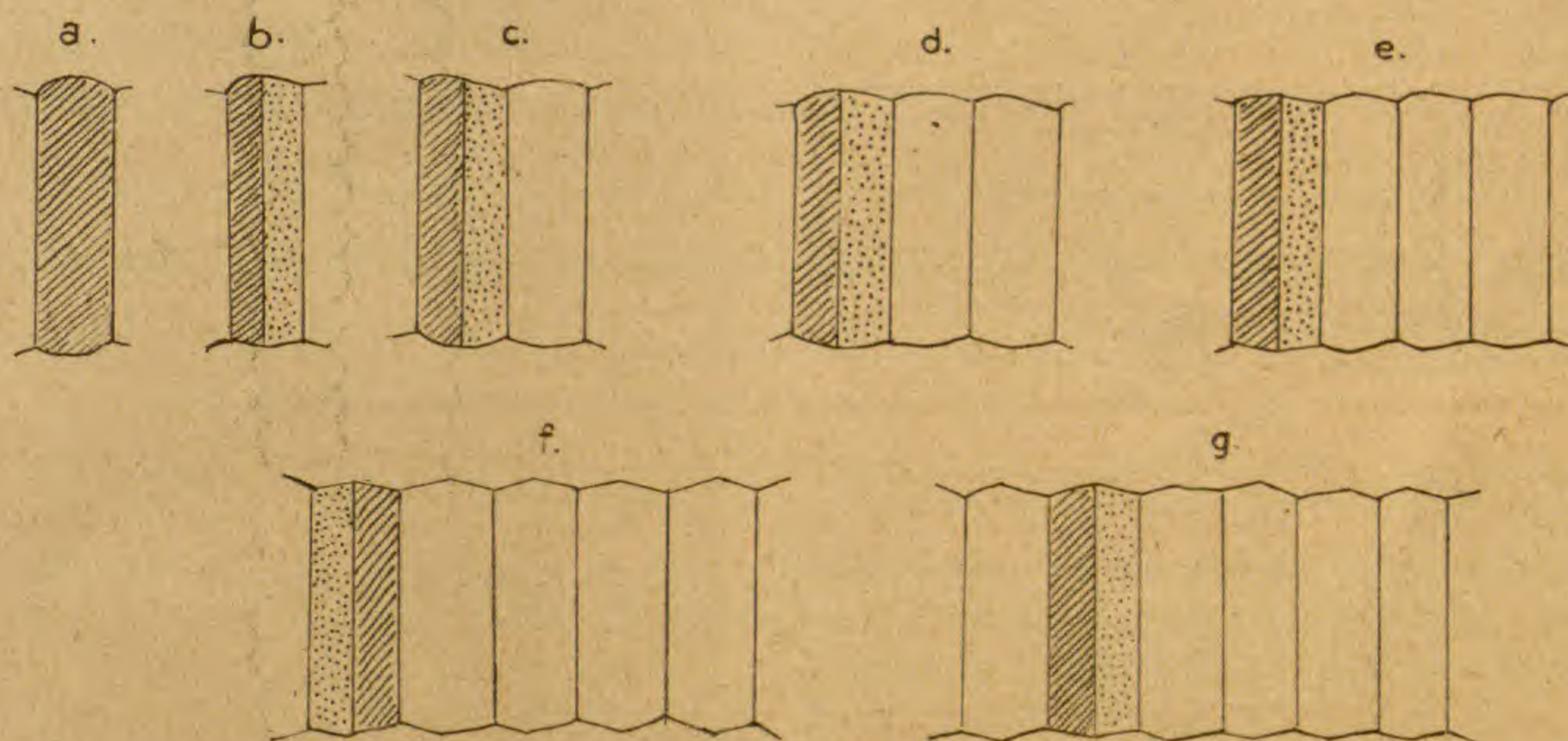


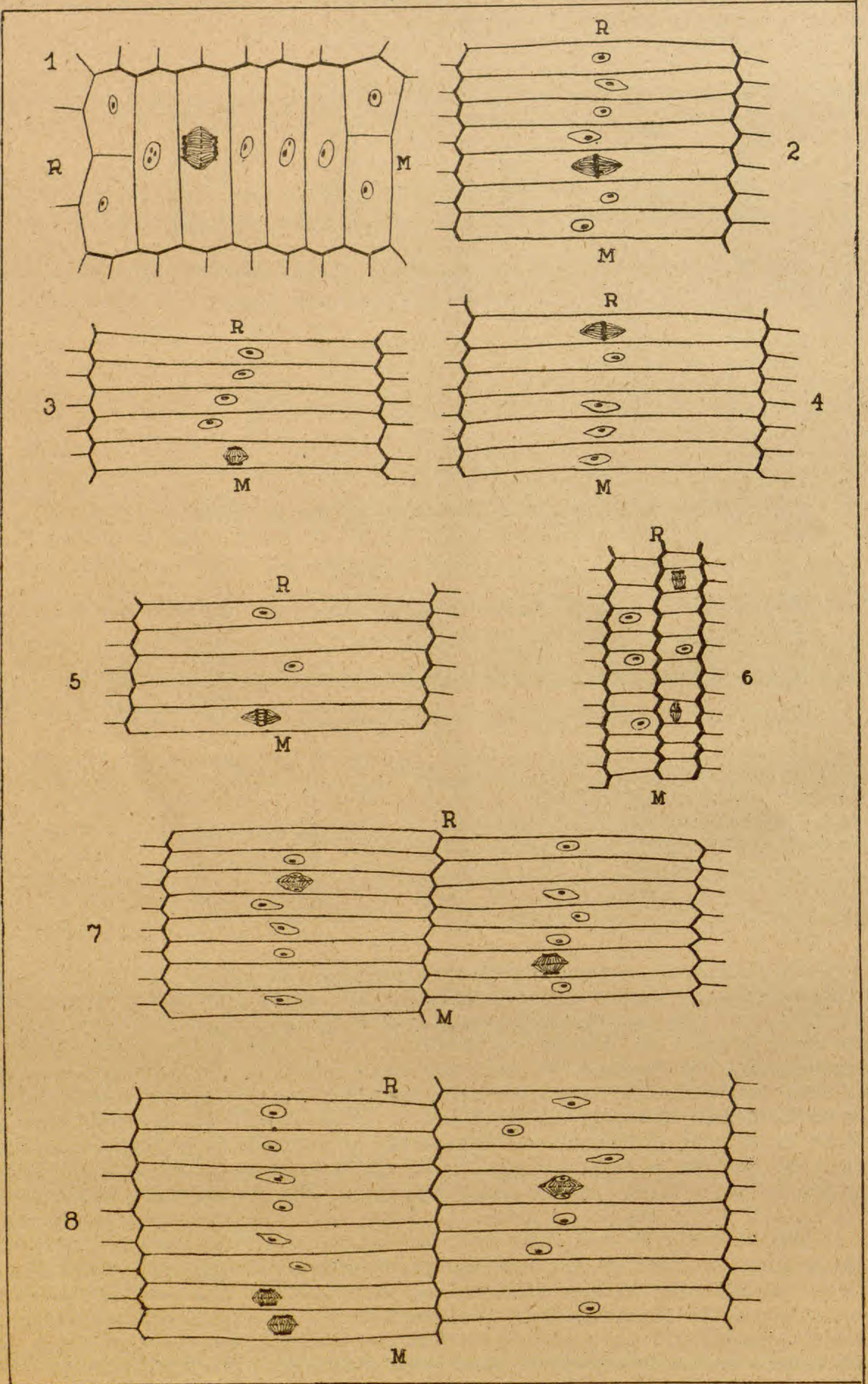
Fig. 7. Schema zur Initialenfrage. s. Text.

Zeichenerklärung: schraffiert = Mutterzelle; punktiert = zum Holz bzw. zum Bast übertretende Tochterzelle.

Ein anderes Bild zeigt Fig. 7. Zwar stimmt a und b mit Fig. 6 überein, da auch hier die linke Tochterzelle den Mutterzellcharakter beibehält und die rechte zur Holzzelle wird. Dieser Vorgang wechselt nun aber nicht wie in 6, sondern er wiederholt sich in 7 c, d, e. Es findet hier also eine einseitige Vermehrung nach dem Holz hin statt, wie es ja auch in Anbetracht des stärkeren Wachstums des Holzes gegenüber dem Bast in Wirklichkeit geschehen muss. Die Mutterzelle würde jetzt nicht mehr in der Mitte liegen, sondern am Rande des Cambiums nach der Bastseite. Der bereits angedeuteten Überlegung, dass selbstverständlich auch Tochterzellen von Zeit zu Zeit nach dem Bast produziert und abgegeben werden müssen, würde Fig. f gerecht werden. Es ständen jetzt 4 Holzzellen, d.h. für das Holz bestimmte Cambiumzellen einer Bastzelle (Bastcambiumzelle) gegenüber. Die Initiale ist wieder etwas nach der Mitte gerückt. Fig. g stellt wieder den Vorgang von b, c, d und e dar. Genau so gut könnte man auch annehmen, dass sich nochmals eine Cambiumzelle für den



Tafel 2.





Bast gebildet hätte. Das Verhältnis wäre dann immer noch wie 2 : 4.

Die Gegensätzlichkeit dieser beiden Schemata tritt ohne weiteres klar hervor. Denn während das eine eine deutliche Regelmässigkeit der Zellbildung nach der Holz- und Bastseite zu erkennen gibt, wie sie SANIO als "Hauptgesetz der Zellbildung" aufstellt, zeigt das andere eine mehr oder weniger grosse Regellosigkeit.

Zwei Fragen schliessen sich an diese Beobachtungen an:

1. Welches der beiden Schemata ist das wahrscheinlichere?

2. Wie erklären wir uns die Fähigkeit der Mutterzelle, sich so zu teilen, dass einmal eine Tochterzelle nach dem Holz, einmal nach dem Bast gebildet wird?

In Anbetracht des Umstandes, dass zum Holz mehr Zellen übertreten als zum Bast, die Mutterzelle also nach dem Holz mehr Zellen bilden muss, ist ein Teilungsvorgang, wie ihn Schema I. darstellt, als ausgeschlossen zu betrachten, es sei denn in Fällen, bei denen Holz und Bast gleichmässig ausgebildet sind. Ob es jedoch solche Fälle gibt, ist mir nicht bekannt. Wenn man andererseits in Tafel 2 die einzelnen Abbildungen beobachtet und sieht, wie unregelmässig die Kernteilungen in den Cambiumschichten verteilt sind, und dazu noch in Betracht zieht, dass in Abbildung 8 zwei Zellen, die nebeneinander liegen, zu gleicher Zeit sich in tangentialer Teilung befinden, so ist wohl ohne weiteres klar, dass hier die SANIOsche Theorie nicht anzuwenden ist.

Zu den Abbildungen der Tafel 2 würde eher das 2. Schema passen. Denn hier wird der Initiale Gelegenheit gegeben, je nach Bedarf mehr nach der einen oder der anderen Seite neue Zellen auszubilden. Dies entspricht, wie wir gesehen haben, eher der Wirklichkeit.

In allen diesen Fällen gehen wir von der Annahme aus, dass nur eine Zelle mit grosser Teilungsfähigkeit vorhanden ist, die als die Initiale bezeichnet wird. Dem entsprechend müsste man annehmen, dass eine Cambiumzelle, die man auf Schnitten in Teilung antrifft, eine Initiale ist. Nun vergleiche man damit die Abbildungen auf Tafel 2, die mit Ausnahme von Fig. 6 radialen Längsschnitten entnommen sind, und zwar nr. 1 von *Sambucus nigra*, nr. 2 und 3 von *Phytolacca decandra*, nr. 4 - 8 von *Raphanus sativus*. Fig. 6 stammt aus einem horizontalen Querschnitt von *Raphanus*. Was an diesen Abbildungen hauptsächlich auffällt, ist die Tatsache, dass kaum in einem Fall, auch wenn man die Abbildungen von Tafel 1 und Tafel 3 Fig. 1 - 4 noch dazu nimmt, die Zelle, in der die Kernteilung stattfindet, direkt in der Mitte des Cambiums liegt; sondern meistens treffen wir sie mehr seitwärts an, so in Fig. 1: 2/5 rindenwärts, in Fig. 5: 3/7 markwärts, in Fig. 4: 3/8 rinden- und 2/7 markwärts, in Fig. 8 rechts 4/8 rindenwärts. Ebenso verhält es sich mit den Figuren auf Tafel 1 und Tafel 3, 1 - 4. - Doch die auffallendste und am wenigsten zur Theorie der einen Initiale passende Erscheinung ist das Vorhandensein von Kernteilungen in zwei nebeneinander liegenden Zellen, wie es Fig. 8 links zeigt, oder auch von 2 Kernteilungen in derselben Reihe, wie es Abb. 6 zeigt. Hieraus könnte man auf zwei Initialen schliessen, was jedoch von SANIO und SCHOUTE als "unmöglich" widerlegt wurde. Würde man aber die Bemerkung einwenden, dass die Teilungen, die ausserhalb der Mitte des Cambiums liegen, Tochterzellen angehören, so ist dem entgegen zu halten, dass dann die Tochterzellen eine grössere Teilungsfähigkeit besitzen müssten als die Mutterzellen, was wohl kaum anzunehmen ist. Was liegt nach diesen Ausführungen näher als die Annahme, die schon RAATZ und durch ihn NORDHAUSEN vertrat, dass im Cambium überhaupt keine durch Lage und Teilungsfähigkeit sich vor den übrigen Cambiumzellen unterscheidende Zelle vorhanden ist, eine sogenannte Initiale, sondern dass allen die Fähigkeit, sich zu teilen, gleich innewohnt?

Es bleibt nun noch übrig, die zwei auf dieser Seite oben gestellte Fragen zu beantworten und sie, bzw. deren Antwort, entsprechend der eben gegebenen Erklärung der Cambiumzellen auf diese insgesamt anzuwenden.

Von direkten äusseren Einflüssen, die einer Cambiumzelle die Fähigkeit zur Teilung verleihen könnten, kann wohl nicht die Rede sein. Denn wenn auch das Wachstum einer Pflanze von äusseren Bedingungen wie Ernährung u.a. abhängt und beeinflusst wird, und beide in engem Zusammenhang miteinander stehen, so kann doch, falls die Wachstumsbedingungen auch gegeben sind, ein direkter Anlass zur Zellvermehrung dadurch nicht bestehen. Ganz und gar nicht kann ein äusserer Anlass ange-



nommen werden bei den Teilungsvorgängen der Initialen entsprechend der gestellten Frage. Denn der Holz- oder Bastkörper, der erst werden soll, kann nicht die Cambiumzelle dazu veranlassen, ihm seine Zellen zu produzieren. Diese Eigenschaft d. Cambiumzelle muss und kann nur eine innere sein, wie auch SANIO sie ihr zuschreibt. Nur von innen heraus kann die Cambiumzelle, angetrieben und geleitet von dem uns verborgenen inneren Gesetz der Natur, ihre verschiedene Tätigkeit ausüben. Und ich meine, wenn SANIO der Initialen diese innern Eigenschaften zuschreibt, so kann man, nach dem, was wir über Initialen und Cambiumzellen gehört haben, mit demselben Recht allen Cambiumzellen dieselben innern Eigenschaften zuerkennen. Es erübrigt sich dann das theoretische Produkt der Mutter- und Tochterzelle bzw. der Mutter- und Tochter-Initialen. Freilich müsste dann noch eine Erklärung darüber gefunden werden, wie es kommt, dass, wenn doch alle Cambiumzellen gleich stark teilungsfähig sind, die Cambiumzone immer ihre Grenzen beibehält. Nun, erstens ist nicht gesagt, dass die Cambiumzellen ihre gleiche Teilungsfähigkeit in gleich grossem Masse ausnützen, und zweitens muss wohl auch die Initialentheorie es dem ordnenden Gesetz der Natur überlassen, dass die Cambiumschicht nie über ihr gebührendes Mass hinausgeht. Eine ungefähre Lösung dieser Frage suchte RAATZ in seiner Theorie des Wendekreises zu geben.

Nach alledem lautet die Definition des Cambiums: Das Cambium besteht aus einer Schicht meristematischer Zellen, bei denen kein Unterschied in der Teilungsfähigkeit vorhanden ist. Beim Verlassen der Schichtgrenze verlieren die Zellen ihren cambialen Charakter und differenzieren sich zu Holz- bzw. Bastzellen.

### 3. Horizontale Querteilung.

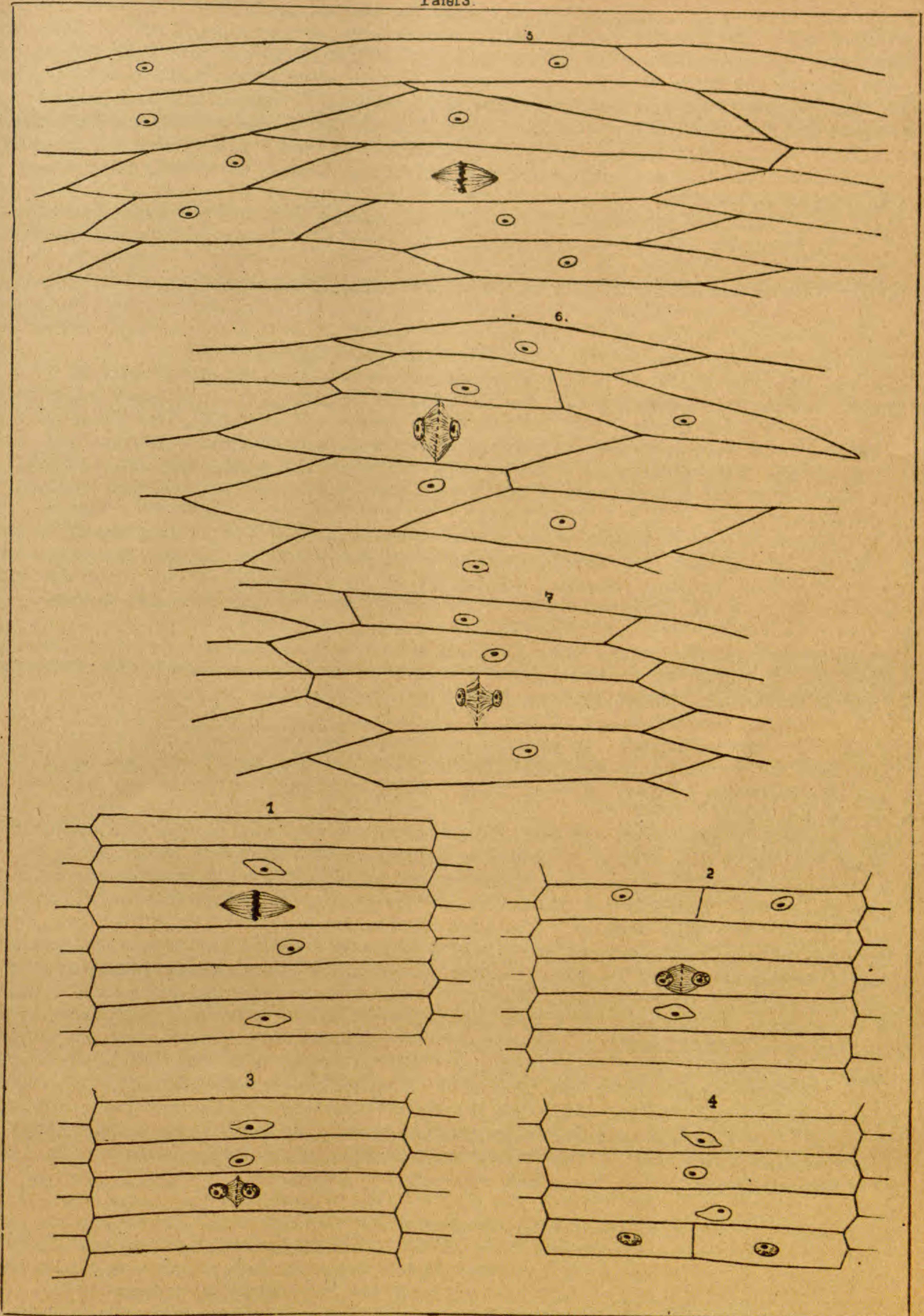
Dieser dritte Punkt meiner Untersuchungen handelt über das Vorkommen und den Zweck der horizontalen Querteilungen. Um sie, vorausgesetzt, dass sie überhaupt vorhanden sind, beobachten zu können, konnte man dieselben radialen Längsschnitte benützen, die zum Aufsuchen der tangentialen Längsteilungen dienten. Auch müssen sie auf tangentialen Längsschnitten zu finden sein. Denn diese beiden Schnittarten geben die Möglichkeit, die horizontalen Querteilungen von zwei Seiten sehen zu können. Naturgemäss ist das Bild des Kernes in beiden Fällen dasselbe, jedoch die Form der Zelle ist verschieden.

Von dem Vorhandensein dieser Teilungen können wir uns auf zweierlei Weise überzeugen, der indirekten und der direkten. Angenommen haben, wie wir schon hörten, auch KLINKEN und NEEFF diese Teilungen, aber nur als Vorstufe zu dem gleitenden Längenwachstum, das, wie ich im nächsten Abschnitt zeigen werde, nur der Ausdehnung in die Breite einer Pflanze dienen soll. Wie aber soll man sich dann das Längenwachstum einer Pflanze erklären? Ich meine nicht das Spitzenwachstum, sondern das Wachstum des Stammes, besonders des jungen Stammes in sich. Es wächst z. B. ein Internodium bei *Sambucus* von der Länge einiger Millimeter heran bis zu einer Länge von 20 - 30 cm. Dabei muss es also doch eine Art von Wachstum geben, die eine Längenzunahme ermöglicht. Allein auf einer Längsstreckung der Zellen kann eine so starke Verlängerung unmöglich beruhen. Es gibt eben keine Erklärung, die diesen Vorgang des Längenwachstums deutlicher darstellte, als wie die Annahme einer Zellvermehrung in der Richtung der Längsaxe, die bedingt wird durch horizontale Querteilungen verbunden mit der Streckung der Zellen.

Und tatsächlich wird diese Annahme durch die direkte Beobachtung bestätigt. Wie schon bei der Behandlung der Initialenfrage die Abbildungen 2, 4 und 5 der Tafel II. zeigen, kann an einem Vorkommen der horizontalen Querteilungen nicht mehr gezweifelt werden. Dabei stammt nr. 2 von *Phytolacca*, 4 und 5 von *Raphanus*. Noch deutlicher wird dieser Teilungsvorgang bewiesen durch die Abbildungen auf Tafel III, Seite 129. Davon gehören Abb. 1 - 4 radialen Längsschnitten von *Phaseolus* an, während 5 - 7 tangentialen Längsschnitten von *Raphanus* entnommen sind. Wie es auch bei diesen Teilungen nicht anders zu erwarten ist, handelt es sich wieder um die mitotische Teilung. Figur 1 und 5 zeigen die Bildung der Äquatorialplatte, 2 und 6 und 3 und 7 die Bildung der Tochterkerne und der dazwischen liegenden Teilungswand. Figur 4 stellt das Endstadium der Teilung dar. Stellt man



Tafel 3.





sich nun vor, dass sich jedesmal in gewissem begrenzten Zeitraume die ganze Zellreihe teilt und dann die Tochterzellen zu der Grösse der ursprünglichen Zellen heranwachsen, so haben wir es hier mit einer Gesamtverlängerung von 100% zutun. Übrigens konnte ich auch feststellen, dass sich oft, wenn nicht fast immer, die Zellen, die zu horizontalen Querteilungen übergangen, im Verein mit der ganzen zugehörigen Zellreihe sich vor der Teilung schon in die Länge streckten. So fand ich z.B. die Durchschnittslänge der Cambiumzellen von *haseolus* gleich 90  $\mu$ , während bei den Zellen, die in horizontaler Querteilung begriffen waren, eine Länge von 130  $\mu$  gemessen wurde.

Somit wäre auch das augenscheinliche Vorhandensein der horizontalen Querteilungen im Cambium der Dikotylen erwiesen.

#### 4. Radiale Längsteilung und 5. gleitendes Längenwachstum.

Da diese beiden Fragen eng miteinander verbunden sind und ineinander übergreifen, halte ich es für zweckmässig, sie zusammen zu behandeln.

Wie ich bereits in der Einleitung bemerkte, wäre die einfachste Theorie über die Vergrösserung des Cambiums die der dreifachen Teilung der Cambiumzelle, nämlich der tangentialen Längs-, der horizontalen Quer- und der radialen Längsteilung. Während die beiden ersten allgemein angenommen und anerkannt werden und auf Grund meiner Untersuchungen unzweideutig festgestellt sind, stellet KLINKEN für die Coniferen und anschliessend NEEFF für die Dikotylen die radialen Teilungen in Abrede.

Ich wiederhole der Klarheit wegen diese bereits in der Einleitung angeführten Behauptungen von KLINKEN und NEEFF, dass nämlich die einfache Art der Erweiterung des Cambiummantels infolge radialer Teilungen ersetzt wird durch den verwickelten Vorgang des gleitenden Längenwachstums mit vorhergehender horizontaler Querteilung.

Ich erinnere ferner daran, dass KLINKEN nur für die Coniferen seine Behauptungen aufstellt, ja sogar einen besonderen "Coniferentypus" gegenüber einem "Dikotylenotypus" konstruiert. NEEFF dagegen hält einen Unterschied zwischen Coniferen- und Dikotylenotypus in der Cambiumfrage nicht für angebracht und den Verhältnissen entsprechend. Hierein stimme ich ihm bei; denn der Bau der Coniferen, speziell des Cambiums, stimmt doch im wesentlichen so sehr mit dem der Dikotylen überein, dass ich nicht wüsste, warum dieser Unterschied zwischen Coniferen und Dikotylen gemacht werden soll.

Doch bevor ich die Frage der Radialteilungen und des gleitenden Längenwachstums behandle, will ich einige allgemeine Betrachtungen über die Combinationsmöglichkeit der verschiedenen Teilungsarten und die sich daraus ergebenden Folgerungen anstellen. KLINKEN tat dies für die tangentialen und radialen Teilungen. Er sagt (10, p. 3): "Ein Cambium, das nach diesem Schema arbeiten würde, und dessen Produkte während und nach ihrem Austritt aus dem Cambium keine wesentlichen Änderungen bezüglich ihrer Länge und ihres tangentialen Durchmessers erleiden würden, müsste offenbar einen ausserordentlich regelmässig gebauten Holz- und Rindenkörper erzeugen". Es müssten alle Cambiumreihen in ihren Holz- und Rindenprodukten in Radialreihen liegen, und auf Radialschnitten müssten die oberen und die unteren Kanten einer jeden Reihe auf derselben Höhe zu sehen sein. Die weitere Folge von regelmässigen tangentialen und radialen Längsteilungen wäre der sog. stockwerkartige Aufbau und die horizontalen Scheiben oder Horizontalschichten, wie sie HÖHNEL nennt. Doch solche regelmässige Anordnung wird es wohl kaum in der Natur geben mit Ausnahme der von HÖHNEL beschriebenen tropischen Etagenhölzer z.B. *Picrasma excelsa*, *Bocoa provocensis* und *Pterocarpus santalinus*.

Denn es kommen Faktoren hinzu, die diese Horizontalschichtung vereiteln. Solche Faktoren sind das gleitende Weitenwachstum der Gefässe und Siebröhren und das gleitende Längenwachstum der Tracheiden, Holz- und Bastfasern, wie es von KRABBE (2) eingehend behandelt wurde. Gleitendes Weitenwachstum hat auf die Radialanordnung einen störenden Einfluss, auf die Bildung von Horizontalschichten jedoch nicht. Anders das gleitende Längenwachstum. Denn dadurch, dass sich die Zellen



zwischen einander einzwängen, muss sowohl d. Horizontalschichtenbildung als auch die Radialanordnung verloren gehen. Aus diesen Betrachtungen stellt KLINKEN folgende Regel auf (10, p. 6):

1. Das gleitende Längenwachstum verhindert sowohl das Zustandekommen der Radialanordnung wie auch die Bildung von Horizontalschichten; das gleitende Weitenwachstum dagegen nur das Zustandekommen der Radialanordnung.

2. Stockwerkartiger Aufbau setzt also nur das Fehlen von gleitendem Längenwachstum voraus.

3. Radialanordnung dagegen ist nur möglich, wenn sowohl gleitendes Längen- als auch Weitenwachstum fehlt.

4. Wo sowohl gleitendes Längen- als auch gleitendes Weitenwachstum fehlt, muss demnach ein Holz- und Rindenkörper mit Horizontalschichtbildung und Radialanordnung zustande kommen.

Fügt man noch zu der Annahme KLINKENS von Tangential- und Radialteilungen die der horizontalen Querteilungen hinzu, so hängt es von der Art und der Häufigkeit dieser Teilungen ab, ob sich das Bild ändert oder nicht. Auf keinen Fall wird die Radialanordnung dadurch gestört. Anders verhält es sich mit dem stockwerkartigen Aufbau. Hier handelt es sich darum, ob die horizontalen Querteilungen nur in vereinzelten Zellen stattfinden, oder ob jedesmal alle Zellen eines Stockwerks zugleich in eine obere und untere Hälfte zerlegt werden. Würde nämlich ganz unregelmässig eine Zelle sich horizontal quer teilen, so gibt es zwei Möglichkeiten des weiteren Verlaufs, die aber beide eine Störung des stockwerkartigen Aufbaus zur Folge hätten. Entweder müsste eine solche Zelle durch noch öftere derartige Teilungen zuletzt ein Minimum der Grösse erlangen, was jedoch nie der Fall ist, oder aber die beiden Teilprodukte wachsen unabhängig von den angrenzenden Zellen für sich zu der normalen Zellengrösse heran. Als ein Bild dieses Vorganges wäre Fig. 8, der Arbeit von NEEFF (13, p. 233) entnommen, aufzufassen.

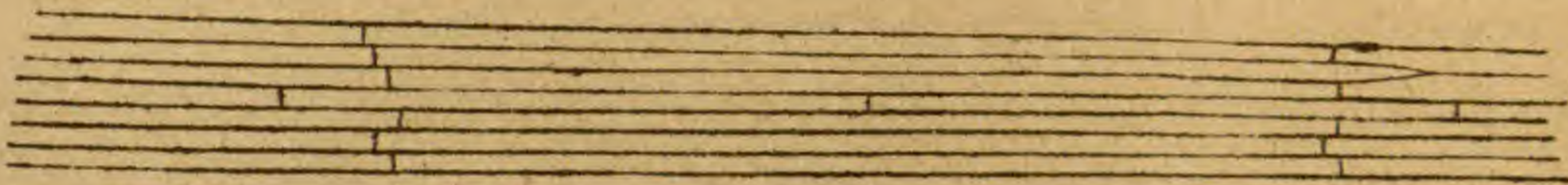


Fig. 8. Stück eines radialen Längsschnittes durch das Cambium einer mehrjährigen Wurzel von *Tilia*. Siehe Text. - (Nach NEEFF).

Damit wäre aber dieser Vorgang nicht abgeschlossen, da diese beiden Tochterzellen mit der oberen bzw. unteren angrenzenden Zelle bei ihrem Wachstum in Konflikt geraten müssen. Entweder werden diese zusammengedrückt oder verschoben oder aber diese und die Tochterzellen wachsen aneinander vorbei. Von einem solchen Vorbeiwachsen, das

auf Radialschnitten zu sehen wäre, spricht aber weder KLINKEN und NEEFF, noch habe ich selbst welches jemals beobachten können. Aber auch ein Bild wie das in Fig. 8 konnte ich auf keinem meiner Schnitte beobachten, wie ich auch keine wesentlichen Störungen des stockwerkartigen Aufbaus finden konnte. Denn sollten solche zu sehen sein, so sind sie nach meiner Ansicht nur scheinbar. Meine Auffassung über horizontale Querteilungen und ihre Folgen geht dahin, dass zwar nicht alle Zellen eines Stockwerks des Cambiums zugleich sich horizontal quer teilen, sondern dass eine Zelle beginnt, in gewisser Zeit aber die ganze Reihe sich geteilt hat, wie ich bereits auf Seite 130 bei der speziellen Behandlung der horizontalen Querteilungen erklärt habe. Dadurch bleibt dann der Typus des stockwerkartigen Aufbaus gewahrt. Selbstverständlich darf man dabei keine mathematische Genauigkeit verlangen. Ferner ist zu berücksichtigen, dass es wohl kaum möglich ist, Radialschnitte anzufertigen, die genau parallel der Stammaxe verlaufen oder genau durch eine Zellreihe von A bis Z gehen. Letzteres ist sowieso unmöglich, da die Zellen, wie auf Tangentialschnitten ersichtlich ist, nie mit linearer Genauigkeit vertikal übereinander stehen. Auch darf nicht angenommen werden, dass beim stockwerkartigen Aufbau alle Zellen wie bei den "Etagenhölzern" schichtweise auf derselben Höhe stehen, sondern ich fasse es so auf, dass



die Bezeichnung "Stockwerk" sich jedesmal nur bezieht auf die Zellen einer Längsreihe, die einer Radialreihe auf horizontalen Querschnitten entspricht. Da bei Radialschnitten oft die Zellen einer tiefer- oder höherliegenden Reihe getroffen werden können, wenn der Schnitt oder die Zellreihe schief verläuft, so ist einzusehen, dass leicht der Eindruck des gestörten Stockwerkbaues erweckt werden kann. Zum Beweise dafür, dass horizontale Querteilungen und stockwerkartiger Aufbau sich nicht gegenseitig ausschliessen, sei auf die Abbildungen hingewiesen, wie sie sowohl Tafel III nr. 1 - 4 und Tafel II nr. 2, 4, als auch Tafel I und Tafel IV. nr. 1, 3, 8, 7 und 8 zeigen. Betrachtet man sodann Tafel IV, die ein Stück aus einem radialen Längsschnitt von *Raphanus sativus* darstellt, so sieht man auch hier deutlich den Charakter des stockwerkartigen Aufbaus, nicht nur im Cambium selbst, sondern auch in seinen Produkten, sowohl der Rinde als auch dem Holz. Wo Unregelmässigkeiten zu sein scheinen, ist es dem vorhin erwähnten Umstand zuzuschreiben, dass der Schnitt nicht immer genau durch die radial zusammengehörenden Zellen geht, Dies tritt am auffallendsten zutage bei den Rindenzellen, da hier die Regelmässigkeit weniger stark ausgebildet ist, wie ja auch auf Tafel V, die ein Stück aus einem horizontalen Querschnitt von *Raphanus* darstellt, zu sehen ist. Hier muss ich allerdings hinzufügen, dass bei Holzgewächsen dieses Bild nicht so deutlich sein kann wegen des schon erwähnten störenden Einflusses von Tracheiden, Holz- und Bastfasern. Aber es kommt uns hier vor allem auf die Verhältnisse im Cambium an, also mehr auf das intracambiale als auf das extracambiale gleitende Wachstum. Die Erscheinung des stockwerkartigen Aufbaus, wenigstens für das Cambium, erwähnt auch NEEFF, indem er unter anderem schreibt (13, p. 233): "Unter normalen Umständen erwarten wir, dass auf einem radialen Schnitt sämtliche radial zusammengehörenden Elemente der Cambiumzone selber ihre Zellenden ungefähr auf demselben Stockwerk stehen haben".

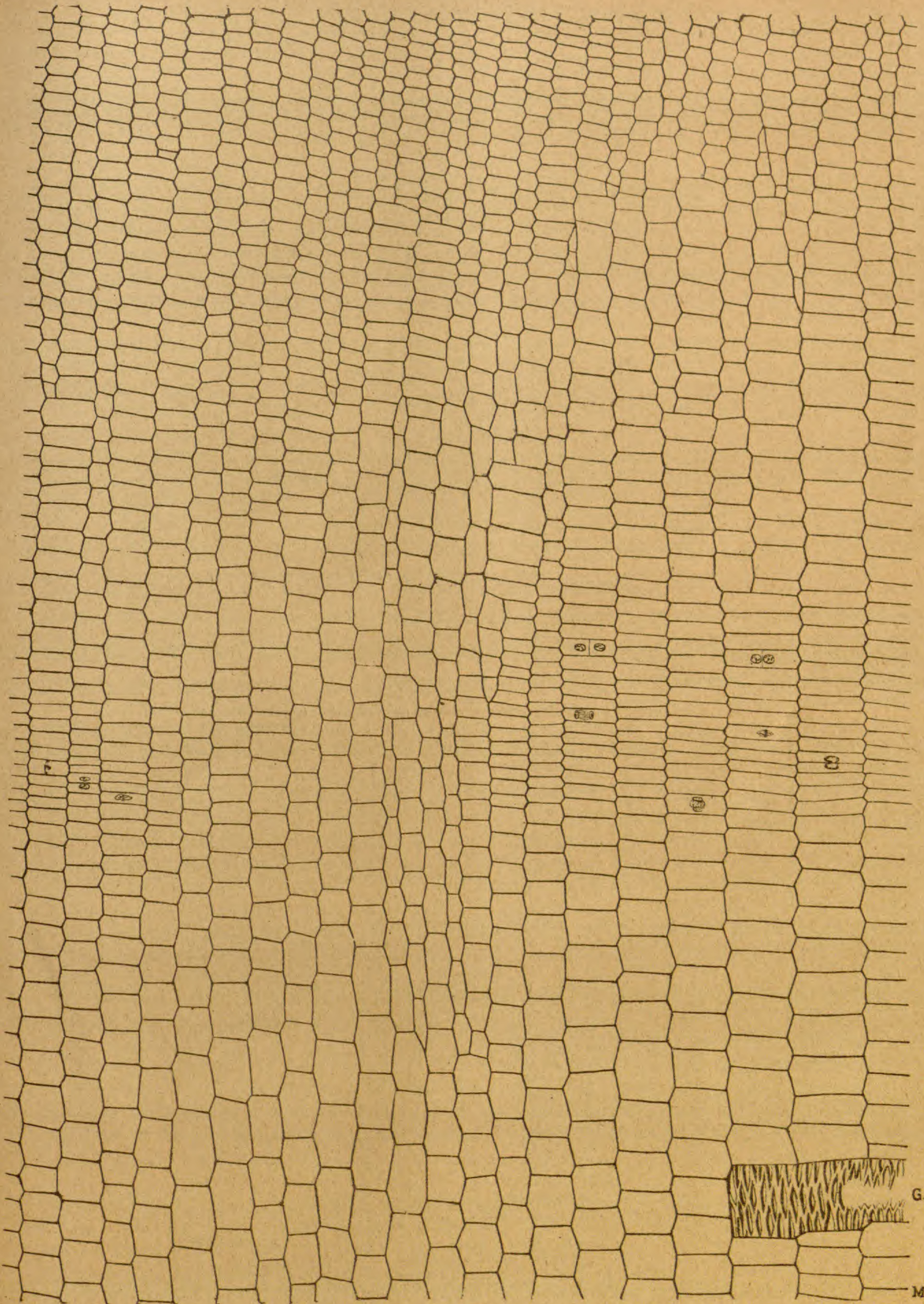
Ist aber stockwerkartiger Aufbau vorhanden - auch in der von mir angenommenen Art - so dürfte kein gleitendes Längenwachstum vorhanden sein laut Regel 2 von KLINKEN.

Ein anderer Punkt der KLINKENschen Regeln stellt fest, dass das gleitende Längen- und Weitenwachstum das Zustandekommen von Radialanordnung verhindert, dass also da, wo Radialanordnung vorhanden ist, gleitendes Längen- und Weitenwachstum fehlt. Das lässt sich leicht einsehen, wenn man sich vorstellt, was für ein Bild sich ergeben muss, wenn von Zeit zu Zeit an irgend einer Stelle, wo es zur Vergrößerung des Cambiumzylinders gerade nötig ist, eine Zelle an der andern vorbeiwächst, und auf diese Weise zwei Zellen, die übereinander gestanden haben, nun nebeneinander zu stehen kommen, oder wenn eine Zelle sich mehr erweitert als eine andere. Da aber Tafel V eine augenscheinliche Radialanordnung der Cambiumzellen zeigt, darf es demnach ein intracambiales gleitendes Längen- und Weitenwachstum nicht geben. Auch dürfte diesem Bilde nach bei den unverholzten Dikotylen sogar ein extracambiales gleitendes Längenwachstum kaum angenommen werden. Denn mark- wie auch rindenwärts sind die Radialreihen zu verfolgen, wenn sie auch in letzterer Richtung etwas verwischt sind. Was allein die Radialanordnung einigermaßen stören könnte, sind die grossen Gefässe, die ihre auffallende Breite dem gleitenden Weitenwachstum verdanken. Ihre Entstehung aus normalen Zellen lässt sich auf Tafel IV schön sehen. Man sieht hier noch genau die Formen der Nachbarzellen in den Gefässabschnitten. Dass nur ein Stück eines solchen Gefässes getroffen ist, hat seinen Grund in dem geschlängelten Verlauf der Gefässe, die wie das Cambium auf Tafel VI sich um die Markstrahlen herumbiegend ihren Weg wählen.

Den Einfluss des gleitenden Weitenwachstums der Gefässe auf die Nachbarzellen veranschaulicht auch Tafel V, wobei man beobachten kann, wie das Lumen der angrenzenden Zellen immer mehr zusammengedrückt wird und sie zum Teil ganz verdrängt werden. Andererseits bemerkt man aber auch, wie die Zellreihen, sobald sie wieder Raum gewinnen, von neuem vorhanden sind, dass also der Radialreihentypus stets beizubehalten gesucht wird. Noch eine andere Erscheinung ist auf diesem Schnitte zu beobachten, nämlich dass die Reihen sich häufiger rindenwärts verdoppeln als wie markwärts, was ja ganz natürlich ist. Je weiter man nach der Mitte kommt, umso mehr müssen Zellreihen verschwinden. So sind z.B. auf Tafel V vor dem grossen Ge-



Tafel 4.

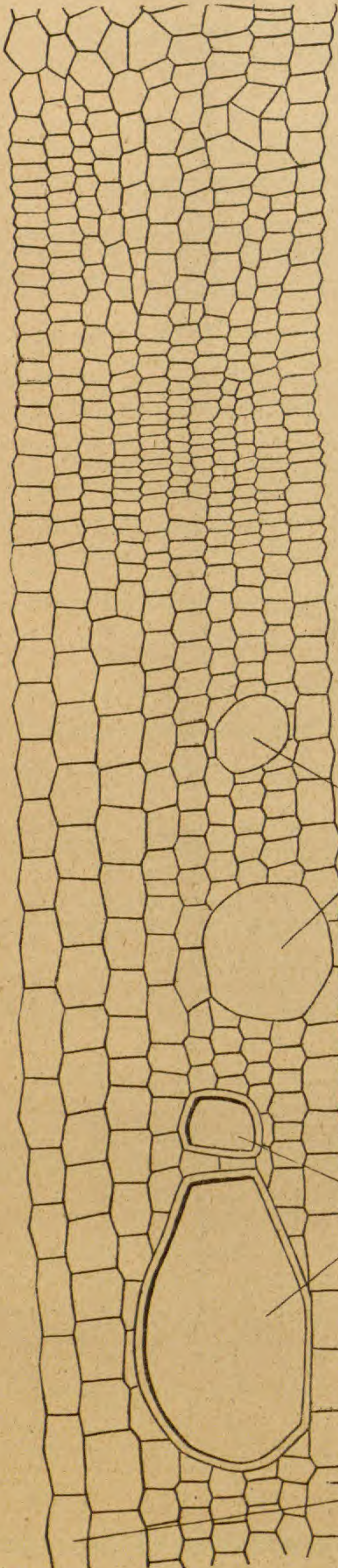




Tafel 5



*Epidermis*



*Cambiumzone*

*Tracheen*

*Tracheen*

*Zellreihe eines  
Markstrahls*



fässe auf der Cambiumseite noch 6 Zellreihen - die Zellreihen der Markstrahlen, zwei links und eine rechts sind nicht berücksichtigt -, während es auf der andern Seite nur noch 5 Reihen sind.

Nachdem wir nun gesehen haben, dass im Cambium der Dikotylen Radialanordnung vorhanden ist, darf es nach Punkt 3 der KLINKENSchen Regeln, die wir anerkennen, kein intracambiales gleitendes Längen- und Weitenwachstum geben; extracambial ist ein solches möglich. Andererseits sind nach der Behauptung von KLINKEN und NEEFF aber Radialteilungen ausgeschlossen. Aber doch wenigstens eine der beiden Möglichkeiten, aufgrund deren sich der Cambiumzylinder erweitern kann, muss es unbedingt geben. Da es, wie wir gesehen haben, die erste nicht ist, muss es trotz gegenteiliger Behauptung die zweite sein.

Betrachtet man oberflächlich einen Tangentialschnitt, wie ihn Tafel VI, Seite 136 zeigt, so kann man allerdings leicht zu der Vermutung gelangen, dass hier keine Längsteilungen vorhanden sind. Denn bei dieser verschiedenen spitzen und ungleichmäßig variablen Form, die die Cambiumzellen in der Tangentialansicht scheinbar zeigen, zusammen mit einem Gesamteindruck einer Durcheinanderlagerung der Zellen, lässt sich daran zweifeln, ob und wie hier Längsteilungen stattfinden sollen. Aber bei näherem Zusehen ist die Unordnung gar nicht so gross, denn auch hier sind deutliche Längsreihen zu sehen, wie die mit Kreuzen angegebene Linie andeutet und auch eine schichtweise Anordnung ist unverkennbar.

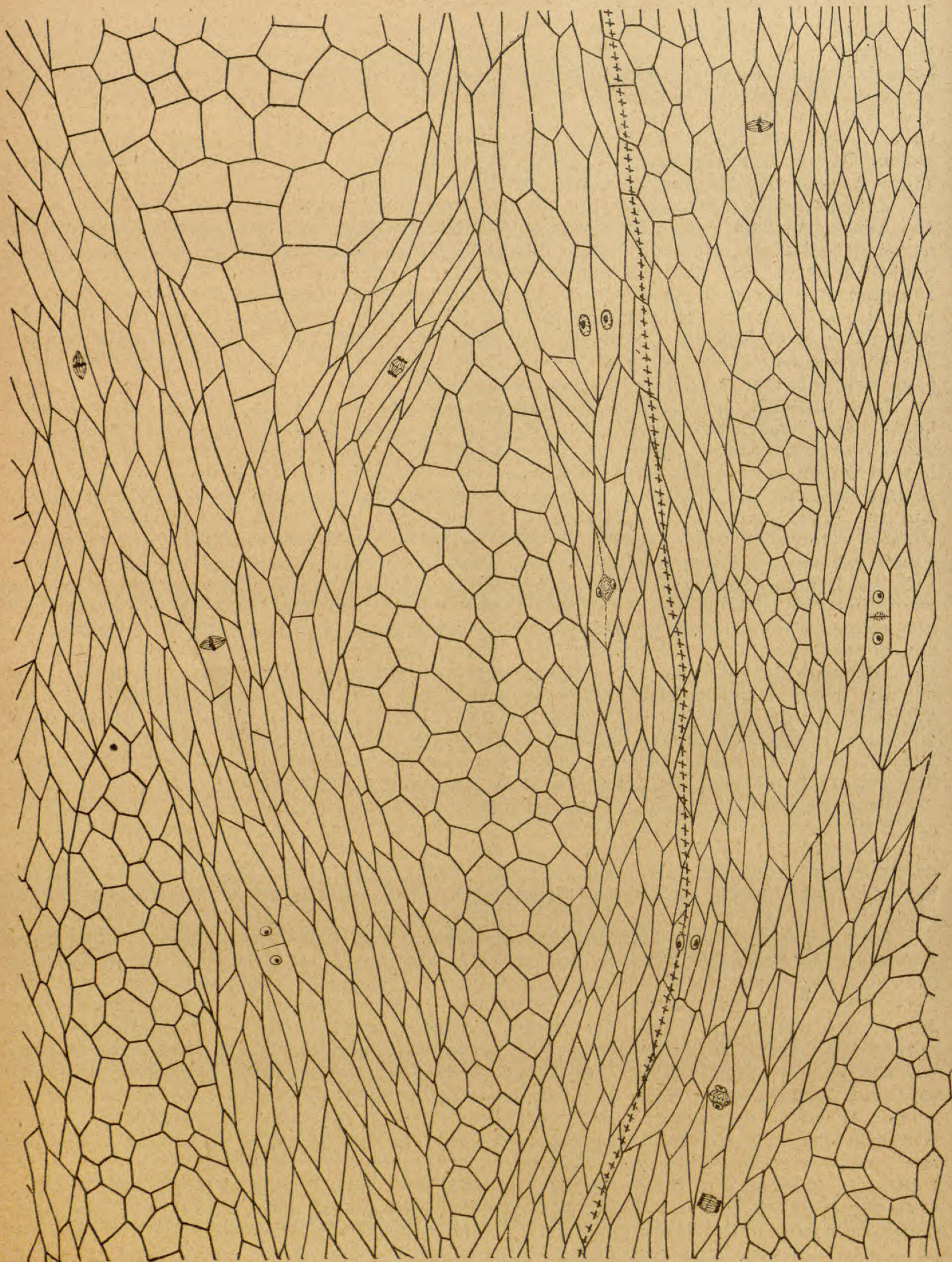
Doch KLINKEN und NEEFF suchten nach einer anderen, ihnen glaubhafter dünkenden Lösung der Frage nach der Art der Vergrößerung des Cambiumringes. Sie glaubten, wie bereits angegeben, aufgrund verschiedener Beobachtungen, auf die ich noch näher eingehen werde, des Rätsels Lösung, die ja auch FITTING in sein Lehrbuch übernommen hat, in der Erklärung gefunden zu haben, dass nur gleitendes Längenwachstum zur Erweiterung des Cambiummantels, der durch die tangentialen Längsteilung nach aussen verschoben wird, dient. So sagt NEEFF im Anschluss an Zitate von verschiedenen Autoren, die der Ansicht waren, dass radiale Längsteilungen vorhanden sind (13, p. 237 und 237): "Mit diesen bis heute noch allgemein angenommenen Erklärungsversuchen für die Verbreiterung des Cambiumringes während des Dickenwachstums stehen meine Betrachtungen im Widerspruch. Trotzdem KLINKEN schon einen entscheidenden Schritt mit seinen Untersuchungen bei *Taxus* durch die Deutung der plötzlich auftretenden Radialwände als aufgerichtete einstige Horizontalwände getan hat, können wir ihm bei seinen Schlussfolgerungen nicht folgen. Denn auch KLINKEN behauptet noch immer, dass das Auftreten von Radialwänden bei den Dikotylen tatsächlich auf Radialteilungen beruhe. Unsere Beobachtungen bei *Tilia*, die als Typus für die Dikotylen gelten darf, ergaben, dass auch den Dikotylen Radialteilungen fehlen. Sie werden funktionell ersetzt durch horizontale Querteilungen".

Demgegenüber kann ich jedoch aufgrund meiner Untersuchungen und unzweideutigen Beobachtungen die umstrittene Tatsache feststellen, dass im Cambium der Dikotylen Radialteilungen vorhanden sind. Was ich also soeben auf indirektem Wege nachzuweisen versucht habe und nachwies, und was so viele Autoren schon annahmen, hat sich durch meine gefundenen Ergebnisse, also durch direkte Beobachtung bestätigt.

Denn ich konnte auf tangentialen Längsschnitten durch das Cambium von *Raphanus sativus* alle typischen Stadien der radialen Längsteilung finden und so ein klares Bild des Beginns und des Vorganges dieser Teilungsart zusammenstellen, wie es Tafel VII, Seite 137, wiedergibt. Wir sehen in Fig. 1 und 2, wie sich in je einer Zelle, die schon durch ihre Grösse und typische Cambiumform hervortritt, die Kernspindel mit ihren Polen genau quer zu der Längsaxe der Zellen eingestellt hat, und wie sich in der Richtung der Längsaxe die Äquatorialplatte gebildet hat. Den weiteren Verlauf zeigt Fig. 3. Hier haben sich die Chromosomen bereits an den beiden Polen angesammelt, während sich in ihrer Mitte die Teilungswand zubilden begonnen hat, die gleich der Äquatorialplatte in der Längsaxe der Zelle steht. Noch deutlicher wird das Bild der radialen Längsteilung der Cambiumzelle in Fig. 4, wo schon die Bildung der Tochterkerne stattgefunden hat. Das Spindelfasengerüst hat sich abgeplattet und eine Verlängerung der Teilungswand innerhalb des Mutterkerngerüsts ermöglicht. Zudem zeigt schon eine schwache Plasmaverdichtung den Weg der

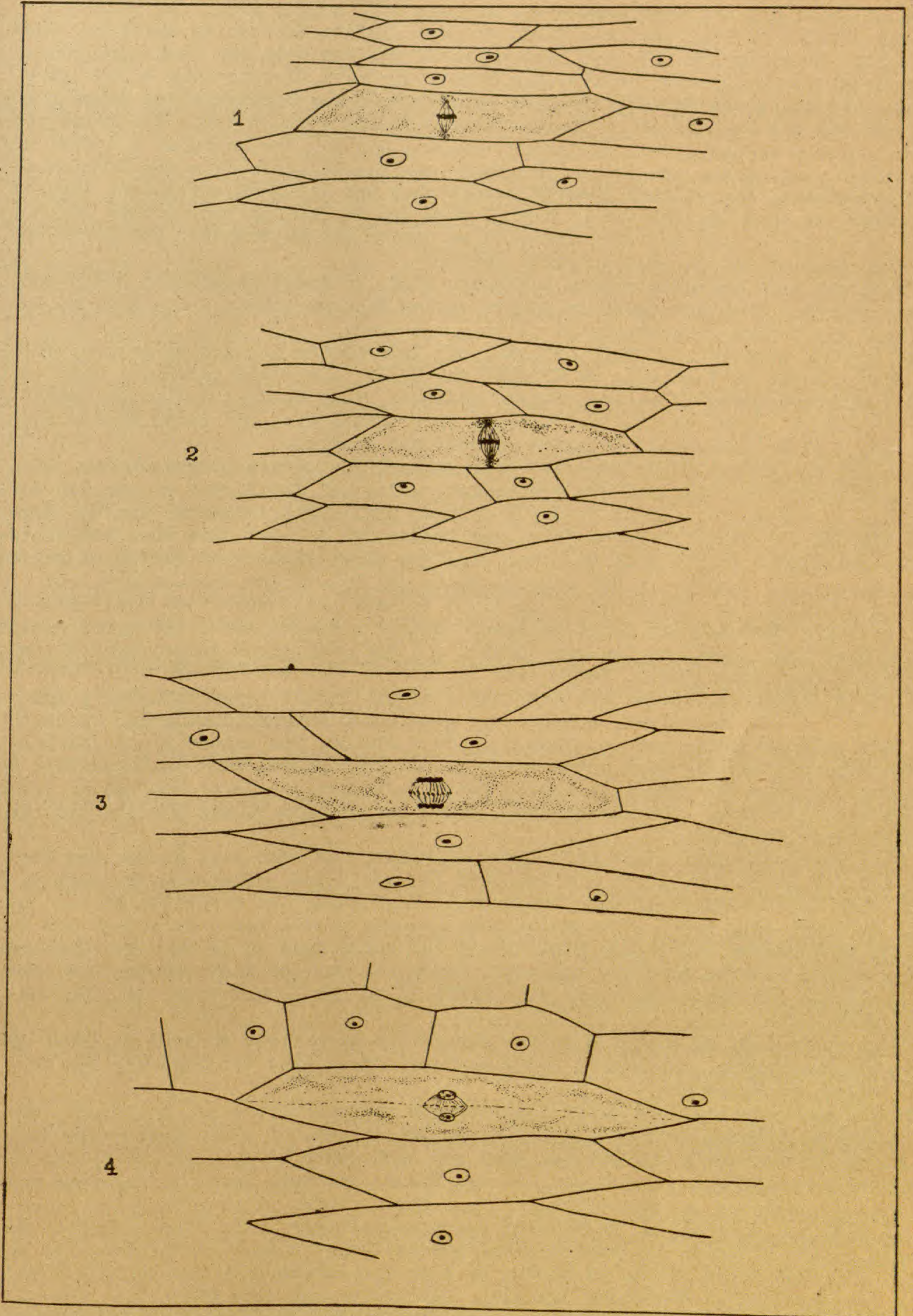


Tafel 6





Tafel 7.





neuen Zellwand an, Sie erstreckt sich, wie das Bild zeigt, durch den längsten Raum der Zelle, um möglichst die Zelle in zwei gleiche Hälften zu zerlegen. Dass dies nicht ganz möglich ist, ist ohne weiteres aus der Form der Cambiumzelle in der Tangentialansicht ersichtlich. Nun können wir auch verschiedene Bilder verstehen, die uns einen falschen Begriff von der Form der Cambiumzellen geben könnten, und wie sie uns auf jedem Tangentialschnitt vor Augen treten. Ich meine die nicht typische cambiale Form derjenigen Zellen, die bei der radialen Längsteilung entstanden sind. Diese müssen zuerst wieder zur eigentlichen Form der Cambiumzelle heranwachsen. Ein solches Stadium direkt nach der fertigen Ausbildung der Teilungswand ist ohne Zweifel die in Fig. 1 über der in Teilung begriffenen Zelle liegende Doppelzelle, die aus zwei ungleich geformten Zellen besteht. Die Kerne haben sich bereits von der Teilungswand entfernt.

Wenn man also Radialteilungen vorhanden sind, so liegt eigentlich schon aus diesem Grunde - ohne den früheren Beweis seines Nichtbestehens - die Annahme nahe, dass gleitendes Längenwachstum unnötig und deshalb auch nicht vorhanden ist. Diese Annahme muss ich zum Teil bejahen, zum Teil möchte ich sie verneinen. Bejahen muss ich sie im Gegensatz zu KLINKEN und NEEFF, als diese annahmen, dass gleitendes Längenwachstum in solcher Stärke auftritt, dass dadurch Radialteilungen ersetzt würden, dass also Zellen aufgrund ihrer Fähigkeit, auf ihren Wänden zu gleiten, sich um eine ganze Zelllänge verschieben könnten.

Anders ist es mit einem gewissen beschränkten gleitenden Längewachstum. An dem extracambialen, also dem der Tracheiden, Holz- und Bastfasern glaube ich vorbeigehen zu können, da ich es schon an früherer Stelle als vorhanden annahm. Denn auch MISCHKE (3) schreibt schon betr. der Tracheiden p. 100: "Die eben betrachteten Veränderungen in radialer Richtung sind von einer vertikalen Streckung begleitet, welche eine Zunahme in der Längsrichtung der Tracheiden veranlasst", und KLINKEN schreibt dazu bei Besprechung eines radialen Längsschnittes von *Taxus* (10, p. 100): "Der Schnitt lehrt deutlich, dass die Tracheiden tatsächlich unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Cambium und noch vor ihrer endgültigen Differenzierung eine wenn auch im Verhältnis zu ihrer aussergewöhnlichen Länge unerhebliche Streckung erfahren. Sie besitzen also gleitendes Längenwachstum". Ich wusste auch nicht, was dieser Annahme von gleitendem Längenwachstum der Tracheiden, wie auch der Holz- und Bastfasern im Wege stünde. Wie anders als durch Längenwachstum sollten sie nach ihrem Austritt aus dem Cambium ihre im Verhältnis zur Cambiumzelle ganz beträchtliche Grösse erreichen? Dass sie dabei dank ihrer spitzigen Gestalt keilförmig sich verschieben, indem sie auf den Wänden gleiten, ist ohne weiteres einzusehen.

Über intracambiales gleitendes Längenwachstum, das aber eine Verkürzung des Cambiums zur Folge hat, lesen wir bei JOST (5) von *Pinus silvestris*. Er sagt p. 8: "Wenn also die Cambialverkürzung weder durch Verkürzung der einzelnen Zellen, noch durch Wellung, oder durch Schrägstellung zustande kommen kann, so kommen wir dazu, per exclusionem die letzte Möglichkeit für zutreffend zu halten. Die Cambiumzellen müssen sich in einander schieben, indem sie auf den Radialwänden gleiten". Ein ähnliches gleitendes Wachstum wies NEEFF in seiner Arbeit "Über Zell-Umlagerung" nach.

Doch auch nicht um dieses Wachstum handelt es sich hier, sondern um jenes gleitende Längenwachstum, das bis zu einem gewissen Grade eine Verlängerung des Gesamtkörpers zur Folge hat.

Stellt man sich ein Bild eines tangentialen Längsschnittes vor und sieht, wie die Zellen keilförmig ineinandergreifen, so ist eigentlich klar, dass jedes Wachstum einer solchen Zelle nur auf dem Wege vor sich gehen kann, dass die Zellen sich mehr ineinanderschieben, wobei sie auf den Wänden gleiten. Derartig ungefähr muss man sich das Wachsen der Tochterzellen nach der radialen Längsteilung zur eigentlichen Zellform vorstellen. Deutlicher und anschaulicher tritt dieser Wachstumsvorgang im Anschluss an die horizontalen Querteilungen zutage. Allerdings ist auf Radialschnitten davon nichts zu sehen, da hier die Zellen nach wie vor die Form eines langgestreckten Rechtecks besitzen. Betrachtet man aber Tafel III, fig. 5 - 7, die tangentialen Längsschnitte durch das Cambium mit horizontalen Querteilung-



en darstellen, so sehen wir, dass sich auch nach dieser Seite ursprünglich die Teilungswand horizontal quer bildet. Dies passt aber augenscheinlich gar nicht zu dem Gesamtbild. Verfolgt man jedoch die weitere Entwicklung dieser Teilungswand, so sieht man, dass sie sich schräg zu stellen beginnt, worauf die Zellspitzen so weit aneinander vorbeiwachsen, bis die beiden Zellen die charakteristische spitze Form der Cambiumzellen in der Tangential-Ansicht besitzen. Auf Tafel III ist in Fig. 6 über der in Querteilung begriffenen Zelle eine bzw. 2 Zellen mit beginnender Schrägstellung der Wand und auf Tafel VII in Fig. 2 über der in Längsteilung begriffenen Zelle ein späteres Stadium der Schrägstellung der Teilungswand zu sehen. Dieses Wachstum und Aufrichten der Teilungswand lässt sich wohl kaum anders als mit Hilfe von gleitendem Längenwachstum vorstellen, wie es ja auch KLINKEN und NEEFF taten. Aber darin liegt der grosse Unterschied zwischen der Behauptung von KLINKEN und NEEFF einerseits und der meinigen andererseits, dass nach diesen die beiden Tochterzellen immer weiter auf ihren Wänden gleitend aneinander vorbeiwachsen und zwar so lange, bis sie nebeneinander zu stehen kommen, also eine Ausdehnung in die Breite zur Folge haben, während ich der Meinung bin, dass sie nur solange gleitend wachsen, bis sie die Form der Cambiumzelle erreicht haben, wobei sie aber immer vertikal übereinander stehen bleiben, also der Verlängerung des Cambiums dienen (siehe horiz. Querteilungen, Seite 129-130).

Die Figur 9, die NEEFF als Beweis für seine Annahme wiedergibt (13, p. 231), entspricht durchaus meiner Behauptung, denn in diesem Bilde haben die beiden Tochterzellen a/1 und a/2 erst die eigentliche Form der Cambiumzelle angenommen, sind also noch nicht gleitend weitergewachsen, als es meine Deutung zulässt.

Zum Hauptbeweise seiner Theorie des gleitenden Längenwachstums führt NEEFF Fig. 10 an, die einen Querschnitt von *Tilia tomentosa* wiedergibt. Er sagt darüber folgendes (13, p. 235 und 237): "Die bisher geläufige Ansicht über das Auftreten der Radialwand zwischen den Initialen i/1 und i/2 durch Radialteilung einer Mutterinitiale, die früher den Ort von i/1 und i/2 eingenommen hat, muss nach den vorliegenden Untersuchungen aufgegeben werden. Diese Radialwand (zwischen i/1 und i/2) - und darauf ist besonders zu achten - verläuft nicht median, sie halbiert also die linke und die rechte Zelle nicht genau in gleiche Hälften, wie es beim Zerfall der Initialzelle durch eine Radialteilung sein müsste. Vielmehr ist die linke der Initialen i/1 schmaler als die rechte i/2.

Auch KLINKEN führt ein ähnliches Bild (Fig. 11) an und begleitet es mit den Worten (10, p. 25): "Im Cambium sieht man auf Querschnitten nicht allzu selten radiale Wände in den Initialen auftreten, welche man bisher auf Radialteilungen zurückzuführen pflegte. Diese Ansicht ist, wie wir wissen, eine irrige. Auf Querschnitten in Initialzellen auftretende Radialwände können somit verursacht sein durch schräg- bzw. vertikalgestellte Teilungswände".

Mit der Erklärung, dass der Querschnitt der Fig. 10 (entsprechend Fig. 11) an der punktierten Linie in Fig. 9 geführt sein kann, wobei a/1 im Querschnitt grösser sein muss als a/2, vermag ich mich einverstanden zu erklären. nicht aber mit der Behauptung, dass i/1 und i/2 in Fig. 10 nicht durch Radialteilungen entstanden sein könnten, weil die zwischen ihnen liegende Radialwand nicht median verläuft. Denn ich habe bei der Besprechung der Radialteilungen bereits darauf hingewiesen, dass die Cambiumzelle bei dieser Teilung nicht immer, ja überhaupt wohl nie, in zwei gleiche Hälften zerlegt wird. Denken wir uns in Fig. 12 an der gestrichelten Linie einen Querschnitt angelegt, so entsteht dasselbe Bild wie von Fig. 9. Auch hier muss a/1 grösser sein als a/2, trotzdem die Ursache eine ganz andere ist.

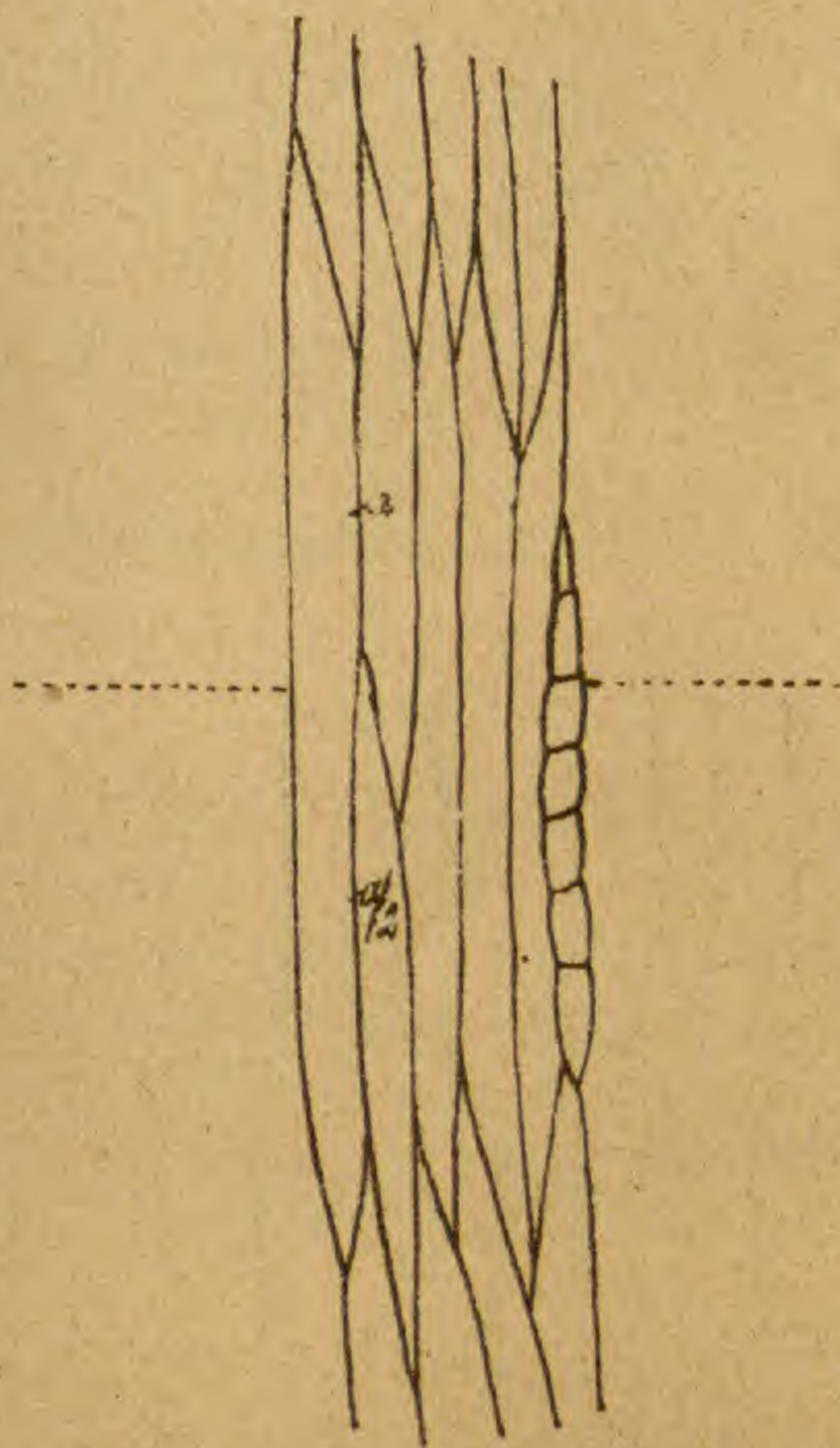


Fig. 9. Tang. Längsschnitt von *Tilia* (nach NEEFF).



Ein ähnliches Bild vom Querschnitt wie Fig. 10 und 11 gibt auch schon SANIO bei einem Querschnitt durch das Cambium von *Pinus silvestris*, wie ihn Fig. 13 zeigt, nur dass hier sich die Teilung schon auf die ganze Radialreihe erstreckt

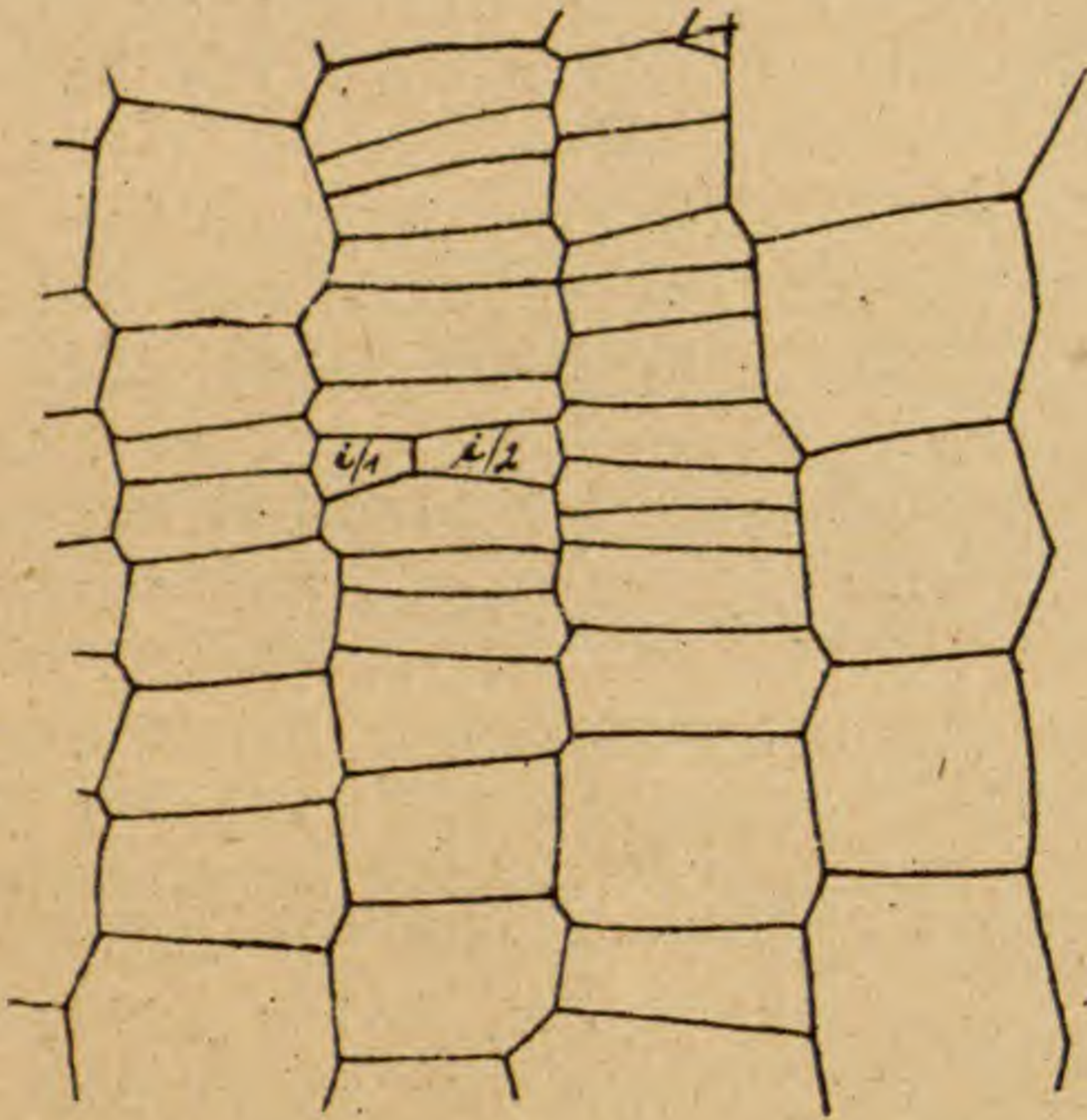


Fig. 10. Querschnitt des Cambiums von *Tilia tomentosa*, n. NEEFF.

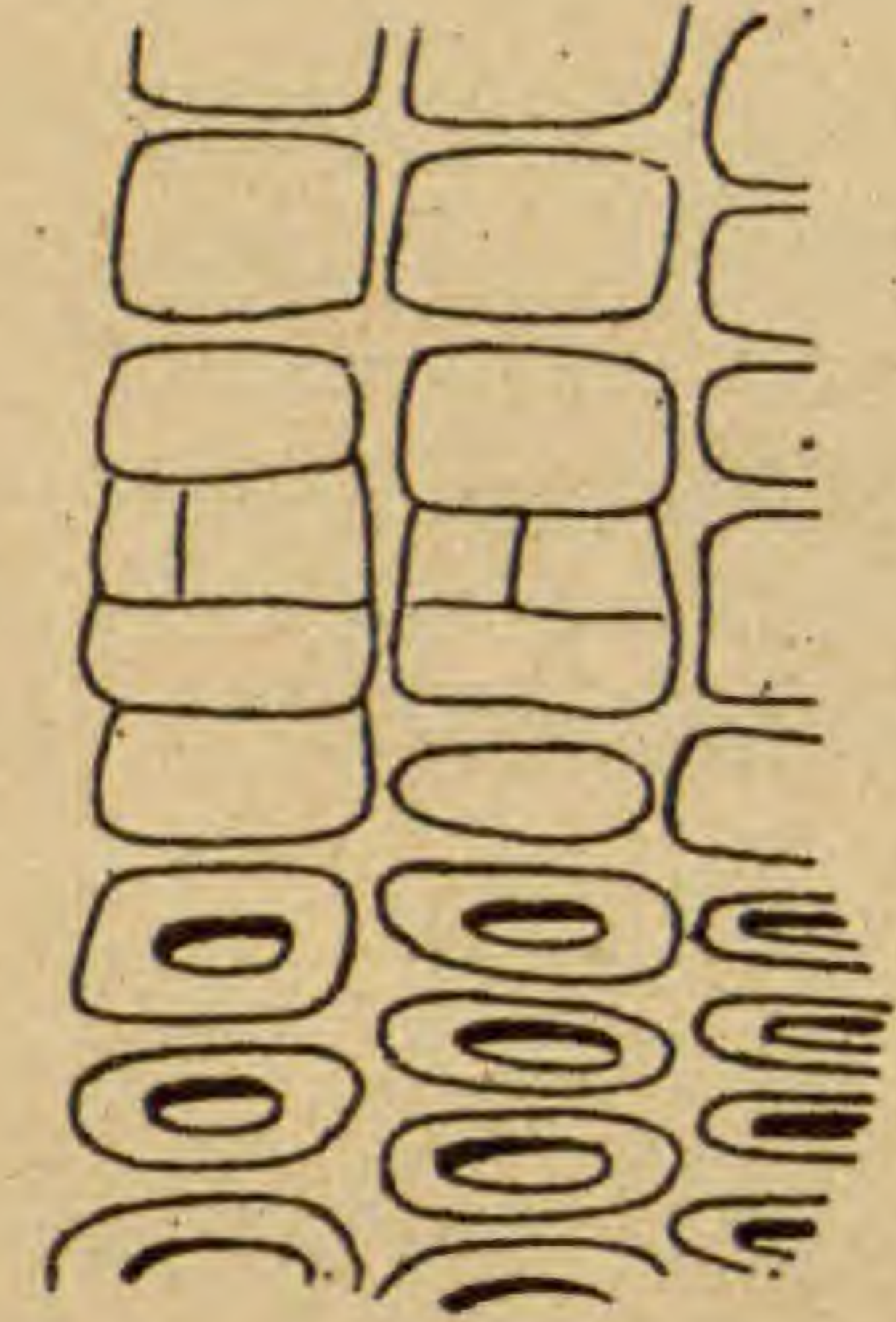


Fig. 11. Querschnitt des Cambiums von *Taxus baccata* nach KLINKEN.

hat. Aber nach meinen Ausführungen ist es durchaus erklärlich, dass diese Verdoppelung der Reihe durch Radialteilungen entstanden ist.

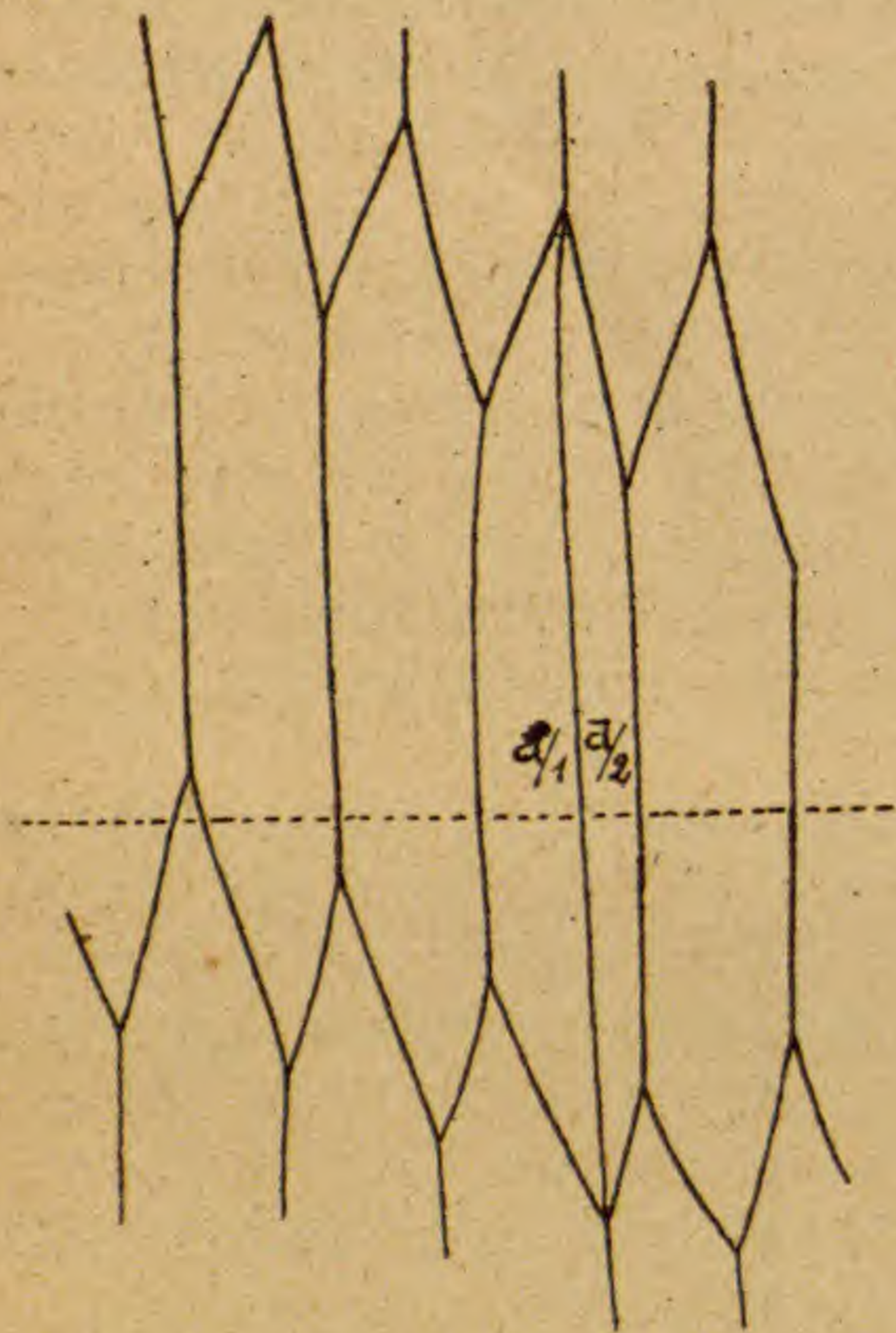


Fig. 12. Tangentialschnitt durch Cambium von *Raphanus*.

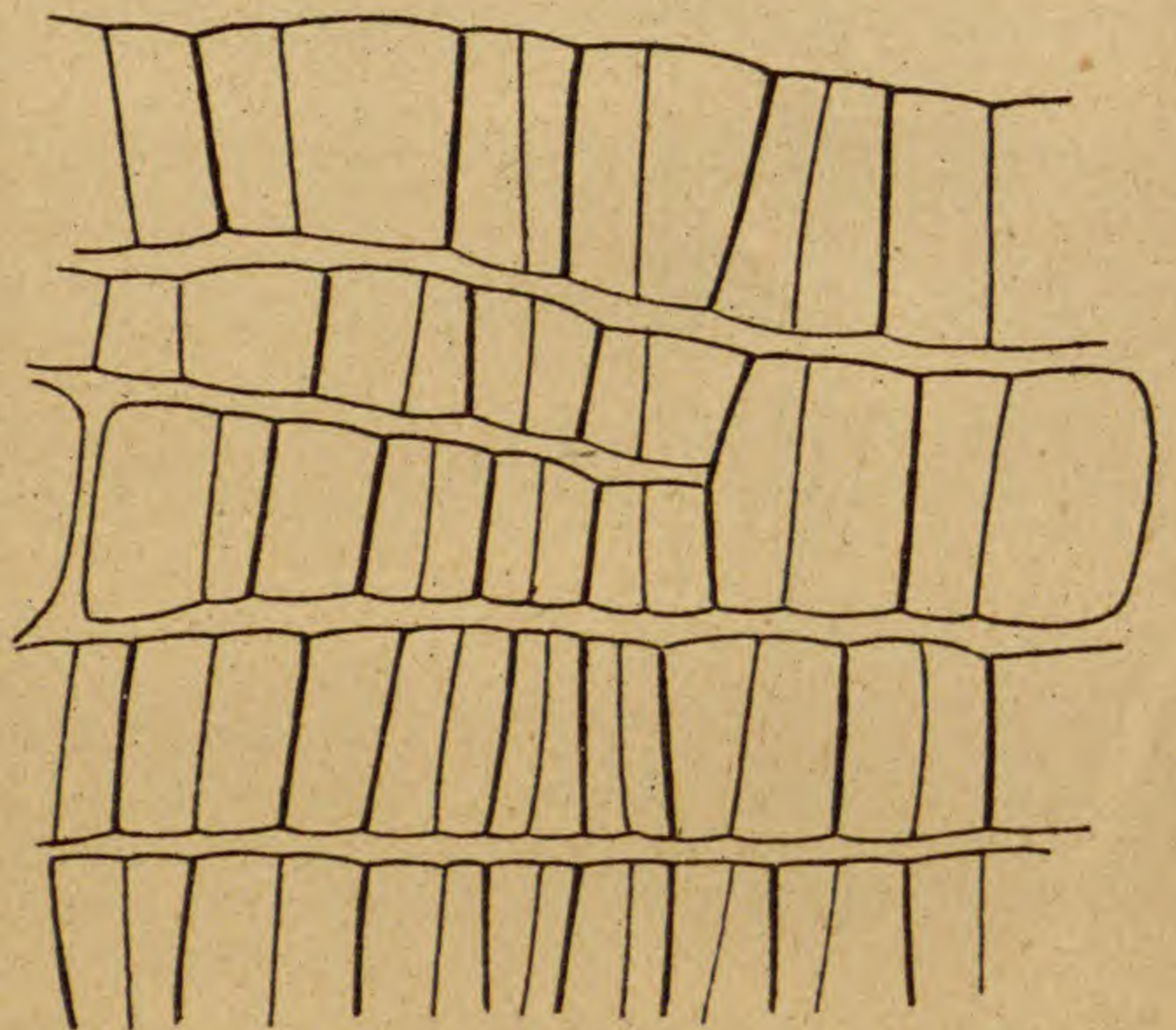


Fig. 13. Querschnitt durch Cambium von *Pinus silvestris*, nach SANIO.

Auch ein Bild, wie es Fig. 14 darstellt, und das NEEFF als Zwischenstufe von einem Stadium wie in Fig. 9 und Fig. 12 auffasst, ist kaum beweisend, da ebensogut anzunehmen ist, dass  $a/1$  und  $a/2$  durch radiale Längsteilung entstanden sind, dass aber der Schnitt nicht genau der Länge nach durch die beiden Zellen geht, sondern von der einen mehr, von der andern weniger getroffen hat.



Hiermit will ich die Besprechung der Fragen, wie sie sich aus Fig. 9, 10, 11, 13 und 14 ergeben, schliessen. Ich gebe zu, dass man nach diesen Abbildungen allein die Frage nach dem "Warum" verschieden beantworten kann. Aber auf jeden Fall ist der Schluss, den NEEFF aus seinen Betrachtungen zieht, dass Radialteilungen



Fig. 14. Tangentialschnitt durch Cambium von *Tilia tomentosa*. N. NEEFF.

im Cambium der Dikotylen durch gleitendes Längenwachstum ersetzt werden, nicht notwendig. Denn wir haben in diesem Abschnitt die unzeitige Tatsache kennen gelernt, dass ausser den tangentialen und horizontalen Querteilungen auch Radialteilungen im Cambium der Dikotylen vorhanden sind. Sodann haben wir uns davon überzeugt, dass im Cambium der Dikotylen kein bedeutendes, sondern nur in Verbindung mit den horizontalen Querteilungen stehendes beschränktes Längenwachstum vorhanden ist.

Die Definition, wie ich sie auf Seite 128 vom Cambium (Dikotylen-) gab, vervollständigt sich durch die geschilderten Ergebnisse durch die Formel: Das Cambium (Dikotylen-) besteht aus einer Schicht meristematischer Zellen, die sich durch tangentiale und radiale Längs- und horizontale Querteilungen vermehren. In der Teilungsfähigkeit der Zellen besteht kein Unterschied untereinander. Beim Verlassen des Cambiumschicht verlieren dieselben ihren cambialen Charakter und differenzieren sich zu Holz- bzw. Bastzellen.

#### 6. Markstrahlen.

Eigentlich Neues zu dem über die Markstrahlen, sowohl die primären als die sekundären, bereits bekannt ist, kann ich an Hand meiner Arbeit nicht hinzufügen. Doch möchte ich wenigstens auf die Bilder der Markstrahlen, wie sie uns Tafel IV, V und VI in den verschiedenen Flächenansichten zeigen, aufmerksam machen. Denn gerade bei *Raphanus* sind ja die Markstrahlen in ihrer Funktion als Reservestoffbehälter ganz besonders gut ausgebildet. Wir sehen z.B. auf Tafel VI neben den grossen, primären Markstrahlen das Entstehen der kleinen, sekundären Markstrahlen rechts oben. Dort können wir beobachten, wie sich an zwei Stellen - einmal direkt neben der Kreuzlinie und einmal mehrere Zellenlagen darüber - mehrere Cambiumzellen in verschiedener Weise geteilt haben und kurze Markstrahlzellen entstanden sind. Diesen Vorgang beschreibt HABERLANDT (11) mit den Worten (p. 614, 615): "Die Anlegung neuer sekundärer Markstrahlen im cambialen Verdickungsring erfolgt in der Weise, dass je nach der Grösse des Markstrahles eine oder mehrere Cambiumzellen die entsprechende Anzahl von queren und schrägen Teilungen eingehen".

Sodann sehen wir auf Tafel V die Markstrahlen im Radialverlauf von oben und auf Tafel IV von der Seite und können sie verfolgen, wie sie durch das Cambium und das Rindengewebe einerseits und das Holzparenchym, das zugleich mit den Markstrahlen als Speichergewebe dient, andererseits ziehen.

Auch auf Fig. 3 und 4 auf Seite 118 ist die radiale Anordnung der Markstrahlen auf horizontalem Querschnitt von *Raphanus* im Gesamtbild zu sehen.



7. Grössenverhältnisse der Cambiumzellen und ihrer Kerne.  
Anzahl der Chromosomen.

Wenig bekannt scheinen die Grössenverhältnisse der Cambiumzellen zu sein. Die einzige mir bekannte Angabe ist von SCHOUTE (6), wo er bei *Cordyline rubra* (p.32) als Längenmass der Cambiumzelle 100 - 200  $\mu$  angibt. FITTING (12. Aufl., p. 100) schreibt nur: "Die Länge der Cambiumzellen ist je nach der Pflanzenart verschieden". Wie aus meinen Ausführungen über die horizontalen Querteilungen zu schliessen ist, ist es mit Schwierigkeiten verknüpft, ein genaues Mass zu finden, das die Normallänge bei den einzelnen Arten angibt. Denn wie es ganz selbstverständlich ist, muss der Unterschied sich geltend machen, ob die Zellen vor, während oder nach der horizontalen Querteilung gemessen werden. Die Möglichkeit, ein Normalmass zu finden, bestände in dem Falle, dass man die Zellen z.B. misst, wenn sie gerade in horizontaler Querteilung begriffen sind. Ein auf diese Weise gefundenes Mass würde die Maximallänge der Cambiumzelle darstellen. Dabei besteht aber die Schwierigkeit, dass ich nicht bei allen von mir untersuchten Pflanzen Querteilungen finden konnte. Andererseits kann man annehmen, dass eine Zelle, die sich tangential teilt, ungefähr die Normalgrösse besitzt. Unter der Normalgrösse verstehe ich die Grösse einer ausgewachsenen Zelle, sowohl was Länge als auch was Breite und Tiefe anbelangt. Nun könnte allerdings bei Tangentialteilungen die Tiefe (von der Tangente aus gedacht) nicht als normal inbetracht kommen, da, wie wir sahen, die Zelle auch bei dieser Teilung sich zuvor nach der Teilungsrichtung häufig ausdehnt. Diese Ausdehnung in die Tiefe ist hier jedoch ohnedies von keiner Bedeutung, da das Bestimmen dieses Masses wegen seiner Kleinheit und Schwierigkeit aussichtslos ist. Ich habe also, wo es möglich war, solche Zellen zur Bestimmung der Länge und Breite genommen, die sich tangential teilten. In anderen Fällen habe ich das am häufigsten vorkommende Längenmass als normal genommen. Die Bestimmung der Breite war weniger schwierig aus dem Grunde, weil man dazu die ganzen Radialreihen als deutliche Anhaltspunkte hatte. Bei diesen Untersuchungen ergeben sich folgende Resultate:

Name d. Pflanze.	Länge in $\mu$	Breite in $\mu$	Bei horiz. Querteilung Länge in $\mu$
<i>Phaseolus multiflorus</i>	90	30	130
<i>Oenothera biennis</i>	140	15	
<i>Asarum europaeum</i>	140		
<i>Phytolacca decandra</i>	120	15	
<i>Raphanus sativus</i>	80	10	
<i>Sambucus nigra</i>	70	17	
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	50	15	

Wir sehen also hier ein Bild sehr variabler Cambiumgrössen, wie es uns Angehörige sehr verschiedener Familien zeigen, entsprechend den Angaben von FITTING. Man kann auch die Frage aufwerfen, ob nicht im Körper ein und derselben Pflanze unter normalen Zellen Grössenunterschiede bestehen. Wenn man nämlich überlegt, dass die älteren Internodien länger sind als die jüngeren - bei *Sambucus* z.B. stehen etwa 30 cm lange Internodienstücke solchen gegenüber, die nur wenige cm, ja mm gross sind -, so könnte man sich denken, dass in den langen Stücken die Zellen grösser sein könnten und müssten als in den kürzeren. Zur Klärung dieser Frage stellte ich an Cambiumzellen (auf Radialschnitten) verschieden grosser Internodien vergleichende Messungen an und fand bei einem:



4	cm	langen	Internodium	eine	Zelllänge	von	76	μ
7,5	"	"	"	"	"	"	68	μ
11	"	"	"	"	"	"	64	μ
27,5	"	"	"	"	"	"	64	μ

Demnach wäre das Ergebnis gerade das Gegenteil der Annahme. Aber auch eine Erklärung dieser Eigenart ist leicht zu finden. Es lässt sich nämlich leicht einsehen, dass die Zellen eines bezüglich der Länge ausgewachsenen Internodiums allmählig, was die Zellteilungen zur Längenausdehnung anbelangt, in ein gewisses Ruhestadium eingetreten sind, dass sie also eine normale Dauergrösse besitzen. Je jünger und kürzer ein Internodium ist, umso mehr haben seine Zellen das Bestreben, sich in die Länge zu strecken und sich häufig quer zu teilen, damit jenes möglichst rasch wachse. Von diesem Gesichtspunkt aus lassen sich diese auffallenden Beobachtungen verstehen.

Ebensowenig wie über die Grösse der Cambiumzellen scheint auch über die Grösse und Form der Kerne bekannt zu sein.

Von den Coniferen findet sich bei SANIO eine Angabe über den Cambium-Zellkern von *Pinus silvestris*. Sie lautet (1, p. 73): "Der Zellkern nimmt die Mitte der Zelle ein und füllt im Cambium den schmalen radialen Durchmesser der Zelle ganz aus. Seiner Form nach ist er langgestreckt, die längere Axe der Faserrichtung gleichlaufend; die Zahl der Kernkörperchen ist 3 - 4, aber auch mehr".

Diese Verhältnisse treffen bei den Dikotylen nicht in allem zu, wie schon die Tafeln I - IV zeigen, sondern wir sehen dort und auf Fig. 15, dass die Breite des Kernes nicht der Breite der Zelle gleich ist. Es füllt also der Kern den schmalen Durchmesser der Zelle nicht ganz aus. Das Bestreben des Zellkerns, möglichst die Mitte der Zelle einzunehmen, trifft auch hier zu. Doch die Form des Kernes ist nicht stets die nämliche. Zwar ist sie meistens entsprechend der Längsform der Zellen auch langgestreckt, doch es kommen auch rundliche Formen vor.

Was uns bei Fig. 15 a am meisten auffällt, ist die der Längsaxe der ruhenden Kerne entgegengesetzte Richtung der Spindelaxe des in Teilung befindlichen Kernes.

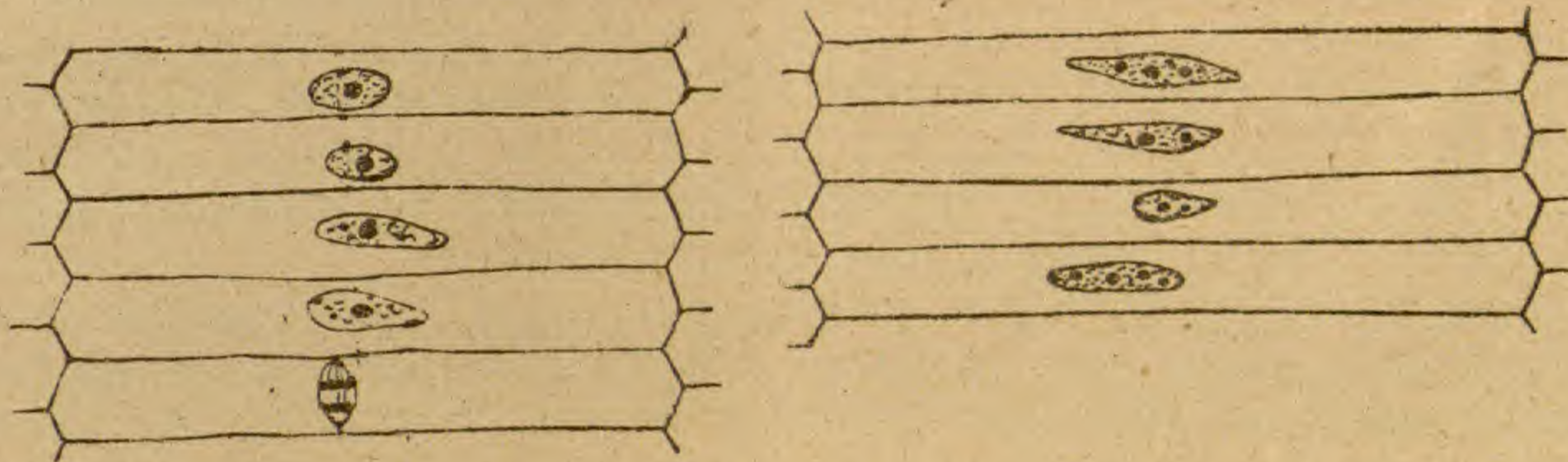


Fig. 15. Form der Zellkerne im Cambium.  
a. bei *Raphanus*. b. bei *Asarum*.

Denn in der Regel legt sich die Axe der Kernspindel in der Längsrichtung des Kernes und der Zelle an. Hier sehen wir das Gegenteil. Was die rundliche Form der Kerne anbelangt, so könnte man annehmen, dass diese Form den Übergang darstellt vom ruhenden normalen Kern zu dem Kern, der sich zur Längsteilung anschickt. Denn es ist auffallend, dass bei *Asarum* (Fig. 15 b), wo keine Teilungen zu finden waren, die meisten länglichen Kerne sind, während bei *Raphanus* sowie den andern Dikotylen mit starkem Wachstum und häufigen Teilungen rundliche Formen ziemlich häufig waren.

Die Zahl der Kernkörperchen ist nicht bei allen Pflanzen dieselbe. Am häufigsten habe ich, wie die Tabelle auf Seite 144 zeigt, ein Kernkörperchen gefunden; doch es kommen auch mehrere vor. Die Tabelle zeigt auch, dass die Länge der Kerne, abgesehen von den eben angeführten Variationen, nach der Pflanzenart verschieden ist, und man kann annehmen, dass sie proportional der Länge der Zelle ist.



Name der Pflanze.	Länge der Kerne in $\mu$	Zahl der Kernkörperchen
Raphanus	9 - 15	1
Aesculus	5 - 10	1
Phytolacca	7,5 - 12,5	1
Phaseolus	7 - 11	1
Sambucus	7 - 9	3 - 4
Asarum	10 - 22,5	3 - 4

Die Zahl der Chromosomen beträgt nach meinen Beobachtungen:

bei <i>Phytolacca decandra</i> .....	18
" <i>Raphanus sativus</i> .....	16
" <i>Phaseolus multiflorus</i> .....	12
" <i>Sambucus nigra</i> <sup>1)</sup> .....	18
" <i>Oenothera biennis</i> <sup>2)</sup> .....	7.

#### D. SCHLUSS.

Im Verlauf meiner Ausführungen habe ich die gewonnenen Ergebnisse auf die Dikotylen allgemein übertragen. Ich glaube, dass die Richtigkeit dieser Folgerung ausser Zweifel steht, da ich meine Beobachtungen an Vertretern der verschiedensten Familien machte: *Phytolaccaceae*, *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Hippocastanaceae* und *Caprifoliaceae*. Auch sowohl an holzigen wie an krautigen Gewächsen. Den Grund dafür, dass ich radiale Längsteilungen nur bei *Raphanus* gefunden habe, gab ich bereits an. Er liegt einzig und allein darin, dass *Raphanus* infolge seines grossen Umfangs, der die Folge seines kräftigen Dickenwachstums ist, und seiner Weichheit sich zu Tangentialschnitten gut eignet. Andere Dikotylen mit denselben Eigenschaften müssten dieselben Ergebnisse bringen.

Wie ich über die Coniferen denke, habe ich bereits anfangs erklärt. Ich sagte dort, dass ich an einen Unterschied zwischen "Coniferentypus" und "Dikotylen-typus" nicht glaube. Das Cambium der Coniferen wird wohl, da es im wesentlichen genau so beschaffen ist, ebenso arbeiten wie das Cambium der Dikotylen. Die über dieses gegebene Definition kann demnach auch für das Coniferen-Cambium anwendbar und gültig sein. Sache spezieller Untersuchungen wäre es, Kernteilungen auch bei den Coniferen durch direkte Beobachtung nachzuweisen.

Es bliebe wohl nun noch übrig zu sehen, wie es mit dem Cambium und dessen Vermehrung bei den Monokotylen sich verhält. Bekanntlich bezeichnet man als einen systematischen Unterschied zwischen Monokotylen und Dikotylen die Erscheinung, dass bei den ersteren das Fascicular- und Interfascicularcambium fehlt. Dies ist richtig, wenn man dabei ein nach zwei Seiten tätiges Cambium im Auge hat. Denn bei den bekannten Ausnahmen, wo sekundäres Dickenwachstum vorkommt, bildet sich aus dem Cambium hauptsächlich nur nach innen ein Gewebe, in dem einzelne Leitbündel entstehen und das zum Teil zu Parenchym wird, dessen Zellwände sich stark verdicken und verholzen.

Ein weiterer Unterschied von Monokotylen und Dikotylen besteht in der Beschaffenheit des Cambiums selbst. Wie auch HABERLANDT (11, p. 641) bemerkt, sind die Elemente des meristematischen Verdickungsringes der Monokotylen nicht als eigentliche Cambiumzellen anzusprechen. Denn sie besitzen nicht die prosenchymatisch zugespitzte Form, und ihre Höhe übertrifft die Breite um das 2 - 4-fache.

Als Vertreter der Monokotylen mit sekundärem Dickenwachstum kommen bekanntlich nur einige Liliifloren inbetracht (*Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca*, *Aloe*, *Aletris*) und einzelne Knollen der Dioscoreaceen.

Diese Methode des Dickenwachstums scheint bei ihnen sekundär entstanden zu sein, wie ja auch einige Dikotylen (*Mesembrianthemum*, *Nyctaginaceae*, *Chenopodi-*

1) Bereits bestimmt von LAGERBERG 1909, BOENIKE 1911. - 2) Bereits bestimmt von GATES 1909, DAVIS 1910.



aceae, *Amarantus*) zeigen, allerdings erst, nachdem sich ein primäres Bündel gebildet hat.

Dagegen finden sich auch bei einigen Monokotylen (*Zea*, *Orchideen*) Andeutungen eines echten Cambiums zwischen Xylem und Phloem und SUESSENGUTH benützt diese Erscheinung, um seine Ansicht zu unterstützen, dass die Monokotylen für Abkömmlinge der Dikotylen angesehen werden. Denn das Cambium, das bei letzteren allgemein ausgebildet ist, soll bei den Monokotylen sich immer mehr reduziert haben und grösstenteils verloren gegangen sein.

Doch uns beschäftigt vor allem die Frage, ob Kernteilungen im Cambium der Monokotylen beobachtet worden sind, und welcher Art diese sind. SCHOUTE spricht nur von tangentialen Teilungen. Den Kernteilungsvorgang hat er nicht beobachtet. Mehr bietet uns SUESSENGUTH. Er erwähnt an einer Stelle "Reihenanzordnung mit radial gerichteten Kernspindeln" in den Bündeln von *Dioscorea sinuata*. An einer andern Stelle spricht er von radialen Teilungen. Dass er aber jedesmal die gleichen Vorgänge meint, geht aus seinen in Fig. 16 wiedergegebenen Zeichnungen und einigen andern

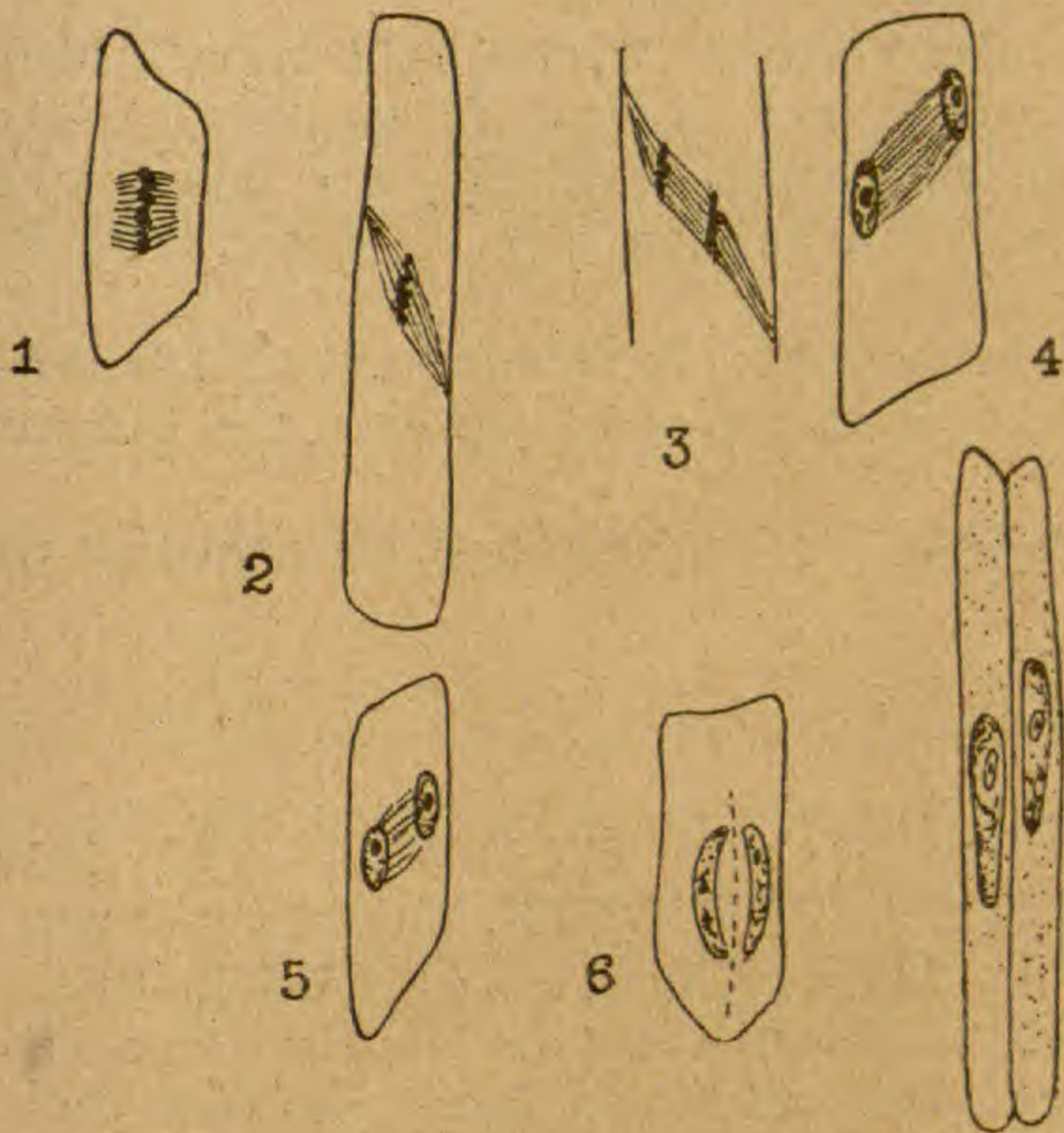


Fig. 16. Kernteilungsfiguren aus dem Cambium der Monokotylen. Nach SUESSENGUTH.

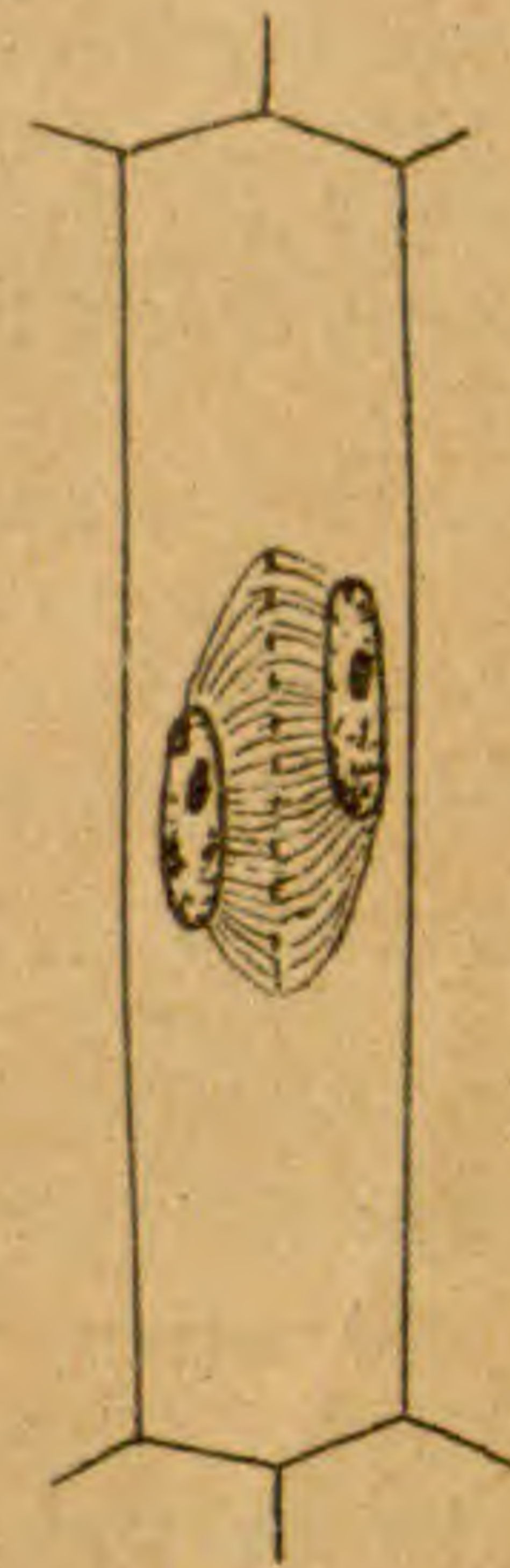


Fig. 17. Schräg gestellte Spindelaxe in einer Cambiumzelle von *Sambucus nigra*.

Abbildungen (14, p. 58) deutlich hervor. Nach unsern Begriffen müsste diese Teilung "tangentielle Längsteilung" genannt werden. Zur Erklärung der Figuren 1 - 4 in unserer Figur 16 schreibt er (p. 59): "In den radialen Teilungen der Cambiumzellen von *Dioscorea sinuata* steht die Spindelaxe in der Mehrzahl der Fälle senkrecht zur Zellenlängsaxe. Sie ist, soweit sie überhaupt deutlich hervortritt, ungewöhnlich breit und hat die Form eines beiderseits abgestutzten Doppelkegels. Im andern Fall bildet sie sich diagonal schief aus - in Annäherung an die Norm des Zusammenfalls mit der Protoplasma-Längsaxe -, die Kernplatte selbst aber liegt parallel zu den Längswänden der Mutterzelle. Die Wandrichtung hängt also nicht von der Lage der Spindel ab, sondern folgt dem Gesetz der senkrechten Schneidung unabhängig. Figur 5 - 7 der Abb. 16 gibt SUESSENGUTH an als "ganz ähnliche Bilder wie bei *Dioscorea*". Er erhielt sie aus der "cambialen Zone" von *Zea Mays*-Keimlingen. Wir haben also hier in der Kern- und Zellteilungsweise ganz dieselben Verhältnisse, wie ich bei den Dikotylen gefunden habe, denn auch solche schräg gestellte Spindelaxen habe ich im Cambium von *Sambucus nigra* als Tangentialteilung gefunden. Ich habe diesen allerdings bei den Dikotylen höchst selten angetroffenen Vorgang auf Fig.



17 wiedergegeben.

Von horizontalen Quer- und Längsteilungen (nach meiner Benennung) ist auch bei SUESSENGUTH an keiner Stelle etwas zu lesen. Wir müssen uns also mit seinen tangentialen Längskernteilungsfunden bei den Monokotylen zufrieden geben und die genaue Ermittlung dieser Vorgänge hier wie bei den Cruciferen weiteren Spezialuntersuchungen überlassen, die ich leider nicht mehr selbst ausführen konnte.

#### E. KURZE ÜBERSICHT DER ERGEBNISSE.

1. Tangentiale Längsteilungen kommen im Cambium der Dikotylen gleich häufig in allen Zellen vor, sind also nicht an eine bestimmte Zellenlage gebunden. Die Auffassung, dass im Cambium bzw. in der Mitte des Cambiums sich eine Initiale befindet, die allein teilungsfähig sei, oder doch wenigstens alle übrigen Cambiumzellen an Teilungsfähigkeit übertreffe, ist also nicht haltbar. Das Cambium besteht vielmehr aus einer Schicht meristematischer Zellen mit gleicher Teilungsfähigkeit.

2. Die horizontalen Querteilungen im Cambium dienen seiner Längenausdehnung, nicht der Erweiterung seines Mantels. Dabei teilt sich in der Regel nicht eine Zelle für sich allein, sondern es teilen sich in einem kurzen Zeitraum alle Zellen eines Stockwerks, um den stockwerkartigen Aufbau beizubehalten.

3. Die Vergrößerung des Cambiumringes geschieht durch Radialteilungen. Diese werden nicht ersetzt durch horizontale Querteilungen mit darauf folgendem gleitendem Längswachstum. Dieses selbst kommt nur in beschränkter Masse vor beim Heranwachsen der durch eine horizontale Querwand geteilten Zellen zur eigentlichen Form der Cambiumzelle.

4. Intracambiales Weitenwachstum ist nicht vorhanden. Extracambiales Längen- u. Weitenwachstum kommt vor, und es kann dadurch die Radialanordnung bis zur Unkenntlichkeit gestört werden.

5. Ein Unterschied zwischen "Dikotylientypus" und "Coniferentypus" scheint nicht begründet.

#### LITERATUR.

(1) SANIO, Anatomie der gemeinen Kiefer, in Pringsh. Jahrb. IX, 1874. - (2) KRABBE, Das gleitende Wachstum, in Abh. Akad. Berl. 1886. - (3) MISCHKE, Beobachtungen ü. d. Dickenwachstum d. Coniferen in Bot. Zentralbl. XLIV, 1890. - (4) RAATZ, Die Stabbildungen im sekund. Holzkörper der Bäume u. d. Initialtherie, in Pringsh. Jahrb. XXIII, 1892. - (5) JOST, Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume, Bot. Ztg. Heft 1, 1901. - (6) SCHOUTE, Über Zellteilungsvorgänge im Cambium, Verh. Akad. Amsterd. 1902. - (7) Strasburger, Lehrbuch, 9 - 15. Aufl. 1908 - 1921. - (8) ROTHERT, Das Gewebe d. Pflanzen, in Handw. d. Naturw. IV, 1913. - (9) KLEIN, Forstbotanik, 1913. - (10) KLINKEN, Über d. gleitende Wachstum der Initialen im Cambium d. Coniferen etc. Bibl. Bot. Heft 84, 1914. - (11) HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat. 5. Aufl. 1918. - (12) VOECHTING, Unters. z. experiment. Anatomie u. Pathologie des Pflanzenkörpers II, 1918. - (13) NEEFF, Über die Umlagerung der Cambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen, Zeitschr. f. Bot. XII (1919). - (14) SUESSENGUTH, Beitr. zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen, Beih. bot. Zentralbl. XXXVIII, Abt. 2, Heft 1 (1919) 1920. - Leider kam ich infolge der Kriegs- bzw. Nach-Kriegsverhältnisse erst nach Beendigung dieser Arbeit in den Besitz der bemerkenswerten Schriften von Prof. BAILEY an der Harvard-Universität.

#### ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel I (Seite 120). Die verschiedenen Stadien der tangentialen Längsteilung im Cambium der Dikotylen. Fig. 1, 4, 5 von *Phaseolus multiflorus*, Fig. 2, 3 von *Aesculus Hippocastanum*.

Tafel III (Seite 129). - Horizontale Querteilung der Cambiumzellen der Dikotylen in den verschiedenen Stadien, und zwar: Fig. 1 - 4 auf radialem Längsschnitt von



*Phaseolus*, Fig. 5 - 7 auf tangentialen Längsschnitt von *Raphanus sativus*.

Tafel VII (Seite 137). - Die verschiedenen Stadien der radialen Längsteilung im Cambium der Dikotylen von *Raphanus sativus*.

Tafel II (Seite 126). - Schnitte aus dem Cambium der Dikotylen zur Erläuterung d. Cambialfunktion und zum Beweis gegen die Initialentheorie. Fig. 1 radialer Längsschnitt von *Sambucus nigra*; 2 und 3 radialer Längsschnitt von *Phytolacca decandra*, 4, 5, 7 und 8 radialer Längsschnitt von *Raphanus sativus*; Fig. 6 horizontaler Längsschnitt von *Raphanus sativus*.

Tafel IV (Seite 133). - Radialer Längsschnitt durch *Raphanus sativus* mit Cambium Schicht (C), einem Markstrahl (M) und dem Stück eines Gefässes (G). Stockwerkartiger Aufbau.

Tafel V (Seite 134). - Horizontaler Querschnitt von *Raphanus sativus* mit deutlicher Radialanordnung. Rechts und links je eine Zellreihe angrenzender Markstrahlen, die durch das Cambium C ziehen. Tr = Tracheen.

Tafel VI (Seite 136). - Tangentialer Längsschnitt durch das Cambium von *Raphanus sativus* mit quer getroffenen Markstrahlen. Die mit Kreuzen dargestellte Linie zeigt den Verlauf einer Längsreihe.

-----

Diese Arbeit wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M. unter Leitung von Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. M. MOEBIUS.

## Histologische Untersuchungen an den Stämmchen von Lagenocarpus Dracaenula Pfeiff. und an den Knollstöcken anderer Sclerieen.

Von H. PFEIFFER (Bremen).

I. C. SCHOUTE (1912, p. 195) hat gezeigt, dass das sekundäre Dickenwachstum gewisser Palmen gewissermassen als ein auch nach Beendigung des Längenwachstums andauerndes primäres Zuwachsvermögen betrachtet werden kann, indem beide Wachstumsweisen tatsächlich aneinander anschliessen. Bei beiden ist die Vergrösserung der schon vorhandenen Zellen das Hauptmoment zur Charakterisierung des Vorganges. Dass dennoch nach mikroskopischen Querschnittsbildern grosse Unterschiede zwischen dem primären Zustand und dem nach sekundärem Wachstum vorhanden sind, ist nur darauf zurückzuführen, dass beim primären Dickenwachstum alle Zellen des Querschnitts etwa gleichmässig wachsen, sodass allein eine Vergrösserung, nicht auch eine Veränderung in der Form der Zellen und ihres Netzes eintritt, während die Ausbildung der starren Teile nach beendigtem Längenwachstum die Ursache bildet; dass sekundäres Dickenwachstum nur unter gewissen Formveränderungen stattfinden kann (vergl. darüber PFEIFFER 1923). Durch die Auffassung, dass das sekundäre Dickenwachstum sich als eine Verlängerung des primären über die gewöhnliche Dauer hinaus darstellt, wird der geringe systematische Wert des anomalen Dickenzuwachses begreiflich. Schon mehrfach wurde von verschiedenen Autoren gezeigt, dass es in demselben Stamme unten zu sekundärem Dickenwachstum, oben hingegen nicht zu solchem kommen kann, nämlich in dem Fall, dass die mechanischen Bedürfnisse der Pflanze unten ein stärkeres Wachstum bedingen sollten. Sonach wundert es nicht allzu sehr, bei den in der Überschrift angeführten Cyperaceen anomale Dickenzuwachs-Erscheinungen zu finden. Nachdem ausser von den baum-



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Kleinmann Anton

Artikel/Article: [Ueber Kern- und Zellteilungen im Cambium. 113-147](#)