Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie.

Von

Wilh. Raatz in Berlin.

Mit Tafel XXVII—XXXII.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit enthält Beiträge zur Holzanatomie, die sich, wie schon die Ueberschrift besagt, im Wesentlichen um zwei Centren gruppiren. Diese Zusammstellung der Stabbildungen mit der Sanio'schen Initiale, welche auf den ersten Blick etwas befremden könnte, wird durch den eigenartigen, bei der Darstellung getreu wiedergegebenen Gang der Untersuchungen, durch die Verwendung der ersteren zur Beleuchtung der letzteren, ihre Rechtfertigung finden.

Der erste, von den Stabbildungen handelnde Theil verwerthet denselben Stoff, wie die Anfang dieses Jahres in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Jahrgang 1890, Band VIII, Generalversammlungsheft) erschienene Abhandlung von Dr. C. Müller „Ueber die Balken in den Holzelementen der Coniferen.“ Von dem Vorhandensein derselben erhielt ich erst nach der Bremer Naturforscherversammlung, woselbst sie zum Vortrag gelangt war — etwa Mitte October vorigen Jahres — Kunde, nachdem mein Manuscript bereits Ende Juli Herrn Prof. Schwendener zur Genehmigung, behufs Verwendung als Doctordissertation, vorgelegen hatte. Meine

Arbeit kann deswegen, obwohl sie erst ein volles Jahr später zum Abdruck gelangt, als Parallelarbeit gelten. Es kann dies um so eher geschehen, als ich an Form und Inhalt nichts wesentliches geändert habe; nur glaubte ich an den geeigneten Stellen auf die Müller'sche Arbeit eingehen, die gleichen Resultate kurz erwähnen und die abweichenden Ansichten besprechen zu sollen.

Abgesehen von naturgemässen Parallelstellen gehen unsere Darstellungen theils auseinander, so besonders in der gänzlich verschiedenen Entstehungstheorie der Stabbildungen, theils ergänzen sie sich; und dies sowohl in rein descriptiver Hinsicht als in der weiteren Verwerthung des Stoffes und in Behandlung einzelner mehr nebensächlicher Beobachtungen. Vornehmlich gestattet mir das erste Capitel, in welchem Dr. Müller „das Geschichtliche der Frage" mit dankenswerther Gründlichkeit behandelt, mich meinerseits auf die nothwendigsten Litteraturangaben zu beschränken.

Berlin, den 27. September 1891.

Wilh. Raatz.

I.

Bei der anatomischen Untersuchung des secundären Holzkörpers unserer Bäume sind von älteren Autoren eigenartige stabförmige Gebilde beobachtet worden, welche die Zellen als freie Balken in radialer Richtung durchsetzen. Diese „nach Art von Leitersprossen von einer Wand zur anderen durch das Lumen ausgespannten stäbchenförmigen Körper" hat zuerst Carl Sanio beschrieben. Nachdem er dieselben bereits in den durch Maceration isolirten Tracheïden von Hippophaë rhamnoides bemerkt hat (vergl. Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg. 1863), fand er sie später auch bei Pinus silvestris. In seiner „Anatomie der gemeinen Kiefer" (Pringsheim's Jahrb. IX. S. 58) sagt er hierüber unter anderem: „Diese Körper, natürlich aus Cellulose als Grundmasse bestehend, finden sich auch garnicht so selten in den Holzzellen der Kiefer und sind dann einer ganzen radialen Holzreihe in der Weise eigenthümlich, dass sämmtliche Holzzellen in derselben Höhe und

in derselben Richtung diese Stäbchen zeigen. Bei glücklichen radialen Schnitten habe ich dieselben durch mehrere Jahresringe desselben Präparates verfolgen können, und ich zweifle nicht, dass sie zuweilen den ganzen Stamm in einer radialen Reihe durchsetzen. Diese stäbchenförmigen Körper nehmen ihre Entstehung im Cambium, wo sie die Mutterzellen ebenso wie im Holze durchsetzen" (vergl. dazu seine Fig. 1 Tafel VI).

Die von Sanio gemachten Beobachtungen sind von anderen Autoren, so von Russow (Bot. Centralbl. X. S. 63), Kny (Text zu den bot. Wandtafeln S. 199 und Fig. S. 200), de Bary (vergl. Anatomie S. 495) für Pinus silvestris (von de Bary und Russow auch je einmal für Drimys Winteri resp. Abies Pichta) und zuletzt von Winkler (Bot. Ztg. 1872, Nr. 32 S. 585 und Tafel VII) für Araucaria brasiliensis bestätigt worden, ohne eine Erweiterung zu erfahren (vergl. Schenk, Handbuch III 2, S. 634). Da Sanio selbst — obwohl er es in Aussicht stellte — später auf diesen Gegenstand nicht mehr zurückkommt, so ist bisher, abgesehen von der oben erwähnten Arbeit von Carl Müller, weder die histologische Bedeutung dieser Gebilde noch die Art und Weise ihrer Entstehung Gegenstand eingehenderer Erörterung gewesen.

Obgleich sie nun wegen ihrer Seltenheit jedenfalls nicht zu den normalen Erscheinungen zu rechnen sind, so treten sie dem Anatomen doch häufig genug entgegen, um einer näheren Untersuchung werth zu erscheinen, zumal sie, wie wir sehen werden, geeignet sind, auf die Zelltheilungen im Cambium Licht zu werfen.

Nachdem der Verfasser diese Stäbe bei seinen Studien über vergleichende Anatomie des Markstrahlengewebes zuerst auf radialen Längsschnitten von Abies pectinata gefunden und sodann auch auf Tangential- und Querschnitten desselben Objectes aufgesucht hatte, wandte er sich der Frage nach dem Vorkommen und der Entstehungsweise dieser Gebilde zu und suchte sie zunächst bei anderen Coniferenhölzern. Dabei kam er sehr bald zu dem Schlusse, dass sie jedenfalls eine weit grössere Verbreitung besitzen, als man nach bisherigen Litteraturangaben vermuthen sollte; denn bei allen Untersuchungsobjecten fand er dieselbe Erscheinung, bald schon auf einem der ersten Schnitte, bald freilich erst nach längerem planmässigen Durchsuchen der in radiale Serienschnitte zerlegten Holzstücke.

Als Material haben ausser unseren einheimischen auch viele eingeführte Nadelhölzer gedient. Als ganz besonders geeignete Objecte erwiesen sich ein siebenjähriges Stammstück von Araucaria imbricata aus dem hiesigen botanischen Museum und Stammausschnitte älterer Bäume von Pinus silvestris, Strobus und excelsa und Abies pectinata, welche ich dem Kgl. Forstgarten zu Chorin verdanke.

Ausser bei diesen Coniferen habe ich die Stabbildungen noch bei Pinus Pumilio, Pinea und austriaca; Abies balsamea, cephalonica, Nordmanniana und Pichta; Pseudotsuga Douglasii; Larix europaea; Thuja gigantea und occidentalis; Cupressus Lawsoniana; Juniperus communis und Sequoia gigantea gefunden.

Von Laubhölzern habe ich nur Hippophaë rhamnoides, Casuarina equisetifolia und Salix fragilis — und zwar mit Erfolg — auf Stäbe untersucht.

Was somit die Verbreitung dieser Erscheinung betrifft, so glaube ich mich nach meinen bisherigen Erfahrungen zu dem Schlusse berechtigt, dass die Stabbildungen und die damit verwandten später zu besprechenden Gebilde bei allen durch einen Cambiumring in die Dicke wachsenden Nadel- und Laubhölzern vorkommen dürften. Innerhalb derselben Pflanze finden sie sich in allen Theilen des Holzkörpers und der secundären Rinde: in Wurzel, Stamm und Zweigen[1]).

Da diese stabförmigen Gebilde, die langgestreckten Tracheïden des Coniferenholzes rechtwinklig kreuzend, sich auf radialen Längsschnitten am deutlichsten abheben, so findet man sie hier leichter als auf den übrigen Schnitten, ohne sie auch beim Aufsuchen mit schwacher mikroskopischer Vergrösserung mit den gleich gerichteten Grenzwänden benachbarter Markstrahlzellreihen gut verwechseln zu können. Die durch die Tracheïdenwände begrenzten Theilstücke

1) Dr. Müller gelangt zu einem ganz analogen Resultat. Durch seine Untersuchungen, welche sich allerdings nur auf Coniferen beziehen, werden die Stabbildungen durch Wahl beliebiger Stichproben für alle Coniferenhölzer — für 15 genera aus allen vier Gruppen der Eichler'schen Eintheilung — und für alle Regionen des Holzes nachgewiesen. Er gelangt zu dem Schluss: „dass die Sanio'schen Balken in allen Axenorganen (im Stämmen, Zweigen und Wurzeln) in jeder Höhe und in jeder Region (in den jüngsten und ältesten Jahresringen) bei allen Coniferen vorhanden sind. Die Balkenbildung gehört somit zur Charakteristik der Coniferenhölzer."

sind im Frühlingsholze meist dünn und fadenförmig, während sie zugleich mit den Wänden des Herbstholzes an Dicke zunehmen und diese als Streben mit verbreiterten Enden verbinden (Taf. XXVII, Fig. 1).

Dass man es in der That nicht mit Zellwänden, sondern mit frei durch das Lumen gehenden Stäben zu thun hat, beweisen die auf tangentialen Längsschnitten sichtbaren Querschnittsbilder derselben. Hier zeigen sie meist eine rundliche, elliptische bis längliche Form.

Ihre Structur gleicht derjenigen der Tracheïdenwände; wie an jenen lässt sich eine Mittellamelle und die secundäre Verdickungsschicht mit der stärker lichtbrechenden Randlamelle unterscheiden. Die Mittellamelle erscheint auf dem Querschnitt bei den dünnen, rundlichen Stäben meist fast kreisförmig und lässt oft in der Mitte einen dunkleren Punkt erkennen (Taf. XXVII, Fig. 2), bei den grösseren elliptischen bis länglichen ist sie stets schmal linear mit wenig verbreiterten Enden (Taf. XXVII, Fig. 3—5); sie hat also in Wirklichkeit im ersteren Falle mehr eine cylinderische Form, im letzeren etwa diejenige eines seitlich zusammengedrückten Schlauches. Im übrigen zeigt sie dieselben Eigenthümlichkeiten wie die Mittellamelle der Tracheïdenwände. So erweitert sie sich — auf Radialschnitten gesehen — bisweilen trichterförmig an den Schnittpunkten mit den Mittellamellen der Wände und schliesst einen Raum ein, welcher bei kreisförmigen Stäben die Form eines Doppelkegels mit concaven Seiten hat (Taf. XXVII, Fig. 7). Derselbe bleibt, wie die von den Mittellamellen zusammentreffender Tracheïdenwände gebildeten „Zwickel“, fast immer ausgefüllt (Fig. 7, Taf. XXVII bei b, c und d). Nur selten finden sich wirkliche Intercellularräume, so z. B. bei den parenchymatischen Zellen des Harzganges (Fig. 1 bei h). Sind die Axen zweier Stäbchen nicht genau in einer geraden Linie, hat also eine Verschiebung der Tracheïdenwände gegeneinander stattgefunden, so sind die Hälften des Doppelkegels durch eine meist S förmig gestaltene Lamelle getrennt (XXVII, 7 bei c). Oft kann man auch die Mittellamelle völlig intact durch diejenige der Tracheïdenwand hindurchgehen sehen; letztere geht dann continuirlich mit etwas verbreitertem Rande in die erstere über (XXVII, 7 bei a). Da die Mittellamelle das Licht anders bricht als die sie umgebende secundäre Verdickungsschicht (und auch als die von ihr eingeschlossenen

Zwickel), so bietet sie dem Auge das Bild einer capillaren Röhre, d. i. eines von zwei helleren Linien begrenzten dunkleren Streifens dar. Wo diese „scheinbare Capillare“ bei rundlichen Stäben ununterbrochen durch die Tracheïdenwand hindurchgeht, erscheint sie an den Schnittpunkten bisweilen etwas verengt.

Auch in den Rindenzellen, besonders den Siebröhren lässt sich eine centrale Lamelle meist erkennen.

Alle diese Erscheinungen treten deutlicher hervor, wenn man das in absolutem Alkohol entwässerte Präparat in stark lichtbrechende Medien — am besten in Benzol — bringt.

Im Cambium, wo die Stäbe in jeder Zelle sichtbar sind, haben sie in den einzelnen Zellen die Form eines zwischen den Fingerspitzen auseinandergezogenen, etwas dickflüssigen Tropfens (XXVII, 1 bei c). Bei der Theilung einer Cambiumzelle tritt an den Schnittpunkten des Stäbchens mit der jungen Wand dieselbe allmähliche, mit dem Alter der Wand zunehmende Abrundung der Ecken ein, wie an den Insertionsstellen der tangentialen und radialen Wände. In der weiteren Entwicklung theilen sie das Schicksal der tangentialen Wände, nehmen in den jungen Rindenzellen, und zwar in den Siebröhren mehr als in den parenchymatischen Elementen, an Dicke zu, während sie in den jungen Tracheïden während der Streckung zunächst dünner werden, um dann erst bei der weiteren Differenzirung in die Tracheïdenlamellen die oben beschriebene Beschaffenheit zu erhalten. Wie in den parenchymatischen Zellen der Rinde, so behalten sie auch in den dünnwandigen des Holzes, welche die Harzgänge umgeben, den Jungcellulose-Charakter, während sie in den Tracheïden verholzen. Da sie wie die Tracheïdenwände auf Salzsäure und Phloroglucin roth, auf Jodkalium gelb reagiren, so bleibt über ihre Verholzung kein Zweifel übrig.

Ueber die Verbreitung der Stäbe innerhalb der einzelnen Zellen geben tangentiale Längsschnitte Aufschluss. Hier zeigt sich, dass sie bald einzeln, bald zu zweien oder mehreren in Reihen mit ungleichen Intervallen angeordnet (Taf. XXVIII, Fig. 2) in allen Theilen der Tracheïden vorkommen können. Wenn sie auch häufig in der Nähe der Markstrahlen gefunden werden, so ist ihr Vorkommen doch sicher nicht an jene gebunden. Meist stehen sie in der Mitte des Lumens, doch können sie auch etwas zur Seite rücken und bisweilen sogar der Wand anliegen.

In einzelnen Zellen können die Stäbchen entweder ganz fehlen oder, was häufiger ist, gezerrt oder zerrissen sein; in diesem Falle sind die Enden einem dünnen durchschmolzenen Drahte ähnlich, oder, bei den etwas mehr verdickten Theilstücken, an der Zerreissungs- oder Zerrungsstelle durch zackige oder knorrige Wucherung verdickt (Fig. 8, Taf. XXVII). Solche dünnen fadenförmigen Stäbe — doch auch nur diese — können bisweilen ganz aufhören. Dass dem so ist, und dass sie nicht etwa durchschnitten sind, kann man auf radialen Längsschnitten durch Vergleich mit den Markstrahlen, denen sie genau parallel sind, ersehen. In diesem Falle muss man annehmen, dass sich ein dazugehöriger Stab auch in der Rinde befindet.

Ausser den oben beschriebenen, durch ganze Jahresringe hindurchgehenden Stäben finden sich auch häufig solche, welche nur durch eine Zelle oder doch nur durch wenige hindurchgehen. Diese Kurzstäbe zeigen dieselben Eigenthümlichkeiten wie die Langstäbe, nur sind sie durchschnittlich breiter als jene (Fig. 9—10). An ihren äusseren, nicht mittleren Ansatzstellen an die Tracheïdenwände sind sie schalen- bis krugförmig eingebogen (Fig. 10, Taf. XXVII). An einem Präparate von Abies pectinata bemerkte man in diesen schalenförmigen Einsenkungen deutliche, als rothe Linien erscheinende Spaltungen der Mittellamelle (Fig. 9, Taf. XXVII). Bei Araucaria fand sich diese Eigenthümlichkeit oft noch ausgeprägter. Diese beiden Vorkommnisse beweisen, dass die Stäbe bei der radialen Streckung der jungen Tracheïden einen Widerstand geleistet haben. Hierfür spricht auch das Aussehen der breiteren Stäbe (Fig. 9, 10, 17) und die häufigen Zerrungen und Zerreissungen der dünnen Langstäbe.

Eine bei Rundstäben sich findende Eigenthümlichkeit bilden kleine grubenartige Vertiefungen und Höhlungen, welche die kleineren Theilstücke eines Stabes in der Mitte, die längeren an beiden Enden besitzen. Man nimmt sie am leichtesten auf radialen Längsschnitten wahr. Ihre Form ist keine bestimmte; am häufigsten besitzen sie linsenförmige Gestalt und lassen bisweilen im Innern eine in der Mitte verdickte Lamelle erkennen (Taf. XXVII, Fig. 12 und 18); entweder sind sie Höhlungen im Innern des Stabes oder wirkliche Perforationen, nicht selten seitliche grubenartige Ver-

tiefungen (Fig. 12); in einigen Fällen fand ich an ihrer Stelle eine kurze Unterbrechung des Stabes, dessen Enden nur noch durch ein dünnes, die Mittellamelle fortsetzendes Fädchen verbunden waren (Fig. 14). Auf dem Querschnitt des Stabes fand ich nur solche, welche als einseitige Grübchen bis zur Mittellamelle reichten (Fig. 15, 16). Man dürfte kaum fehlgehen, wenn man diese Gebilde als rudimentäre Hoftüpfel auffasst. So könnte man Fig. 12 und 18 als Hoftüpfel ohne Ausmündungskanäle beschreiben; Fig. 13 desgleichen, jedoch mit einseitiger, rudimentärer Kanalanlage; Fig. 14 als Tüpfel mit völlig unterbliebener Hofbildung; Fig. 15 als nur einseitig zur Ausbildung gelangten Hoftüpfel; Fig. 16 desgleichen, jedoch mit theilweis unterbliebener Hofbildung. Ihrer Gestalt und Lage nach entsprechen sie den kleinen behöften Tüpfeln, wie sie die Querwände der „gefächerten", in unmittelbarer Nähe der Harzgänge vorkommenden Tracheïden besitzen[1]).

Ausser diesen kleinen Tüpfelrudimenten, welche den Hoftüpfeln horizontaler Querwände entsprechen, giebt es andere grössere, welche ich als den grossen Hoftüpfeln der radialen Längswände analoge Rudimente auffasse. Dieselben finden sich häufig auf den breiten, d. i. im Querschnitt elliptischen Kurzstäben als grössere grubenartige Einsenkungen (Fig. 17, Taf. XXVII) von unregelmässiger oft halbmondförmiger Gestalt. Diese Auffassung gewinnt durch Vergleich mit einer anderen Erscheinung an Wahrscheinlichkeit. Nicht selten sieht man nämlich auf tangentialen Längsschnitten von einer Tracheïdenwand aus kürzere oder längere frei endende Wände zungenartig in das Lumen der Tracheïden hineinragen (Taf. XXVIII, Fig. 3). An einer dieser „zungenförmigen Zwischenwände", welche, an einem Markstrahl beginnend, die etwas erweiterte Tracheïde durchzog, waren vier Hoftüpfel deutlich sichtbar, die denen der benachbarten Wände völlig glichen. Diese Tüpfel verbinden also Theile ein und derselben Tracheïde. Ausser bei Araucaria imbricata fand ich diese seltsame Erscheinung noch dreimal bei Pinus silvestris und excelsa; in einem Falle enthielt die frei endende, ziemlich lange Wand ebenfalls fünf, in den beiden anderen, wo die Wand nur kurz war,

1) Diese gefächerten Tracheïden bilden gewissermassen die Uebergänge von den aus Cambiumzellen durch Quertheilung entstandenen Holzparenchymzellen zu den Tracheïden, insofern als einzelne Fächer dieser Tracheïden zartwandige Holzparenchymzellen bleiben, während die übrigen den Tracheïdencharakter zeigen.

einen behöften Tüpfel. Auf dem radialen Längsschnitt fand ich auf solcher zungenförmigen Zwischenwand neben einem Hoftüpfel eine grubenartige Einsenkung, wie sie die breiten Kurzstäbe zeigen. Ein interessanter Fall ist in Fig. 1, Taf. XXVIII (Radialschnitt von Pinus silv.) dargestellt. Auf der rechten Seite der mit einem Hoftüpfel versehenen Querwand befinden sich zwei breite, plattenförmige, zweizellige Kurzstäbe, deren einer ein Tüpfelrudiment besitzt (bei b); auf der anderen Seite (bei a) sehen wir in den beiden Zellen je eine mit einem deutlichen Hoftüpfel versehene Zwischenwand. Dass diese Tüpfel nicht etwa der darüber oder der darunter liegenden Zellwand angehörten, davon konnte man sich durch verschiedene Einstellung des Mikroskops leicht überzeugen. Da diese Zwischenwände und die Stäbe, wie wir später sehen werden, theilweise genetisch gleichwerthig sind, so scheint mir die Auffassung der oben beschriebenen Grübchen als Tüpfelrudimente um so richtiger, als auch sonst Fälle bekannt sind, in denen Zellen bei veränderten Bedingungen — gleichsam ihre Eigenart bewahrend — tüpfelähnliche Wandvertiefungen zeigen, die offenbar, soweit man sehen kann, zwecklos sind[1]). Als besten Belag für die Richtigkeit meiner Auffassung fand ich schliesslich bei Araucaria zwei breite durch acht resp. sechs Zellen hindurchgehende Kurzstäbe, wovon der letztere einmal vier, der erstere dreimal je drei, zum Theil rudimentäre Hoftüpfel neben einander zeigte (Taf. XXVIII, Fig. 2); dieselben glichen ganz denen der radialen Längswände, nur waren sie etwas kleiner.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die in Fig. 4, 6 und 9, Taf. XXXII dargestellten Tüpfelrudimente an den Enden partieller Zwischenwände, wie ich sie bei Thuja occident. mehrmals gefunden habe; der knopfförmige Torus wird von zwei Vorsprüngen umgeben, welche fast das Bild einer Krebsscheere abgeben.

An dieser Stelle muss ich im Anschluss an die Stäbe kurz auf einen anderen, hierhergehörigen Gegenstand eingehen.

---

1) So besitzen z. B. die Thyllen, welche ich bei Pinus excelsa gefunden habe, auf der ganzen Ausdehnung der Wände, also auch da, wo sie den dicken Tracheïdenwänden fest anliegen, tüpfelartige Einsenkungen. — Die Thyllenbildung ist bisher bei jetzt lebenden Coniferen, sonst nicht beschrieben worden; ich gedenke deswegen demnächst auf diese Beobachtung in einer eigenen Arbeit zurückzukommen.

Paul Schulz beschreibt in seiner Inauguraldissertation (Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berlin 1882.) eigenartige „Querversteifungen der Tracheïden". „Im (tangentialen) Längsschnitt bieten dieselben dem Auge ein doppeltes T (I) dar. Ein kurzes Mittelstück trägt an seinen Enden je eine Scheibe; das mittlere cylindrische Stück geht allmählich in die Scheiben über, und diese flachen sich nach und nach ab;..."

„Sie sind meistens senkrecht zum Markstrahl oder auch schief zu ihm gestellt." (Diese Gebilde sollen also nach P. S. im Wesentlichen nicht, wie die oben beschriebenen Stäbe, radial, sondern tangential gerichtet sein.) „Man findet diese Membranversteifungen nur an jenen Stellen der Tracheïden, welche an die Markstrahlen angrenzen, und zwar sind sie hier garnicht selten, sowohl im Frühjahrsholz als in dem des Herbstes." Diese „Doppel-T-Träger", welche schon mehrfach in der Litteratur erwähnt worden sind, beruhen auf einem Beobachtungsfehler. Sie sind in lebendem Holze, wo ich sie lange vergeblich gesucht habe, niemals, sondern nur in abgestorbenem zu finden und bestehen nicht aus verholzter Cellulose, sondern aus einem harzgummiartigen Secret, wie es allmählich abgestorbenes Holz nicht selten ausscheidet. Wie ein Flüssigkeitstropfen in einem engen Glasröhrchen werden sie von zwei Meniscen begrenzt und finden sich naturgemäss überwiegend (aber nicht ausschliesslich!) an den durch die Markstrahlen verursachten Verengungen der Tracheïden. Da die Tracheïden häufig da, wo sie den Markstrahlen benachbart sind, in der tangentialen Richtung viel enger werden, so dürften diese Secrete an solchen Stellen bisweilen die Form eines zwischen den Fingern auseinandergezogenen, zähflüssigen Tropfens haben, also als freie Säulen in tangentialer Richtung durch das Lumen der Zelle ragen. Obwohl nun dies gerade von mir nicht beobachtet wurde, so ist doch anzunehmen, dass solche Formen die Veranlassung zu der von Paul Schulz gegebenen Beschreibung und Abbildung gegeben haben. Der Irrthum ist um so erklärlicher, als diese Secrettropfen durch Zusammentrocknen gegen Säuren sehr widerstandsfähig werden und wenigstens auf den tangentialen Längschnitten kaum noch an Flüssigkeitstropfen erinnern, sondern thatsächlich der von Paul Schulz gegebenen Zeichnung entsprechen. Eine schärfere Vergrösserung freilich oder

ein radialer Längsschnitt durch das Holz hätte die wahre Natur dieser Erscheinung sofort erkennen lassen.

Mit den stabförmigen Gebilden müssen ferner die theilweisen Verwachsungen tangentialer Tracheïdenwände in Zusammenhang gebracht werden, da dieselben besonders mit den Kurzstäben fast immer gleichzeitig auftreten.

Auf radialen Längsschnitten findet man sehr häufig, vornehmlich im Frühjahrsholze, zwei benachbarte tangentiale Tracheïdenwände eine kürzere oder längere Strecke vereinigt, wobei bisweilen die Mittellamellen deutlich in einander übergehen (Fig. 5, Taf. XXVIII). Durch Vergleich mit den benachbarten Tracheïden derselben Radialreihe überzeugt man sich, dass man es hier nicht mit den Enden zweier Tracheïden zu thun hat; denn diese finden sich alle in nahezu gleichem Niveau und sind überdies ja auch durch gleitendes Wachsthum theilweise an einander vorbeigeschoben. Diese theilweisen Verwachsungen können sich in denselben Zellen auch mehrmals wiederholen. Fast ebenso häufig kommen auch Verwachsungen der Wände zweier benachbarter Zellen vor. In diesem Falle sind die äusseren Wände in der oben beschriebenen Weise vereinigt; die mittlere Wand setzt sich dann nicht genau an die Vereinigungsstelle, sondern stets etwas seitlich derselben an. Man ersieht hieraus, dass die äusseren Wände schon vereinigt waren, als sich die Zelle noch einmal theilte, wobei die junge Wand, nach dem bekannten Zelltheilungsgesetze, sich unter möglichst grossem Winkel an die eine der Wände ansetzte. Verwachsungen dreier bereits vorhandener Wände an einer Stelle kommen niemals vor.

Ueber die räumliche Beschaffenheit dieser Verwachsungen geben tangentiale Längsschnitte Aufschluss. Hier zeigen sich nämlich Gebilde, die bei überaus mannigfaltigem Aussehen etwa drei Grundformen besitzen:

1. Die elliptischen, welche mit ihren schmalen Seiten das Lumen der Zelle mehr oder weniger ausfüllen, so dass es nur am Rande noch zusammenhängt (Fig. 5 d, Taf. XXVIII).

2. Die halbelliptischen, welche, mit ihren langen Breitseiten der Tracheïdenwand anliegend, mehr oder weniger tief in das Lumen der Zelle hineinragen (Fig. 5a, Taf. XXVIII).

3. Die oben schon beschriebenen, zungenförmigen Formen, welche, an irgend einer Stelle der Tracheïdenwand ansetzend, die Zelle eine kürzere oder längere Strecke durchziehen (Fig. 3, Taf. XXVIII).

Die halbelliptischen zeigen auf Tangentialschnitten stets, die elliptischen Formen bisweilen eine doppelt conturierte Umgrenzungs- und eine schwächere Innenlinie. Das Zustandekommen dieser drei Linien erklärt sich folgendermassen: Die scharfe Aussenlinie giebt die wirkliche Umgrenzung der Verwachsungsstelle an; ihre Doppelcontur wird durch die stärker lichtbrechende Randlamelle der secundären Verdickungsschicht verursacht; die schwächere, etwas unbestimmte Innenlinie umgrenzt die Vereinigung der beiden Mittellamellen (vergl. Fig. 5 auf Taf. XXVIII; a und b, sowie d und c gehören zusammen; auf dem Radialschnitt ergeben beide die Fig. 5).

Zwischen diesen drei Grundformen giebt es alle Uebergänge; so können z. B. die elliptischen der Wand mehr oder weniger anliegen, indem sie entweder gerade oder etwas schräg zur Tracheïdenachse gerichtet sind; im ersteren Falle bilden sie dann den Uebergang zu den halbelliptischen, im zweiten zu den zungenförmigen Formen.

Alle diese Gebilde können mit Ausnahme der schmalen halbelliptischen auf dem tangentialen Längsschnitte auch die Structur der oben beschriebenen Stäbe zeigen, d. h. sie lassen eine deutliche, nach der Form des Gebildes sich richtende bandartig lineare Mittellamelle und eine secundäre Verdickungsschicht mit hellerem Rande erkennen. Mit andern Worten, wir finden zwischen den „Verwachsungen“ und den Stäben auf den tangentialen Längsschnitten alle Uebergangsformen.

Was ihr lokales Auftreten betrifft, so fanden sich auf tangentialen Schnitten neben einander in derselben Zelle:

1. Eine grössere elliptische Verwachsungsstelle mit deutlicher Mittellamelle und ein Rundstab.

2. Eine längere, lineare Verwachsung mit freien Enden und ein Rundstab.

3. Eine elliptische Verwachsung mit Mittellamelle und eine solche ohne dieselbe; die erstere dürfte also einem Stabe ähnlich sein.

4. In zwei Fällen ein zungenförmiger Fortsatz mit Mittel-

lamelle und ein Stab. In einem Falle zeigte der Fortsatz die oben erwähnten Hoftüpfel (Fig. 3, Taf. XXVIII).

5. Recht instructiv war ein Präparat von Pinus excelsa, dasselbe zeigte neben einander zwei halbelliptische Verwachsungen, welche je einen zungenförmigen Fortsatz mit deutlicher Mittellamelle aussandten, an die sich wiederum je ein Stab, der eine direct, der andere mit kurzem Intervall reihte (Fig. 4 auf Taf. XXVIII).

6. Fig. 4 auf Taf. XXXII stellt den seltenen Fall dar, wo sich in der darunterliegenden Zelle eine grosse, fast bis zu den Wänden reichende Verwachsungsstelle und in der darüberliegenden eine längere partielle Zwischenwand zeigte.

Kehren wir nunmehr zu den Ansichten auf den radialen Längsschnitten zurück, so finden wir auch hier zwischen den Verwachsungen und den Stäben alle Uebergänge. So findet man in der ersten Zelle des Frühlingsholzes Kurzstäbe, die mit dem einen Ende, der letzten Wand des Winterholzes anhaften, während sie mit dem anderen die schalen- und becherartigen Einsenkungen der Zellwand verursachen. Diese Einsenkungen können trichterförmig bis zur gegenüberliegenden Wand reichen, so dass wir sie als Verwachsungen bezeichnen müssen. In einem Falle war solch eine Zelle noch getheilt, so dass die trichterförmige Einsenkung durch die mittlere Wand hindurch bis zur letzten Winterholzwand reichte (Fig. 11, Taf. XXVIII).

Ein anderes Mal hatte die erste Zelle einen Kurzstab, an den sich in der zweiten eine trichterförmige Einsenkung anschloss (Fig. 7, Taf. XXVIII). Dem entsprechend finden sich auch zweizellige Kurzstäbe in den ersten beiden Zellen des Frühjahrsholzes. Bei der Verwachsung zweier Zellen mit ihren äusseren Wänden sieht die Verbindungsstelle einer derselben einem kurzen breiten Stabe mit becherförmiger Einsenkung ähnlich, während wieder in andern Fällen die eine Zelle eine Verwachsung, die benachbarte einen Stab — bei Araucaria einmal sogar zwei Kurzstäbe dicht neben einander, Fig. 6 — zeigte.

Wie schon oben die tangentialen, so zeigen hier noch deutlicher die radialen Schnitte das lokal gleichzeitige Auftreten dieser Gebilde sowohl in derselben Zelle, als auch in den Zonen gleichen Alters. So besassen zwei Zellen bei Araucaria und ebenso bei Pinus silvestris viele Verwachsungen und Kurzstäbe neben einander;

bei Pinus Strobus waren einmal die äussersten Wände dreier Zellen zu einer Verwachsung vereinigt, neben der sich ein (dem entsprechend) dreizelliger Kurzstab[1]) befand (Fig. 9, Taf. XXVIII).

Aus dem Vorhandensein aller Uebergangsformen und dem lokal gleichzeitigen Auftreten aller dieser Gebilde muss man auf ihren genetischen Zusammenhang schliessen. Zu diesem Schluss glaube ich mich ganz besonders durch zwei Präparate berechtigt. Bei dem einen fand sich an einem achtzelligen Kurzstabe auf der einen Seite eine schalenförmige Einsenkung, auf der anderen eine Verwachsung zweier Zellen (Fig. 12, Taf. XXVIII).

Bei dem anderen schloss sich an eine breite Verwachsung zweier Herbstholzzellen ein breiter bandartiger Stab, der sich zuerst durch die übrigen sechs Herbstholzzellen und dann durch viele Jahresringe hindurch verfolgen liess. In dem ersten blieb er noch breit und bandartig, um, allmählich schmaler werdend, in einen dünnen Rundstab mit den charakteristischen Grübchen überzugehen (Fig. 8, Taf. XXVIII). Neben diesem befand sich ein gleicher Stab, der, einer Verwachsung derselben Zellreihe entspringend, nur von vornherein schmaler, denselben Verlauf nahm.

Ehe wir nach der Bedeutung all dieser Gebilde fragen, will ich noch kurz eine andere interessante Beobachtung mittheilen.

Kurzstäbe kommen nämlich nicht nur bei den Coniferen, sondern auch bei Laubhölzern vor, nur sind sie hier wegen der geringen Dimensionen der Stereïden viel schwerer zu finden. Als ich im Anschluss an Sanio Holz von Hippophaë rhamnoides auf Stäbe untersuchte, fand ich neben mehreren einzelligen auch einen vierzelligen Kurzstab (Fig. 15, Taf. XXVIII). Die vier Zellen, welche die Theilstücke desselben enthielten, lagen jedoch nicht neben einander, wie dies bei den Coniferen regelmässig der Fall ist, sondern waren durch je eine Zelle, welche sich durch gleitendes Wachsthum dazwischen geschoben hatten, von einander getrennt. In einem anderen Falle enthielten auf einem Querschnitt sechs theilweis von einander getrennte, ziemlich unregelmässig gestellte Stereïden solche Stäbchen.

Während diese Erscheinung bei den Laubhölzern infolge des bedeutenden Längenwachsthums der Stereïden regelmässig zu finden

---

1) Diese Bezeichnung soll bedeuten, dass sich der Stab durch drei Zellen hindurch findet, und sei wegen der Kürze des Ausdrucks gestattet.

sein dürfte, findet sich dieselbe bei Coniferen, deren Tracheïden sich bei der Differenzirung nur noch wenig strecken, seltener. Beobachtet habe ich ähnliches einmal auf einem radialen Längsschnitt von Abies cephalonica. Hier waren fünf dicht neben einander befindliche Langstäbe an einer Stelle durch eine dazwischen geschobene Tracheïde, welche der benachbarten Radialreihe angehörte, von einander getrennt. Auch die Gefässe des Laubholzes besitzen die Stäbe, wie ich zweimal bei Salix fragilis und einmal bei Casuarina equisetifolia beobachtet habe[1]).

Langstäbe habe ich bei Laubhölzern nicht gefunden, doch dürften auch diese vorhanden sein.

Was nun die Bedeutung dieser Stäbe anlangt, so ist aus dem bisher Gesagten ohne Weiteres klar, dass sie einem Zwecke, etwa einem mechanischen, nicht dienen können. Vielmehr hat man es hier, wie schon die relative Seltenheit beweist, mit abnormen Erscheinungen zu thun. Man findet sie nicht überall gleich häufig, weder an verschiedenen Bäumen derselben Species, noch in den verschiedenen Jahresringen eines Stammes, noch in den verschiedenen Regionen desselben Jahresringes. Vielmehr ist das erste Frühjahrsholz einzelner Jahre ganz besonders ausgezeichnet. So fand ich bei vier Pflanzen des Choriner Forstgartens, je einer Pinus Strobus und excelsa, Abies pectinata und cephalonica, die ich speciell daraufhin untersucht habe, diese Gebilde im ersten Frühlingsholze des Jahresringes 1889 unverhältnissmässig häufiger als in den früheren; erst derjenige des Jahres 1884 zeigte sie wieder nahezu ebenso zahlreich. Deswegen ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass ihre Bildung durch besondere klimatische Verhältnisse bisweilen begünstigt wird.

Die Ursache ihrer Entstehung ist wohl überwiegend in den Schluss der Vegetationsperiode zu verlegen. Obgleich ihr Auftreten im Frühlingsholz am häufigsten ist, so spricht doch ein Umstand für meine Annahme, nämlich der, dass sowohl Lang- als Kurzstäbe häufig noch in den letzten Winterholzzellen beginnen,

---

1) Seite 45, Anm. 2 theilt Dr. Müller mit, dass Prof. Kny bei Tilia auf einem Radialschnitt Sanio'sche Balken durch mehrere Libriformzellen und ein ziemlich weites Gefäss hindurchgehen sah.

wie ich dies fünfmal bei Abies cephalonica und noch häufiger bei Pinus silvestris beobachtet habe.

Trotz meines umfangreichen Materials vermag ich diese Frage nicht endgültig zu lösen, denn neben den die obige Annahme stützenden Fällen kommen auch Ausnahmen häufig genug vor.

Auf die Art und Weise, wie diese Gebilde entstehen, lässt theils ihr anatomischer Bau, theils der genetische Zusammenhang der verschiedenen Uebergangsformen schliessen.

Es sei im Folgenden gestattet, des Näheren auf diese Frage einzugehen, da die Behandlung solcher Monstrositäten nur dann als kritische Basis für andere Fragen einen Werth erhält, wenn über ihre Entwicklungsgeschichte und, wenn möglich, über die Ursache ihrer Entstehung kein Zweifel obwaltet.

Bei den ersten Präparaten mit Stäben lag es nahe, dieselben für Wandrudimente zu halten. Die Wahrscheinlichkeit war um so grösser, als der Zusammenhang zwischen den Stäben und den zungenförmigen Zwischenwänden, in deren directer Verlängerung sich (auf tangentialen Schnitten) die ersteren häufig finden, ausser Zweifel zu sein schien (Taf. XXVIII, Fig. 3). Die eigenartigen Tüpfelrudimente waren geeignet, die Ansicht zu bekräftigen, dass den Stabbildungen gleichsam die Wandnatur bis zu einem gewissen Grade geblieben sei.

Es könnte sich natürlich nur um die Ueberreste radialer Längswände handeln, denn alle diese Gebilde sind stets radial, niemals tangential gerichtet und haben sowohl ihre grösste Ausdehnung — so die Zwischenwände und die plattenförmigen Stäbe — in der Längsrichtung der Zelle, oder sind, wenn zu mehreren vorhanden, zu Längsreihen angeordnet (Taf. XXVII, Fig. 2).

Gegen die Auffassung spricht jedoch folgende Ueberlegung. Es können nicht ältere Wände sein, aus denen jene hervorgehen, denn die Stäbe finden sich niemals als Verlängerungen radialer Wandreihen; und die jüngeren Radialwände werden, wie wir später sehen, nicht als Längswände angelegt, sondern gehen aus ursprünglichen Querwänden durch allmähliche Schiefstellung hervor. Ausserdem sähe man ja auch nicht ein, weshalb die viel häufigeren tangentialen Wände nicht auch einmal resorbirt und zu tangential gerichteten Stäben werden sollten.

Indess der am meisten gegen diese Ansicht sprechende Factor, ist der augenscheinliche genetische Zusammenhang zwischen der Stabbildung und den Verwachsungen tangentialer Wände. Wie wir oben gesehen haben, lässt sich eine Grenze zwischen Verwachsungen und Stäben garnicht ziehen; zudem finden sich beide in derselben Zelle vielfach in allen Uebergängen neben einander (Taf. XXIX, Fig. 4 und Taf. XXVIII, Fig. 1, 4 und 9), und Lang- und Kurzstäbe bilden in den folgenden Zellen einer Reihe oft genug die directe Verlängerung solcher Vereinigungsstellen tangentialer Wände (Taf. XXVIII, Fig. 8, vergl. Taf. XXXII, Fig. 4).

Da bei den letzteren eine vollständige Verschmelzung der Mittellamellen vorhanden ist (Taf. XXVIII, Fig. 5 b und c), so muss ihrer Bildung eine Berührung oder grosse Annäherung der tangentialen Wände vorausgehen. Vergegenwärtigt man sich die auf dem Querschnitt schmale, längliche Form der Cambiumzellen während der Vegetationsruhe, so ist eine derartige Berührung der tangentialen Wände durch geringe wellige Faltung derselben recht wohl denkbar, denn auf den besten Schnitten findet man immer Wände, welche sich berühren, während die übrigen völlig straff gespannt erscheinen.

Die Ursache der Berührung tangentialer Wände dürfte in den einzelnen Fällen, soweit man aus den anatomischen Befunden schliessen kann, sehr verschiedener Art sein.

Häufig findet man Tracheïden, welche durch diese Missbildungen ganz besonders ausgezeichnet sind; zehn und noch mehr dieser Monstrositäten können sich in solch einer Zelle finden; bald sind die Wände kürzere oder längere Strecken vereinigt, bald durch Stäbe mit einander verbunden. Wie sonderbare Bilder hierdurch zu stande kommen können, zeigt Fig. 4 auf Taf. XXIX; hier gehen Verwachsungen dreier Zellen mehrfach in Stäbe resp. partielle Zwischenwände über. In solchen Fällen ist der Berührung der tangentialen Wände augenscheinlich ein zeitweiliges pathologisches Collabiren vorausgegangen. An einigen Präparaten hatte diese Auffassung um so grössere Wahrscheinlichkeit für sich, als sich die Zellen in nächster Nähe von vernarbten Verwundungen (Wundparenchym) befanden, wie ich dies bei Picea excelsa, Pinus excelsa und Thuja gigantea gefunden habe. Man muss wohl annehmen, dass solche Zellen durch die Verwundung ungünstig beeinflusst, zeitweilig einen geringeren Turgor besitzen als die benachbarten

und in Folge dessen stellenweise von diesen zusammengedrückt werden.

Eine besondere Rolle spielt bei der Stabbildung gewiss auch das Längenwachsthum der Cambiumzellen und der jungen Tracheïden. Obgleich die ersteren zweifellos überwiegend an der Spitze wachsen, so lässt die Verschiebung der Stabaxen gegen einander (Taf. XXVII, Fig. 7 bei c) doch auch auf eine Streckung der Längswände schliessen. Mit Hilfe dieser glaube ich die zahlreichen Stäbe und Verwachsungen, durch welche gerade die ersten Tracheïden des Jahresringes ausgezeichnet sind, erklären zu sollen. Denn man kann sich wohl vorstellen, dass zu Beginn der Vegetation die erste dem Winterholze anliegende Cambiumzelle durch den Contact mit dem Holze im Längenwachsthum einseitig behindert, eine welligfaltige Form der freien Wand und damit die Vorbedingung zur Berührung der tangentialen Wände erhalten.

Es ist freilich auch die Möglichkeit vorhanden, dass auch hier ein blosses zeitweiliges Collabiren einzelner Zellen als Ursache angesehen werden muss.

In anderen Fällen schienen Wachsthumsstörungen die wirkenden Ursachen gewesen zu sein. So ist das Spitzenwachsthum der Zellen besonders geeignet, in den benachbarten lokale Berührung der Wände hervorzurufen. Sehr schön trat dies an einem Radialschnitt von Pinus silvestris hervor; hier hatte sich eine Zelle zwischen die der Nachbarreihe gedrängt und dabei selbst drei Kurzstäbe erhalten und in der Nachbarzelle, welche zufällig Initiale war, die Anlage zu einem Langstab verursacht.

An dieser Stelle muss ich auf eine der Stabbildung verwandte Erscheinung hinweisen, auf die Bildung von Zellwandfaltungen.

Wenn das Spitzenwachsthum der Cambiumzellen irgend wie gehindert wird, so können die sonderbarsten Gebilde zu stande kommen. Wenn die Spitze auf einen Markstrahl stösst, so kann sie sich entweder fussartig erweitern, umbiegen oder, was häufig zu beobachten, sich gabeln und so auf beiden Seiten des Markstrahls zugleich vorbeiwachsen, was auf Tangentialschnitten natürlich sehr eigenartige Bilder hervorruft.

In anderen Fällen genügt der Widerstand anderer Zellwände, um in der Spitze eine Faltenbildung zu verursachen. Wächst dann nach einiger Zeit nur eine der beiden Kuppen weiter, so wird die

Falte zur Seite gedrängt (Taf. XXXII, Fig. 5 und 11) und scheint dann entweder einer Tangential- oder einer Radialwand zu entspringen. Gewöhnlich pflegen die Cambiumzellen, ihrem Querschnitte gemäss, radial gerichtete, die sich differenzirenden Jungtracheïden dagegen tangential gerichtete Falten zu bilden (Taf. XXXII, Fig. 8).

Obwohl diese Falten zweifellos mit den Stäben bisweilen dieselbe Entstehungsursache haben können, so ist der Bildungsvorgang doch ein anderer.

Merkwürdig ist dabei, dass die Membranfalten in derselben Weise Hoftüpfel oder deren Rudimente besitzen können wie die partiellen Zwischenwände, welche durch Berührung tangentialer Wände entstehen.

Den weiteren Entwicklungsgang bei der Stabbildung denke ich mir folgendermassen.

An den durch Collabiren oder durch wellige Faltung verursachten Berührungsstellen der tangentialen Wände erfolgt nunmehr durch unbekannte Vorgänge im Plasma Ansammlung von Cellulose. Dieselbe verhindert bei breiten Berührungsstellen, besonders wenn sie auf einer längeren Strecke einer radialen Wand anliegt, lokal die Streckung der Zelle und verursacht die oben beschriebene Verwachsung (vergl. Fig. 9, Taf. XXVIII bei a und Fig. 13, Taf. XXVIII bei a); oder aber die Celluloseansammlung wird (wie ein Flüssigkeitstropfen zwischen den Fingern) je nach ihrer Form entweder zu einer partiellen Wand (vergl. Fig. 1, Taf. XXVIII bei a, Taf. XXXII, Fig. 4, 7, 9 und 10) oder zu einem Faden ausgezogen (vergl. Taf. XXVIII, Fig. 9 bei b; Fig. 14 bei a und Fig. 1 bei b).

Hierbei leistet sie, natürlich wie auch die schalen- und becherförmigen Einsenkungen der tangentialen Wände beweisen, Widerstand. Hat die Berührungsstelle und damit die sich bildende (oft wohl mehr peripherische) Celluloseansammlung einen grösseren Umfang, so wird bei der radialen Dehnung dieser Stelle der Celluloseschlauch von dem hohen Turgor seitlich zusammengedrückt. Bisweilen entsteht aber auch eine wirkliche Höhlung, die entweder leer oder mit körniger Masse angefüllt sein kann. Wirkliche Höhlungen sind indess selten, doch kommen sie sowohl bei randständigen als centralen Verwachsungen vor. In einem Falle grenzte an solch eine Höhlung (bei Thuja gigantea) ein natürlich nur einseitig ausgebildeter Hoftüpfel. Eine für meine Auffassung recht charakte-

ristische Form zeigt die Fig. 10, Taf. XXXII. Hier ist der Celluloseschlauch grösstentheils vom Turgor zu einer partiellen Zwischenwand zusammengedrückt; nur in der Mitte bleibt eine wirkliche Höhlung übrig.

Erfolgt nunmehr die Theilung, so enthält jede der beiden Tochterzellen den Stab resp. die partielle Wand. Theilt sich jede der beiden Tochterzellen noch einmal, so enthalten natürlich alle vier Zellen den Stab. Liegt die Ursache in der Initiale, so vererbt sich der Stab (oder die partielle Wand) auf alle von dieser abstammenden Zellen.

Bei fortgesetzter Theilung müsste der Cellulosetropfen natürlich dünner und dünner werden und zuletzt ganz verschwinden, wenn nicht derselbe durch Wachsthum immer wieder erneuert würde. Dass ein solches Wachsthum stattfindet, beweisen die durch viele Jahresringe hindurch zu verfolgenden dünnen Langstäbe[1]), welche ohne Wachsthum ja schon nach wenigen Theilungen aufhören müssten; dass andererseits aber das Wachsthum die durch Dehnung entstehende Querschnittsverringerung eines Stabes nicht völlig zu compensiren vermag, beweist der Umstand, dass die Langstäbe, auch wenn sie mit breiter Basis beginnen, doch allmählich schmaler werden und zuletzt in einen dünnen fadenförmigen Rundstab übergehen (Fig. 8, Taf. XXVIII) und schliesslich gelegentlich gänzlich aufhören.

Wenn man sich vorstellte, dass das Wachsthum der Stäbe, d. i. die Einlagerung neuer Molecüle durch Zug veranlasst, also nur ein passives ist, und dass es ferner nicht dem Lumen, sondern der Oberfläche des Stabes proportional erfolgt, so dürfte man wohl dem wahren Sachverhalte, der sich durch Messung wegen Unkenntniss der jeweiligen Querschnittsform nicht wohl genau feststellen lässt, soweit man nach dem blossen Augenschein urtheilen kann, sehr nahe kommen. Man verstände dann, weshalb der mit breiter Basis beginnende Stab (Fig. 8, Taf. XXVIII) anfänglich an Lumen so schnell abnimmt und erst dann, wenn dies eine bestimmte, für alle Stäbe gleiche Grenze erlangt hat, nahezu constant bleibend, nur sehr allmählich abnimmt, und weshalb er erst nach einer sehr grossen Anzahl von Theilungen so dünn wird, dass er in der Initiale — vielleicht bei ausnahmsweise gesteigertem Turgor — gelegentlich zerreisst.

---

1) Bei Abies cephalonica konnte ich eine Stabreihe durch 17, allerdings nur schmale Jahresringe hindurch verfolgen.

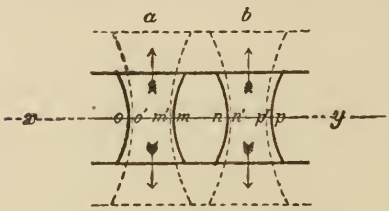
Man muss hierbei von der secundären, erst bei der Differenzirung in die Tracheïden gebildeten Schicht, welche im Herbstholz viel dicker ist als in dem des Frühjahres, und von der verschiedenen Individualität der einzelnen Zellen natürlich absehen.

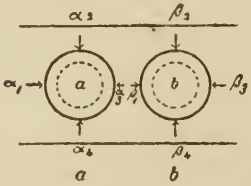
Mit diesem Wachsthum unter Zugspannung hängt offenbar auch die Thatsache zusammen, dass alle Langstäbe, welche Form auch immer die Berührungsstelle und die erste Celluloseansammlung in der Mutterzelle gehabt haben mag, doch schliesslich bei genügend oft wiederholter Theilung in Stäbe mit rundem Querschnitt übergehen.

Werfen wir an dieser Stelle noch einen Rückblick auf die Mittellamelle, so ist klar, dass das Wachsthum unter Zugspannung die oben beschriebene Form derselben nicht bewirken kann. Diese beiden Factoren allein vermögen nicht die Thatsache zu erklären, dass breite elliptische Stäbe nicht gleichfalls eine elliptische, sondern eine lineare, die Form eines seitlich zusammengedrückten Schlauches zeigende Mittellamelle erhalten. Vielmehr scheint mir dieser Umstand einen Beweis für die Richtigkeit der älteren Sanio'schen Theorie abgeben zu können. Nach seiner ersten Auffassung rücken während der Streckung der jungen Tracheïden die auf den radialen Cambiumwänden sichtbaren „Grenzlamellen" der Zellen durch Resorption der dazwischen liegenden weicheren Schicht an einander und bilden durch Verschmelzung die spätere Mittellamelle. Ueberträgt man diesen Vorgang auf die Stäbe, so kann man sich vorstellen, dass die im Cambium noch kreisförmige oder elliptische Aussenlamelle des Stabes, nach Resorption der Innenschicht vom Turgor der Zellen seitlich zusammengedrückt, zu einer Mittellamelle von der beschriebenen Form wird. Dadurch wird auch die oben beschriebene Verengung der „scheinbaren capillaren Röhren" an den Kreuzungsstellen mit den Wänden begreiflich. Die während der Bildung noch kreiscylindrische „Grenzlamelle" kann nach der erst später erfolgenden Resorption der Innenschicht nur im Lumen der Zelle, nicht aber an den Schnittpunkten mit der Wand vom hydrostatischen Druck seitlich zusammengedrückt werden, weswegen sie hier bisweilen schmaler erscheint als im Lumen der Zelle.

Von einigem Interesse, wenn auch nur von nebensächlicher Bedeutung dürfte noch die folgende Erscheinung sein.

Nicht selten beobachtet man nämlich, dass zwei dicht neben einander befindliche Langstäbe nach dem Cambium zu langsam convergiren und bei genügender Annäherung sich ganz vereinigend als ein einziger Stab weitergehen (Taf. XXXII, Fig. 2). Diese Thatsache scheint mir durch das Wachsthum der Stäbe unter Zugspannung eine genügende Erklärung finden zu können. Wenn eine Cambiumzelle mit zwei neben einander befindlichen Stäben a und b sich soeben getheilt hat und die so entstandenen beiden Zellen sich behufs neuer Theilung in radialer Richtung strecken, so werden in Folge des Zuges die Stäbe in ihrer ganzen Ausdehnung, also auch an den Schnittpunkten mit der jungen Wand, eine Querschnittsverringerung erfahren. Infolge der Cohäsion wird natürlich auch die junge Wand in der Nähe der Stäbe etwas contrahirt. Es werden also auf der Wand secundäre, centripetal nach den Axen der Stäbe gerichtete Kräfte wirksam.





Denkt man sich dieselben um a und um b in je vier sich rechtwinklig schneidende Componenten zerlegt, so werden sich α_2 und β_2 gegen α_4 und β_4 aufheben, ohne die Richtung der Stäbe verändern zu können. Dagegen werden $\alpha_3 + \beta_1$ eine gegenseitige Annäherung der Stäbe a und b bewirken müssen, sobald sie sich mit $\alpha_1 + \beta_3$ ausgleichen; denn aus dem Hook'schen Gesetze: — die Grösse der bewirkten Formveränderuug eines Körpers wächst innerhalb der Elasticitätsgrenze in gleichem Verhältniss mit der Grösse der wirkenden Kraft — folgt, dass bei Körpern verschiedener Länge zur Dehnung um dasselbe absolute Stück die erforderlichen Kräfte umgekehrt proportional der Länge sein müssen. Wären die Axen der Stäbe starr, so würde also zur Dehnung der Strecke m n um m m' + n n' eine ungleich grössere Kraft nöthig sein, als zur Dehnung von x o + p y um o o' + p p' (= m m' + n n'). Da nun die Axen nicht starr sind, so kommt nur die Reaction jenes ungleichen Zuges zur Wirkung, oder mit anderen Worten: m n übt

seinerseits einen ungleich grösseren Zug auf die Stäbe aus als $xo + py$ und bewirkt eine Annäherung der Stabaxen. Obwohl $\alpha_3 + \beta_1$ gleich $\alpha_1 + \beta_3$ ist, so bleibt $\alpha_3 + \beta_1$ doch nur allein wirksam. In Wirklichkeit hat $\alpha_3 + \beta_1$ noch den Reibungswiderstand, ferner den aus α_2, α_4, β_2 und β_4, sowie den aus der Zugspannung der Stäbe selbst resultirenden Widerstand zu überwinden. Sehen wir indessen von der Wirkung dieser doch nur geringfügigen Momente ab, so leuchtet ein, dass bei fortgesetzter Dehnung der Stäbe sich zwar die Mittelpunkte der Axen, nicht aber die Punkte m und n einander nähern können. Denn durch die Dehnung der Stäbe kann mn länger, aber niemals kürzer werden.

Die Strecke mn wäre also gleichsam der Grenzwerth für die Annäherung der Stabaxen, über die hinaus auch die Einführung neuer Wände offenbar nicht hinaushilft.

Es kann also eine Verschmelzung der Stäbe mit einander nicht eintreten, wenn nicht ein anderer Factor, nämlich das Dickenwachsthum der Stäbe, hinzukommt.

Denken wir uns: 1. die Dehnung der Stäbe, 2. das Dickenwachsthum derselben und 3. das Auftreten der jungen Theilungen sprungweise nach einander vor sich gehen, so werden, wenn sich die Mittelpunkte der Stabaxen in der oben beschriebenen Weise um eine Strecke d einander genähert und darauf die Stäbe durch Wachsthum wieder ihre normale Dicke erlangt haben, bei den nunmehr erfolgenden Theilungen die Stäbe an den Schnittpunkten mit den jungen Wänden nicht mehr um mn, sondern um $mn - d$ von einander entfernt sein. Da sich dieser Vorgang fortgesetzt wiederholt, so wird auch eine wirkliche Annäherung der Stäbe und schliesslich ein Verschmelzen mit einander erfolgen.

Wenn nun auch nicht sprungweise oder zeitlich ganz von einander getrennt, so dürften diese drei Momente doch auch nicht völlig gleichzeitig neben einander wirksam sein, wodurch die Wirkung natürlich aufgehoben würde.

Eine andere, hierher gehörige Erscheinung ist die folgende.

Auf radialen Längsschnitten verschwinden Stäbe bisweilen in der Weise, dass sie sich einer radialen Wandreihe mehr und mehr nähern, bis sie schliesslich völlig mit derselben verschmelzen. Man sieht die Theilstäbchen in diesem Falle anfänglich deutlich von einer tangentialen Wand zur andern reichen, darauf werden sie in

den folgenden Zellen kürzer und kürzer, indem sie zuerst an den Enden und schiesslich ganz von der secundären Tracheïdenmembran eingeschlossen werden. Auch die Mittellamelle, die man noch am längsten als zarten Faden in der Wand verfolgen kann, verschwindet endlich (Fig. 3, Taf. XXXII).

Bei Abies pectinata und Pinus silvestris und in der Rinde von Thuja occidentalis fand ich die entsprechenden Bilder auch auf dem Querschnitt: die anfänglich noch deutlichen Stäbe näherten sich den tangentialen Wänden, bis sie verschwanden; dabei konnte man sich durch Umwenden des Präparates leicht überzeugen, dass der Stab nicht etwa von den Schnittflächen getroffen worden war und dass man es nicht mit einer Täuschung irgend welcher Art zu thun habe. Dr. Müller berichtet von zahlreich beobachteten Fällen, wo sich die Stäbe gerade umgekehrt verhalten sollten, indem sie nicht peripheriewärts mit den radialen Wänden allmählich verschmelzen, sondern sich vielmehr von ihnen „emancipiren“ und „markwärts mehr und mehr in die betreffende Radialwand einsinken und sich bis zum völligen Verschwinden abflachen.“

Da ich die Müller'sche Angabe niemals beobachtet habe und mich von der Richtigkeit meiner Mittheilung durch nochmaliges Durchmustern meiner Präparate überzeugen konnte, so halte ich es für wahrscheinlich, dass Herr Dr. Müller, verleitet von der ihm vorschwebenden Entstehungstheorie, das Mark- und Peripheriewärts verwechselt hat; was übrigens bei Präparaten von Araucaria wegen des Mangels an scharf begrenzten Jahresringen leicht genug stattfinden kann.

Die Verschmelzung von Stäben mit radialen Wandreihen dürfte eine der obigen analoge Erklärung zulassen, mit dem einzigen Unterschiede, dass hier an Stelle eines zweiten Stabes eine radiale Wand tritt, in deren nächster Nähe sich der Stab befindet. Die schmale Membranstelle zwischen Wand und Stab übt dann denselben einseitigen Zug auf den letzteren, wie die Strecke mn im obigen Beispiel.

Es erübrigt, an dieser Stelle auf die abweichende Entstehungstheorie Dr. Müller's des Näheren einzugehen.

Für die Lösung dieser Frage stellt derselbe drei Möglichkeiten zur Erörterung:

1. Die Auffassung der Stäbe — resp. der Sanio'schen Balken, wie er sie mit vollem Recht genannt wissen will — als Ausscheidungsproducte von Plasmapfropfen,

2. die Entstehung durch theilweise Resorption von Tracheïden-Querwänden und

3. die Bildung aus Zellwandfalten.

Nachdem er die beiden ersten — mit gutem Grund — als unhaltbar abgewiesen, wendet er sich zur dritten und verarbeitet sie zu seiner Theorie. Er geht dabei von den Faltenbildungen aus, „welche an den Tracheïdenenden in allen Coniferenhölzern sehr häufig gebildet werden, sobald die Tracheïden so eingekeilt verlaufen, dass ihre durch Spitzenwachsthum ausgezeichneten Enden auf unüberwindliche Widerstände stossen" (vergl. seine Fig. 7 und meine Figuren 5, 8 und 11 auf Taf. XXXII).

„Denken wir uns nun," so fährt er fort, „auf der Radialwand einer Cambiumzelle eine in das Lumen vordringende Falte, welche bei der wiederholten Tangentialtheilung immer kräftiger hervortritt, so wird sie ein Hemmniss für den an der Radialwand auf- oder absteigenden Plasmastrom bilden. Dieses Hemmniss fällt aber, wenn der Faltenansatz allmählich resorbirt wird. Es muss dann zwischen der Faltenkante und ihrer Basis eine Durchbrechung eintreten, der Faltenrest wird zu einem die Cambiumzelle durchsetzenden Balken bezw. zu einer Platte. . . . der Uebergang einer Falte zum Balken ist bereits ein Resorptionsvorgang, durch welchen die Falte theilweise beseitigt wird."

Diese Faltentheorie wird sodann mit Hülfe seiner vorzüglichen Abbildungen durch Vergleich von Falten mit Balken auf Tangentialschnitten veranschaulicht. Ganz besonders leuchtet die Entstehung des plattenförmigen Balkens b seiner Fig. 1 aus der Falte Fig. 7 auf den ersten Blick ein.

Wenn indess schon die Annahme solcher weitgehenden, vom auf- oder absteigenden Plasmastrom bewirkten Resorptionen etwas gewagt erscheinen muss, und man nicht recht einsieht, warum als Faltenreste gerade solche runden Balken übrig bleiben sollen und warum diese nicht lieber ganz resorbirt werden, so liegt meines Erachtens der Hauptfehler doch in etwas anderem.

Dr. Müller bezeichnet die in seinen Figuren 8, 9 und 10 dargestellten Gebilde als Falten, in denen zum Unterschiede von

Fig. 7 „grosse Mengen von Intercellularsubstanz gespeichert sind," ohne sie uns auf Radial- oder Querschnitten zu zeigen. Meiner Auffassung nach haben wir es hier nicht mit Falten, sondern mit theilweisen Verwachsungen tangentialer Wände zu thun. Die weichere Innenlinie umgrenzt die Vereinigungsfläche der Mittellamellen, während die scharfe Aussenlinie erst mit der secundären Verdickungsschicht entstanden ist. Es treffen an diesen Stellen also die darüber- und die darunterliegenden Zellen unmittelbar zusammen (vergl. meine Fig. 5). „Grosse Mengen von Intercellularsubstanz" finden sich hier also keineswegs, obgleich ich das Vorkommen einer solchen in manchen plattenförmigen Balken oder partiellen Zwischenwänden damit nicht etwa in Abrede stellen will. Wenn man nun diese Gebilde als Falten bezeichnet, so muss man sich jedenfalls bewusst sein, dass sie ganz anderer Art sind als die in Fig. 7 dargestellten.

Sodann versäumt Dr. Müller, uns die Uebergänge von Falten zu Balken auf Radialschnitten zu zeigen; er lässt daher die vielfachen Beziehungen zwischen Verwachsungen und Stäben, das häufige gleichzeitige Vorkommen beider sowohl in denselben als in den aufeinander folgenden Zellen hier ganz unbeachtet [1]).

Nur auf ein sonderbares Verhalten der Balken auf Radialschnitten macht er aufmerksam, welches mehr als alles andere geeignet zu sein scheint, seine Theorie zu stützen. Er sagt hierüber: „Man begegnet nämlich häufig (?) beim Einsatz der Balkenreihen mit Platten der eigenartigen Erscheinung, dass die ersten Platten, vielleicht nur eine, dann auch zwei oder drei und mehr, nur eine untere oder obere Grenzlinie erkennen lassen. Es macht den Eindruck, als sei die Platte so hoch, dass ihre zweite Grenzlinie auf dem Präparate nicht mehr vorhanden ist. Dem widerspricht aber oft die tadellose Führung des Schnittes . . ."

Dr. Müller glaubt dieses Verhalten — seiner Theorie gemäss — durch Resorption, also durch allmählichen Uebergang einer Falte in plattenförmige Balken erklären zu sollen. Obgleich ich diese Erscheinung trotz meines umfangreichen Materials niemals selbst beobachtet habe, so halte ich doch dafür, dass man dieselbe auch

1) Fig. 11 ist bei Dr. Müller wohl nicht richtig erklärt, der Stab ist nicht die Fortsetzung einer Radialwand, sondern einer Verwachsung der tangentialen Wände in der Nachbarzelle; auf dem Radialschnitt würde dies etwa meiner Fig. 7, Taf. XXVIII entsprechen.

anders, ohne Resorption, erklären kann. Denkt man sich z. B. die erste Stabanlage in der Form von meiner Fig. 7, Taf. XXXII, nur dass das untere schmale Ende bis zu einer der Wände reicht, so würde durch das Wachsthum unter Zugspannung sehr bald an der schmalen Stelle eine Zerreissung eintreten, so wie ein Gummistreifen, den man an einer Stelle dünn genug geschnitten hat, bei starker Dehnung an der betreffenden Stelle einen Längsriss erhält; es würde also auf diese Weise die Isolirung des oberen breiten Theiles stattfinden und ein freier, zunächst plattenförmiger Stab entstehen. Es leuchtet ein, dass dieser Vorgang ein ganz der Müller'schen Beschreibung entsprechendes Bild auf dem Radialschnitt ergeben würde.

Was nun meine Ansicht über die Entstehungsweise der Sanioschen Balken anbetrifft, so steht dieselbe nicht vereinzelt in der botanischen Litteratur da, sondern findet bei Leitgeb in den Beiträgen zur Physiologie der Spaltöffnungen (Mittheilungen aus dem bot. Inst. zu Graz) ein Analogon.

Derselbe machte bei den Blütenblättern von Galtonia candicans und anderen Monocotylen die Beobachtung, „dass die den Schliesszellen seitlich anliegenden Epidermiszellen von Fäden, Bändern oder Balken durchsetzt erscheinen, welche von der Rückenwand der Schliesszelle und quer durch das Lumen zur gegenüberliegenden Wand verlaufen ...“ Die Entstehung dieser Gebilde ist nach seiner Meinung folgende: „Bald nach Anlage der Spaltöffnungen wachsen die Schliesszellen sehr rasch in die Breite und kommen so, die schmalen anliegenden Epidermiszellen einstülpend und zusammendrückend, mit deren abgekehrten Seitenwänden in Berührung. An dieser Stelle tritt nun eine mehr oder weniger innige Verwachsung ein. Wenn nun die Streckung der Zellen beginnt, werden in Folge der eintretenden Zerrung die derart in Berührung getretenen Zellen theils in Fortsätze ausgezogen, oder es wird die Wandsubstanz der zusammengedrückten Zelle, die nicht vollständig resorbirt wurde, zu Fäden oder Bändern gedehnt.“

Aus den entwickelten Gründen vermag ich mich der Ansicht Dr. Müller's, wonach die Stabbildungen aus Membranfalten hervorgehen sollen, nicht anzuschliessen, vielmehr glaube ich die oben entwickelte Contacttheorie voll und ganz aufrecht halten zu sollen.

Wenn wir zum Schluss die wichtigsten aus den obigen Untersuchungen resultirenden Sätze zusammenfassen, so ergeben sich etwa folgende Thesen:

1. Die Stabbildungen sind eine mehr oder weniger häufig vorkommende Abnormität;

2. sie sind mit den Verwachsungen tangentialer Wände und den partiellen Zwischenwänden genetisch gleichwerthig;

3. sie entstehen durch Wachsthum unter Zugspannung aus Celluloseansammlungen, welche durch Berührung tangentialer Wände veranlasst werden.

Für die weiteren Untersuchungen will ich noch Folgendes als besonders beachtenswerth hervorheben:

Die Stabbildungen vererben sich auf alle Tochterzellen derjenigen Mutterzelle, welche sie zuerst enthielt, und werden niemals in zwei aufeinander folgenden Cambiumzellen derselben Radialreihe unabhängig von einander genau an derselben Stelle gebildet.

Die Sanio'sche Initialentheorie.

Da alle die im vorigen Kapitel behandelten Gebilde Abnormitäten sind, so verdienten sie kein so hohes Interesse, wenn sie nicht geeignet wären, als Kriterien für die Zelltheilungsvorgänge im Cambium zu dienen.

Schon Sanio hat die Langstäbe benutzt, der Hartig'schen Theorie gegenüber, dass zwei Cambiummutterzellen im Cambium thätig seien, die Existenz nur einer Initiale zu beweisen. Noch bessere Kriterien sind jedoch die Kurzstäbe, weil sie, wie wir gesehen haben, die Anzahl der Theilungen angeben, welche eine Tochterzelle erfahren kann[1]).

Ehe wir nun diese Anwendung der Kurzstäbe machen, sei es gestattet, mit wenig Worten den Entwicklungsgang der Initialentheorie anzugeben.

---

1) Wie aus einer kurzen Bemerkung auf Seite 29 hervorgeht, hat sich auch Dr. C. Müller der Gedanke an einen Zusammenhang zwischen den Kurzstäben und dem Uebertritt von Zwillingszellen in den Holzkörper aufgedrängt.

Ueber die Vorgeschichte dieser Theorie sagt Sanio, ihr Begründer, in der Einleitung zu seiner „Anatomie der gemeinen Kiefer“ (Jahrbücher für wissensch. Botanik, Band IX, S. 50) unter anderem:

„Ueber die Zahl der vorhandenen Mutterzellen des Holzes und Bastes macht Hartig (bot. Ztg. 1853, p. 572) eine Mittheilung: darnach existiren für jeden Faserradius (d. h. radiale Holzzellenreihe) nur zwei Mutterzellen, die auf der Grenze zwischen Holz- und Bastkörper, gewissermassen mit dem Rücken an einander liegend und wie die siamesichen Zwillinge mit einander verwachsen, in entgegengesetzter Richtung die sterilen Tochterzellen des Holz- und Bastradius durch Abschnürung gebären. Ich selbst (Monatsbericht der Berl. Akademie 1857 Apr. 26) nahm an, dass jeder radialen Cambiumreihe nur eine Mutterzelle zukomme und dass daraus die Holz- und Bastzellen in der Weise hervorgehen, dass entweder die äussere oder die innere, der durch tangentiale Theilung der Cambiummutterzelle entstandenen beiden Tochterzellen zum Baste oder Holze als Dauerzellen übertreten. Später (bot. Ztg. 1863 p. 108 in der Anm.) theilte ich, der Hartig'schen und meiner früheren Ansicht entgegen, mit, dass ich bei Pinus silvestris drei eben tangential getheilte Cambiumzellen gefunden, wonach also die Bildungsschicht aus mehr als zwei Zellen zu bestehen scheine.“

In der hierauf folgenden Abhandlung glaubt Sanio auf Grund seiner Untersuchungen an alten Kiefern seine ursprüngliche Ansicht: „das Vorhandensein einer Initiale“ aufrecht erhalten zu müssen und stellt als „Hauptgesetz“ der Zellbildung im Cambium die Regel auf, dass sich die von der Initiale abwechselnd abgeschiedenen Holz- und Bastzellen nur noch einmal theilen und als „Zellzwillinge“ zum Holz resp. Bast übertreten. Nur ausnahmsweise theile sich eine der Zwillingszellen — gewöhnlich die der Initiale zunächst gelegene — noch einmal.

Zu diesem Resultat gelangt er, nachdem er die entgegengesetzte Ansicht, die Annahme zweier Initialen, ad absurdum geführt hat, auf deductivem Wege, indem er mit Hilfe von Altersunterschieden der Wände nachweist, dass die von ihm wiedergegebenen Querschnittsbilder des Cambiums alter Kiefern der Annahme einer Initiale nicht widersprechen. Da also die vorliegenden Thatsachen nach seiner Auffassung ihre vollkommene Erklärung finden, so betrachtet er seine Theorie als thatsächlich erwiesen.

In der Abhandlung: „Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen“ (aus den Abhandlungen der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Jahre 1884) dehnt Dr. Krabbe die Sanio'sche Untersuchungsweise auch auf das Markstrahlenmeristem und auf den Cambiumring der Laubhölzer aus. Indem er sich besonders beim Feststellen der Initiale der Markstrahlzellen bedient, gelangt er zu dem Schluss: „In Bezug auf die Zelltheilungsvorgänge im Cambium stimmen die Laubhölzer in allen wesentlichen Punkten mit den Nadelhölzern überein.“

Neuerdings hat Mischke in seiner Doctordissertation (Beobachtungen über d. Dickenwachsthum d. Coniferen. Berlin 1890 bot. Centralbl.) gezeigt, dass bei üppiger Vegetation auch eine zweimalige Theilung einer Tochterzelle, also in vier Zellen, erfolgen kann (vergl. seine Fig. 1). Er formulirt das Theilungsgesetz deswegen folgendermassen: „Die Cambium-Initiale theilt sich und giebt dadurch xylem- und phloëmwärts Zellen ab, die sich je nach der Intensität des Wachsthums noch ein- bis zweimal theilen. Eine zweimalige Theilung, so dass aus einer von der Initiale abgeschiedenen Zelle vier gebildet werden, scheint der günstigste Fall zu sein, über den nicht hinausgegangen wird. Bei weniger intensivem Wachsthum, z. B. im Anfange der Jahresperiode, fällt eine der letzten Theilungen fort, so dass die abgeschiedenen Xylem- oder Phloëmzellen sich in zwei Tochterzellen und von diesen nur eine, die dem Cambium nächstgelegene, sich noch einmal theilt. Wird das Wachsthum noch beschränkter, so theilt sich die abgegebene Zelle nur noch einmal, und selbst diese Theilung unterbleibt zuweilen. In diesem Falle giebt also die Cambium-Initiale Zellen ab, die sofort ungetheilt sich zu Xylem- und Phloëmelementen differenziren.“

Mischke stellt also die zweimalige Theilung der Tochterzelle als Norm auf, von der die Theilung in drei oder zwei Zellen nur eine Ausnahme bildet. Dass sowohl ein-, als zweimalige Theilungen vorkommen, beweisen auch die zwei- bis vierzelligen Kurzstäbe. Ich fand an meinen, meist üppig wachsenden Stämmen entnommenen Untersuchungsobjecten, abgesehen von den einzelligen Kurzstäben, die ich nicht gezählt habe, über 35 zweizellige, 10 dreizellige und über 15 vierzellige Kurzstäbe, wobei die Verwachsungen mit eingerechnet sind. Jedenfalls findet die Mischke'sche Angabe hier-

durch eine unerwartete Bestätigung, um so mehr, als hierbei die Thatsache in Betracht zu ziehen ist, dass die Bildung der Kurzstäbe überwiegend in den ersten Zellen des Frühjahrsholzes erfolgt und in der Mitte des Jahresringes, der Region üppigster Vegetation, meistens ganz fehlt. Hieraus erklärte sich ungezwungen die geringe Anzahl der beobachteten vierzelligen Kurzstäbe. Was die Reihenfolge anbetrifft, in der die Stäbe auftreten, so ist hervorzuheben, dass die ein- und zweizelligen Stäbe fast ausschliesslich in den allerersten Frühlingsholzzellen vorkommen, wogegen sich die vierzelligen stets in den darauf folgenden Schichten finden; die dreizelligen in der Mitte zwischen beiden bilden gleichsam den Uebergang.

Die bisher erwähnten ein- bis vierzelligen Kurzstäbe stehen also wenigstens für üppig wachsende Bäume — mit der Initialentheorie im Einklang, nicht jedoch die folgenden Erscheinungen. Denn ausser diesen kommen auch Kurzstäbe vor, welche durch fünf oder noch mehr Zellen reichen. So fand ich bei Pinus Strobus 1 sechs- und 3 fünfzellige Stäbe etwa im ersten Drittel eines breiten Jahresringes; einen neunzelligen bei Pinus excelsa an derselben Stelle, den gleichen Fall bei Pinus Strobus. Noch merkwürdiger war ein Stab bei Pinus silvestris, der, in der letzten Winterholzzelle eines Jahresringes mit breiter Basis beginnend, durch die beiden nächsten Jahresringe von 22 und 23 Zellen hindurchging und in der ersten Frühjahrszelle des vierten mit gleichfalls verbreitertem Ende aufhörte. Bei einem Aststück von Abies cephalonica fand ich im letzten (89er) Jahresring — ausser neun Langstäben, die, in einer der beiden ersten Zellen des jüngsten oder in der letzten (einmal in der drittletzten) des vorhergehenden Jahresringes beginnend, durch den 15zelligen Jahresring, das etwa 5zellige Wintercambium und drei bis vier Rindenzellen hindurchgingen, und ausser einer ganzen Reihe von 1 und 2zelligen Kurzstäben — in den ersten sechs resp. sieben Zellen 1 sechs- und 2 siebenzellige Kurzstäbe. Die beiden letzteren waren, derselben Radialreihe angehörig, nicht weit von einander entfernt.

Bei Araucaria fand ich 1 sechs- und 4 achtzellige Stäbe; von den letzteren gehörten drei gleichfalls derselben radialen Tracheïdenreihe an und standen dicht neben einander.

Dass alle diese Stäbe nicht Theilstücke von Langstäben waren, die entweder nur scheinbar durch einen nicht genau radial geführten Schnitt oder aber in Wirklichkeit durch Resorption in der Initiale zu Kurzstäben geworden waren, davon konnte ich mich leicht überzeugen, denn gegen die erstere Annahme sprach der Umstand, dass die Markstrahlen, denen sie immer genau parallel sind, nicht durchschnitten waren, und gegen die zweite, dass sie nicht die für aufhörende (also in der Initiale zerrissenen oder resorbirten) Langstäbe charakteristischen „Durchschmelzungen", sondern sogar die napfförmigen Einsenkungen an ihren bisweilen verbreiterten Enden zeigten.

Wenn ich gleichwohl der Initialentheorie zu Liebe fehlerhafte Beobachtung annahm, die längsten dieser Gebilde als Theile von Langstäben anzusehen suchte und die kürzeren durch ein Hinausgehen über die Sanio-Mischke'sche Regel, also durch die Annahme einer höheren Theilungsfähigkeit der Tochterzellen — natürlich nur bei üppigem Wachsthum — zu erklären geneigt war, so liess mich eine Beobachtung bei Pinus silvestris an der Richtigkeit auch dieser Annahme zweifeln. Hier waren die zweite und dritte Zelle eines nur 14zelligen Jahresringes durch 8 zweizellige und die vierte bis siebente durch 5 vierzellige Kurzstäbe als zusammengehörig gekennzeichnet, den Rest des Jahresringes bildeten ein Harzgang und vier Wintertracheïden. Auf einem andern Schnitt waren die zweite und dritte Zelle eines 15zelligen Jahresringes durch 2 zweizellige und die vierte bis neunte durch 2 sechszellige Stäbe verbunden. Bei einem nur 11zelligen Jahresringe ferner reichte ein sechszelliger Stab von der dritten bis zur achten Zelle.

Soll man in diesen Fällen — die an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig liessen — bei so langsamem Wachsthum die Theilung einer Tochterzelle in vier resp. sechs Zellen und damit Betheiligung der Initiale an der Bildung des so geringen Restes annehmen? Das stände mit der individuellen Eigenschaft ungleich höherer Theilungsfähigkeit, welche man der Initiale bisher zugeschrieben hat, und mit den Beobachtungen Sanio's, welche sich ja gleichfalls auf das Cambium alter Kiefern erstrecken, offenbar im Widerspruch.

Dies Bedenken veranlasste mich, die bisher bei Beurtheilung der cambialen Theilungsvorgänge verwandten Kriterien zu prüfen und mich mit der Initialentheorie selbst zu befassen.

Bisher hat man zur Beurtheilung des Alters der Cambiumzellen nur die relative Dicke der tangentialen Wände und die „Abrundung der Ecken“, die beide mit dem Alter der Wand zunehmen, benutzt. Dies Kriterium ist nach Sanio und Krabbe nur für alte Stämme mit Sicherheit anwendbar, wo die radialen Wände infolge der vielen Theilungen eine relative Dicke erhalten haben, nicht aber für junge üppig wachsende Bäume. Ausserdem leidet dasselbe daran, dass es lediglich auf die cambiale Schicht anwendbar ist, da die Dicken- und Abrundungsunterschiede bei den jungen Holz- oder Rindenzellen bald ganz verschwinden. Man kann also bei der geringen Breite des Cambiumgürtels, der meist nur 10—15 Zellen in radialer Richtung zählt, gar nicht erwarten, dass man die Theilung einer Tochterzelle in mehr als vier Zellen durch Auffindung zweier mit einander an Form und Dicke völlig correspondirender Wände feststellen kann, da eine derselben schon, im jungen Holz oder in der jungen Rinde gelegen, sich von den benachbarten nicht mehr abhebt.

Es leuchtet demnach ohne Weiteres ein, dass die Cambiumquerschnitte wegen dieser Unsicherheit der besprochenen Merkmale oft eine recht verschiedene Deutung zulassen.

Dem gegenüber erscheint mir folgende Beobachtung geeignet zu sein, Licht in die Zelltheilungsvorgänge bringen zu können.

Bereits auf einem meiner ersten Schnitte bemerkte ich nämlich das Auftreten einzelner Wände, welche sich durch unverhältnissmässige Dicke und Kürze, d. h. durch sehr stark abgerundete Ecken ihrer Ansatzstellen, vor allen übrigen Wänden derselben Radialreihe deutlich auszeichneten.

Dieselben fanden sich am deutlichsten bei einem Präparat von einer sehr üppig wachsenden Pinus austriaca, und zwar immer nur in einzelnen Radialreihen, und in diesen an allen Stellen, am häufigsten da, wo die lebhafteste Zelltheilung stattfand, auf dem Initialengürtel.

Die Dicke derselben war jedoch keineswegs immer — auch nur nahezu — die gleiche, sondern zeigte alle Abstufungen, so dass ein durchgreifender Unterschied zwischen ihnen und den Wänden normaler Dicke nicht gemacht werden konnte.

Um dem Einwand entgegentreten zu können, dass diese dicken Wände auf Zufälligkeiten, etwa Schrägstellung der Wände oder

gar optischer Täuschung beruhten, habe ich sie auf Serienschnitten verglichen und bin dabei zu der Ueberzeugung gelangt, dass dieselben, auf ihrer ganzen Länge durch Dicke von den übrigen verschieden, als erheblich ältere Wände anzusehen sind.

Dass man diesen Wänden wirklich Bedeutung zugestehen muss, bewies mir ferner eine derartige, offenbar auf dem Initialengürtel gelegene Wand, an die sich nur nach dem Holze zu zwei durch radiale Theilung einer Zelle entstandene Reihen von 10 und 11 Zellen anschlossen.

Sanio hat bereits einen ähnlichen Fall beobachtet. Er sagt hierüber (Jahrbücher f. wissensch. Bot. IX. S. 62): „Es hatte sich die zum Baste übertretende Tochterzelle des Cambiums zuerst radial getheilt, worauf sich aus diesen beiden Tochterzellen durch vielfache Theilung zwei radiale Bastreihen gebildet hatten, die auf die einfache Holzreihe, die jetzt allein vom Cambium aus weiter gebildet wurde, zuliefen. Dieser vereinzelte und gewiss sehr seltene Fall könnte der Hartig'schen Annahme zur Stütze dienen, wenn sich eben nicht nachweisen liesse, dass er eine Ausnahme ist."

An einer anderen Stelle berichtet er (Bot. Centralbl. IX. S. 316): „Als bemerkenswerthe Ausnahme habe ich einmal bei einer radialen Reihe zwei Fortbildungszellen beobachtet, von denen die eine nach innen Holz, die andere nach aussen Bast bildete; diese beiden Zellen sind, wie leicht begreiflich, von einander durch eine ansehnlich dicke Wand geschieden."

Ich stehe mit meiner Beobachtung also nicht allein da, nur habe ich solche dicken Wände, wie gesagt, viel häufiger und ausserdem in allen Theilen des Cambiumringes gefunden.

An dieser Stelle will ich bemerken, dass nur der Vergleich von Serienschnitten zu sicheren diesbezüglichen Resultaten führen kann, und dass man besonders der Täuschung durch das nachträgliche Spitzenwachsthum der jungen Holz- und Rindenzellen, das oft ähnliche Querschnittsbilder verursacht wie radiale Theilungen, nur auf diese Weise sicher entgeht.

Das einfachste und doch ausreichende diesbezügliche Verfahren ist das folgende. Man härtet 1 bis 2 cm lange Stückchen von etwa 2 bis 3 □mm Querschnitt, welche ausser dem Cambium auch noch junge Rinde und junges Xylem enthalten, in absolutem Alkohol, bettet sie zwischen Holundermark und fertigt entweder mit dem

Messer oder noch lieber mit dem Mikrotom dünne Schnitte an, welche man sämmtlich, der Reihe nach, mit dem in Wasser getauchten Pinsel auf den Objectträger bringt. Hierbei quillt das beim Schneiden etwas zusammengedrückte Cambium, solange der Alkohol aus demselben noch nicht ganz verdunstet ist, im Wasser wieder völlig auf und erhält seine ursprüngliche Gestalt. Auf diese Weise erhält man Präparate, welche auch ohne Anwendung von Färbungs- und Quellungsmitteln genügend klare Bilder geben.

Der Vergleich auf einander folgender Serienschnitte war auch noch in einer anderen Hinsicht lehrreich. Denn der gewöhnlichen Annahme gegenüber, dass die beim Dickerwerden des Baumes nothwendige Anlage neuer radialer Reihen durch „radiale Längstheilung" einer Cambiumzelle erfolge, fand ich bei Pinus silvestris, Strobus und austriaca immer nur schiefe, d. i. parallel zum Radius und schief zur Stammaxe gerichtete „Querwände". Je älter solche Wände waren, d. h. je mehr Theilungen die sie enthaltende Zelle erfahren hatte, um so mehr näherte sich ihre Richtung der Verticalen, und liessen sich dieselben auf um so mehr Serienschnitten verfolgen. Hatte sich solch eine „quergetheilte" Cambiumzelle noch nicht oder erst einmal tangential getheilt, so konnte man die Schiefstellung der jungen radialen Wand durch höhere und tiefere Einstellung des Mikroskops bereits an demselben Schnitte constatiren; natürlich findet man solche Wand, wenn überhaupt, nur noch auf dem folgenden oder vorhergehenden Schnitte (Taf. XXIX, Fig. 2).

Ich halte es demnach für höchst wahrscheinlich, dass die erste Anlage dieser Querwände nahezu in horizontaler Richtung erfolgt, und dass erst durch gleitendes Wachsthum der Zellhälften im Cambium selbst aus den ursprünglichen Querwänden allmählich radiale Längswände werden. Diese schiefen Querwände sind ferner nicht immer gleichsinnig, sondern bald rechts, bald links zur Tracheïdenaxe geneigt.

Es ist anzunehmen, dass durch die überwiegend rechts- resp. linksgeneigten „Quertheilungen" der Cambiumzellen eine allmähliche, mit der Dicke des Stammes zunehmende Schiefstellung der Holzfasern und damit die scheinbare Torsion der Bäume verursacht wird. Indess bedarf diese Frage noch einer eingehenden Untersuchung.

Ein Vergleich von aufeinander folgenden guten Serienschnitten zeigte mir den merkwürdigen Fall, dass sich zwei Cambiumzellen

einer Radialreihe unabhängig von einander, wie die verschieden geneigten jungen Wände bewiesen, eben durch schiefe Querwände getheilt hatten (Fig. 2, Taf. XXIX).

Dem entsprechend konnte ich an sieben Serienschnitten denselben Fall constatiren, nur mit dem Unterschiede, dass die eine derselben sich bereits in 11 + 13, die andere in 3 + 3 Zellen getheilt hatte; die letztere Zellgruppe lag offenbar nicht mehr auf dem Initialengürtel, sondern hatte sich bereits theilweise zu Rindenzellen differenzirt.

Solche Querschnittsbilder des Cambiums, welche auf ähnliche Fälle deuteten, habe ich vielfach bei meinen Präparaten gefunden, nur liess sich dies aus Mangel an Serienschnitten nicht beweisen.

Auf die Bedeutung dieser Beobachtungen für unser Thema komme ich an einer anderen Stelle zurück.

Was nun das Auftreten der vereinzelten dicken, d. i. alten tangentialen Wände anlangt, so ist klar, dass die Initialentheorie dieselben nur bei Annahme bedeutender Verschiebungen der radialen Wandreihen gegen einander zu erklären vermag. Wenn sich in einer Radialreihe a eine ältere Wand α mehr auf der Holzseite, in der benachbarten b dagegen eine solche (β) mehr auf der Rindenseite befindet — ein nicht seltener Fall — so müssten, wenn die Initiale A längere Zeit nur Rindenzellen, die Initiale B dagegen ebenso nur Xylemzellen abgegeben hat, worauf die dicken Wände doch nur hinweisen könnten, die Initialen gegen einander, also A nach der Holzseite und B nach der Bastseite verschoben worden sein, und somit A etwa an der Wand α und B an β sich befinden; hierauf würden beide ihre Thätigkeit der entgegengesetzen Seite zuwenden müssen, und dadurch in ihre frühere Lage zurückgeschoben, wieder tangential neben einander zu liegen kommen oder aber sogar selbst auf die entgegengesetzte Seite rücken.

Liegt solch eine ältere Wand gerade mitten im Cambium — der häufigste Fall — also etwa auf dem Initialengürtel, so kommt die Initialentheorie auch mit blossen Verschiebungen nicht aus; vielmehr müsste sie, wenn sie consequent sein wollte, das Zustandekommen der ungleich älteren Wand so erklären, dass sie die Initiale schnell hinter einander mehrere Zellen nach der einen Seite hin abgeben lässt, welche sich erst strecken und wieder theilen, während die Initiale ihre Thätigkeit nach der anderen Seite hin

richtet; natürlich würde so die ältere Wand abwechselnd auf der einen und auf der anderen Seite der Initiale zu finden sein. Da nun die Nachbarreihe entweder gar keine solche ältere Wand oder doch an einer anderen Stelle zeigt, so ist klar, dass dies verschiedene Wachsthum auch nicht ohne Verschiebungen der radialen Reihen gegen einander vor sich gehen kann. Gegen die Richtigkeit solch einer gezwungenen Erklärung spricht der Umstand, dass die Radialreihe auf beiden Seiten der dicken Wand aus Zellzwillingen besteht (Fig. 1, Taf. XXIX).

Sanio selbst vermeidet, wie wir gesehen haben, in diesem Falle eine Erklärung, die seiner Theorie entspräche, und nimmt inconsequenter Weise eine Doppelinitiale an.

Wie kommen dann aber die übrigen, nicht auf dem Initialengürtel gelegenen dicken Wände zustande?

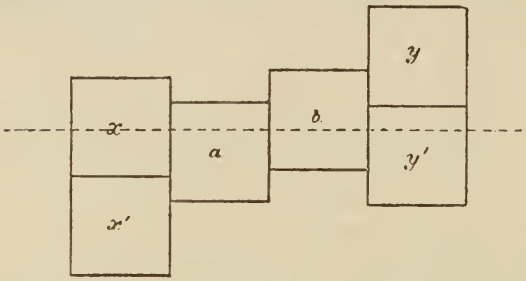
Will man die Verschiebungen bei der Erklärung gänzlich vermeiden, so muss man die Differenz, welche durch die längere Thätigkeit der Initiale nur nach einer Seite hin entsteht, sich durch ungleich höhere Theilungsfähigkeit der durch die alte Wand von der Initiale getrennten Tochterzellen ausgleichen lassen. In diesem Falle würden also die Tochterzellen derselben Reihe auf der einen Seite eine sehr hohe, auf der anderen eine sehr geringe Theilungsfähigkeit besitzen, während das Verhältniss in der Nachbarreihe oft gerade das Umgekehrte ist.

Der innere Widerspruch dieser Erklärung mit dem wahren Sinne der Initialentheorie leuchtet ohne Weiteres ein.

Es lässt sich ferner zeigen, dass auch, abgesehen von den vereinzelten dicken Wänden, die bisher geltende Theorie ohne Verschiebungen, d. i. Entfernung tangential neben einander liegender Punkte einer Radialwand von einander, überhaupt nicht auskommt. Dies geht aus folgender Betrachtung hervor. Da die Zellen der einzelnen Radialreihen in Folge ihres Wachsthums in radialer Richtung gestreckt und, durch tangentiale Theilungen vermehrt, unausgesetzt sich auf der einen Seite zu Rinden-, auf der anderen zu Holzzellen differenziren, so muss es auf jeder radialen Wandreihe einen „Wendepunkt“ geben, von welchem aus alle übrigen sich dem Holze oder der Rinde zu bewegen. Alle diese Wendepunkte müssen, wie aus der annähernd stets gleichen Richtung der tangentialen Wände zu schliessen ist, tangential neben einander, also auf

der Peripherie eines Kreises, des „Wendekreises“, wie wir ihn nennen wollen, liegen.

Wenn zwei schräg neben einander liegende Initialen a und b — der gewöhnliche Fall — sich behufs Theilung auf das Doppelte ihres Volumens in radialer Richtung strecken, so muss sich jede Wand vom Wendekreise, auf welchem die Zellen ja liegen müssen, um das Doppelte entfernen. Erfolgt nunmehr die Theilung, so ist klar, dass nur die Theilzellen x und y′ zu Initialen werden können; das heisst also, die Initiale ist von den Nachbarreihen darin abhängig, nach welcher Seite hin sie die Tochterzellen abzugeben hat!



Wären zwei andere Zellen, y und x′, die Initialen, so könnten diese nur durch Verschiebungen wieder tangential neben einander zu liegen kommen.

Wenn ferner die Initiale, gleichsam mit ihrer Nachbarin Fühlung behaltend, voraus wüsste, welche von ihren beiden Tochterzellen sie zur Nachfolge zu bestimmen hätte, so würde, wenn zufällig die junge Wand gerade auf dem Wendekreise gebildet wäre, dennoch eine Verschiebung stattfinden müssen, weil wir ja sonst nicht einsähen, wie die Tochterzellen der Initiale anders auf die entgegengesetzte Seite des Wendekreises gelangen sollten.

Aus alledem sehen wir, dass Verschiebungen der radialen Reihen gegen einander bei der bisher geltenden Initialentheorie stillschweigend vorausgesetzt waren. Obgleich sich weder Beweise dafür noch dawider beibringen lassen, so dürften so umfangreiche Verschiebungen, wie sie zur Erklärung der oben erwähnten dicken Tangentialwände nöthig wären, doch wenigstens recht unwahrscheinlich sein.

Die längsten, der oben angeführten Kurzstäbe finden auch bei Annahme von Verschiebungen keine Erklärung.

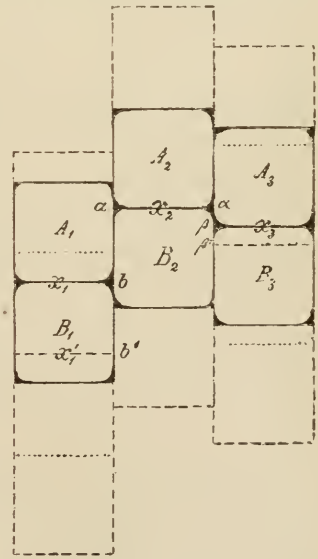
Die Initialentheorie vermag also die thatsächlichen Verhältnisse

zum Theil garnicht, zum Theil nur sehr gezwungen — mit einer Hilfshypothese — zu erklären.

Ausserdem leidet ohnehin schon die individuell bevorzugte Stellung, welche man der Initiale zuschreibt, durch die von Mischke gezeigte höhere Theilungsfähigkeit. Denn nur das ist der Sinn dieser Theorie: es giebt eine Initiale, welche vermöge ihrer inneren individuellen Eigenschaft — nicht etwa blos lokal bevorzugten Lage — unbegrenzte Theilungsfähigkeit behält, während die jungen Tracheïden und Rindenzellen, welche sie bei ihrer Theilung abgiebt, nur noch eine, ausnahmsweise zwei Theilungen erfahren können.

Dass es — wenn überhaupt — nur eine Initiale geben kann, hat Sanio dadurch bewiesen, dass er Hartig's Annahme von zwei Cambiummutterzellen, von denen die eine die Rinden-, die andere die Holzzellen unbegrenzt abgebe, ad absurdum geführt hat.

Denn in diesem Falle müssten die Scheidewände dieser Zellen in Folge der vielen Theilungen unverhältnissmässig verdickt in jeder Radialreihe zu finden sein. Ausserdem — hätte Sanio hinzufügen können — müssten sie genau auf der Peripherie eines Kreises liegen, was aus folgender Betrachtung hervorgeht.



Nehmen wir an, die Zellen A und B seien die Mutterzellen und x die Scheidewände, so müsste, wenn sich die Zellen und mit ihnen die tangentialen Wände (hier um das Doppelte) strecken, sich auch die Theile ab und $\alpha\beta$ an Länge verdoppeln und somit bei festliegend gedachter Wand x_2 die Punkte b nach b′ und β nach β' und mit ihnen die Wände x_1 und x_3 nach x_1' und x_3' gelangen. Wir sehen also, die Wände x_1 und x_2 müssten bei jeder neuen Theilung immer weiter auseinander rücken und endlich zur Rinde oder zum Holze übertreten.

Es bliebe also nur übrig, da ein Kreis solcher genau nebeneinander liegender Wände nicht zu finden ist, zu Gunsten der

Hartig'schen Theorie anzunehmen, dass durch fortgesetzte Verschiebung der Zellen ein Ausgleich stattfinde, oder dass die Strecken ab und $\alpha\beta$ nicht streckungsfähig seien. Also auch hier kommen wir ohne Hülfshypothese nicht aus.

Dagegen finden sowohl alle Stäbe, als auch die vereinzelten dicken Wände eine ungezwungene Erklärung, wenn wir die Initialentheorie fallen lassen und dem Cambium nicht mehr unterschieben, als wir thatsächlich beobachten.

Das Cambium stellt sich auf dem Querschnitt zunächst nur als eine dauernd theilungsfähige Zellschicht dar, deren radiale Reihen sich durch fortgesetzte intercalare Theilungen vermehren. Das Theilungsvermögen ist jedoch auf eine schmale Ringzone beschränkt und nimmt nach dem Holze und der Rinde zu schnell ab. Die nicht mehr theilungsfähigen Zellen differenziren sich, nachdem sie sich noch in radialer Richtung etwas gestreckt haben, zu Holz- und Rindenzellen.

Hieraus erhellt, dass es eine Zelle geben muss, unter deren Tochterzellen in absteigender Linie stets eine die Theilungsfähigkeit behält, also somit selbst unbegrenzt theilungsfähig bleibt. Dass es nur eine solche Zelle giebt, dass nicht etwa zwei derselben „unbegrenzt" theilungsfähig sind, beweisen die oben beschriebenen Langstäbe und diejenigen Doppelradialreihen, welche aus einer radial getheilten Cambiumzelle entstanden, sich nach dem Holze und der Rinde zu fortsetzen.

Nennen wir diese Zelle Initiale, so ist damit nur ihre lokal bevorzugte Stellung unter den übrigen gleichgearteten Zellen, nicht aber eine individuelle Eigenthümlichkeit, etwa ungleich schnellere Theilungsfähigkeit oder dergleichen bezeichnet.

Wie wir uns unter diesen gegebenen Verhältnissen einerseits die vereinzelten dicken, also ungleich älteren Cambiumwände und die hohe, durch die längsten Kurzstäbe angegebene Anzahl tangentialer Theilungen einzelner Tochterzellen — wenn wir sie so nennen wollen — zu erklären haben, geht aus folgender Betrachtung hervor.

Denken wir uns den oben bereits definirten Wendekreis feststehend, d. h. gleichsam an ein und denselben Atomen der radialen Wandreiheu haftend, wodurch er natürlich mit dem Cambium zugleich weiterrücken muss, so würde eine Wand, welche genau auf diesem Wendekreise gebildet wäre, für immer dieselbe Lage im

Cambium behalten; eine andere, welche bei ihrer Entstehung $^1/_8$ der mittleren radialen Länge einer Cambiumzelle von demselben entfernt war, würde noch nach der fünften intercalaren Theilung der radialen Reihe, wobei sie, sich jedesmal um das Doppelte entfernend, nach einander die Abstände von $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$, 1, 2, 4 Längeneinheiten haben möge, im Cambium zu finden sein und sich als die älteste durch Dicke vor allen übrigen auszeichnen.

Natürlich werden die dem Wendekreise noch näher entstehenden Wände dem entsprechend länger im Cambium verweilen.

Zu einem ähnlichen Resultat gelangen wir, wenn wir den Wendekreis nicht feststehen, sondern sich bewegen lassen.

Denken wir uns den Wendekreis von einer Theilung einer auf ihm liegenden Zelle bis zur anderen — der grösseren Anschaulichkeit halber sprungweise — um einen constanten Bruchtheil (m) der mittleren radialen Länge einer Cambiumzelle weiterrücken, so ist klar, dass eine um diesen selben Bruchtheil m in positiver Richtung entfernte Wand immer denselben Abstand vom Wendekreise behalten muss, denn der Wendekreis rückt um die Länge m jedesmal nach, wenn sich die Wand um m entfernt hat. Die Wände, welche nur ein wenig mehr oder weniger entfernt sind, werden wiederum lange Zeit im Cambium zu finden sein, und zwar werden sie in dem letzteren Falle vom Wendekreis überholt.

Denken wir uns schliesslich den Wendekreis nicht um einen constanten Bruch m, sondern das erste Mal um $m \pm d$, das zweite Mal um $m \pm 3d$, das dritte um $m \pm 6d$, das vierte um $m \pm 10d$ etc. weiterrückend, wobei also m immer gleich bleibt und d nach der Summenreihe der natürlichen Zahlen wächst, so ist klar, dass es hier ebenso wie bei den vorigen Annahmen einen Grenzfall geben muss, in welchem eine Wand immer in der Nähe des Wendekreises bleiben muss, und andere, welche ein geringes mehr oder weniger als diese entfernt sind, längere Zeit im Cambium zu finden sein müssen.

Dieser letzte Fall ist in der Weise graphisch veranschaulicht, dass zwei Cambiumzellen A und B in ihren auf einander folgenden Theilungsphasen in den Reihen 1, 2, 3 etc. dargestellt sind. Der Kreis, den man sich mitten durch das Cambium gezogen denken kann, ist als feststehend betrachtet und wird durch die Linie xy angegeben. Der Wendekreis, welcher anfänglich um die Strecke n

vom „Cambiumkreis“ entfernt ist, rückt nach der ersten Theilung um m — d, der zweiten um m — 3d etc. weiter. Der constante Bruch m wird durch die Gerade a b, also das Weiterrücken des Wendekreises durch die Curve a b′ angegeben (Fig. 4, Taf. XXIX).

Von ihm aus entfernt sich jede Wand immer um das Doppelte, da sich jede Zelle behufs Theilung auf das Doppelte ihres ursprünglichen Volumens vergrössert. Diese Annahme trifft freilich nur für die Mitte der Cambiumzone zu, nicht jedoch für die Ränder; indess ist dies für die rein theoretische Betrachtung nicht von Belang.

Hierbei sehen wir, dass die Wand α, welche sich zwar jedesmal um das Doppelte vom Wendekreis entfernt, von ihm in der achten Reihe dennoch überholt wird und sich noch nach der elften Theilung im Cambium findet, während die anderen Wände durch die neuen Theilungen schnell zum Holz oder zur Rinde gedrängt werden, so dass sich die Wand α in den Reihen 6 bis 11 nur noch in Mitten erheblich jüngerer Wände durch Dicke bedeutend auszeichnet.

Bei dieser Auffassung des Cambiums als einer Schicht gleichwerthiger Zellen kann man die Theilungsvorgänge ohne alle Verschiebungen der radialen Reihen gegen einander construiren. Denn, wenn man die Punkte der radialen Wandreihen nach demselben Gesetz von demselben — gleichviel feststehenden oder sich bewegenden — Wendekreise aus sich fortbewegen lässt, so müssen tangential neben einander liegende Punkte auch tangential neben einander bleiben und Wände, welche solche Punkte verbinden, ihre tangentiale Richtung behalten.

Da die Bewegung der Punkte auf den radialen Wandreihen aus der activen Thätigkeit einer Reihe von Einzelorganismen, dem Wachsthum der einzelnen Zellindividuen resultirt, so ist natürlich nicht anzunehmen, dass sie streng gesetzmässig vor sich gehe; vielmehr dürften geringe Verschiebungen immerhin möglich sein. Für eine solche Möglichkeit spricht das in der Längsrichtung erfolgende gleitende Wachsthum der Cambiumzellen; dagegen spricht der Umstand, dass gerade die alten Wände oft mehr oder weniger schief gestellt sind, also aus ihrer ursprünglichen, genau tangentialen Lage durch ungleiches Wachsthum der benachbarten Reihen allmählich herausgezerrt werden (Fig. 1, Taf. XXIX).

Was könnte nun das oben zunächst nur angenommene Weiterrücken des Wendekreises in Wirklichkeit bewirken?

Um diese Frage zu beantworten, wollen wir die Möglichkeiten untersuchen, wie der empirisch vorhandene Mehrzuwachs an Holz- als an Rindenzellen zustande kommen kann.

Denken wir uns den Wendekreis mitten durch das Cambium gehend, so kann der Mehrzuwachs an Holz nur durch ein lebhafteres Wachsthum, also nur durch schneller auf einander folgende Theilungen der dem Holze zugekehrten Cambiumhälfte vor sich gehen.

Nehmen wir dagegen für die beiden Hälften des Cambiums gleich lebhaftes Wachsthum an, was also nach den beiden Seiten gleichmässig abnimmt, so kann der Mehrzuwachs des Holzes nur dadurch vor sich gehen, dass der Wendekreis mehr auf der Bastseite liegt; oder mit andern Worten, dadurch dass sich mehr Cambiumzellen zu Holz- als zu Rindenzellen differenziren, wird bei gleichem Wachsthum der beiden Cambiumhälften der Wendekreis mehr nach der Rinde verschoben.

Die Richtigkeit dieser letzteren Annahme halte ich, nach dem völlig gleichen Aussehen der beiden Cambiumhälften zu urtheilen, für die sehr viel wahrscheinlichere.

Bleibt nun das Verhältniss zwischen dem Zuwachs an Holz und an Rinde dasselbe, werden also z. B. immer genau doppelt so viel Holz- als Rindenzellen erzeugt, so behält auch der Wendekreis seine Lage an derselben Stelle des Cambiums; ändert sich dagegen dies Verhältniss, werden z. B. zu Anfang und Ende der Vegetationsperiode gleich viel Holz- und Rindenzellen, in der Mitte derselben aber mehr Holzzellen abgegeben, so wird sich der Wendekreis anfänglich in der Mitte befinden, wird dann mehr nach der Rindenseite rücken, um schliesslich wieder nach der Mitte zurückzukehren.

Dieser letzte Fall würde also mit dem Taf. XXIX, Fig. 3 schematisch dargestellten zusammenfallen können.

Aus diesen ganzen Betrachtungen geht hervor, dass, wenn wir das Cambium lediglich als eine Schicht gleichwerthiger Zellen betrachten,

1. es in einzelnen Reihen an allen beliebigen Stellen tangentiale Wände geben wird, welche in Folge ihres Alters sich durch Dicke vor den übrigen derselben Radialreihe auszeichnen,

2. dass eine Zelle, welche lange Zeit als Initiale nur für die Phloëm- oder für die Xylemseite functionirt hat, entweder zur Seite gedrängt ihre Thätigkeit ganz verlieren kann, oder in die Lage versetzt wird, auch nach der entgegengesetzten Seite des Wendekreises Zellen abgeben zu können, und somit zur wirklichen Initiale zu werden,

3. dass endlich sogar die Hartig'schen Doppelinitialen für einzelne Reihen möglich sein müssen.

Wir haben nun oben bereits gesehen, dass dies bei unserer Auffassung des Cambiums theoretisch wahrscheinliche Auftreten vereinzelter alter Wände thatsächlich vorhanden ist. Das hiermit eng verknüpfte, bald hohe, bald geringe Theilungsvermögen der nicht dauernd theilungsfähigen Zellen wird durch die so sehr verschieden langen Kurzstäbe direct bewiesen.

Als Beleg dafür, dass auch die an dritter Stelle geforderten Hartig'schen Doppelinitialen, wenn man so will, bisweilen in Wirklichkeit vorkommen, will ich nur den oben beschriebenen 47zelligen Kurzstab anführen, auf den ich ganz besonderes Gewicht legen muss, weil seine Beschaffenheit meiner Meinung nach über die Zusammengehörigkeit der 47 Zellen keinen Zweifel übrig liess. Dass der Stab nicht als Theilstück eines durchschnittenen Langstabes aufzufassen war, bewies mir eine daneben befindliche Quertracheïdenreihe, welche, völlig intact, noch weit zu verfolgen war, und die durch höhere und tiefere Einstellung des Mikroskops genau in der Mitte des Präparats zu constatirende Lage desselben. Ausserdem waren seine beiden Enden etwas verbreitert, während er in der Mitte dünn und fadenförmig war. Diese Eigenschaft bewies nach dem oben über die Entstehung der Stäbe Gesagten, dass ich wirklich die beiden äussersten Enden des Stabes vor mir hatte, dass alle 47 Zellen und nur diese aus einer einzigen Zelle entstanden waren. Es ist also in diesem Falle zwei volle Jahre hindurch eine Doppelinitiale für diese Radialreihe wirksam gewesen.

Bisher haben wir die für das Auftreten dicker Wände günstigen Verhältnisse untersucht; im Folgenden wollen wir fragen, welches ist der für das Gegentheil, für das Zustandekommen der Sanio'schen Initiale günstigste Fall.

Wenn eine Zelle vom feststehenden Wendekreise im Verhältniss von 1 : 2 getheilt wird, so ist leicht einzusehen, dass, so oft sich

auch ihr Lumen verdoppeln und halbiren möge, eine ihrer Tochterzellen stets wieder von ihm in demselben Verhältniss getheilt werden wird, und dass eine aus ihr hervorgehende Radialreihe nur junge dünne Wände zeigen wird. Denken wir uns also in allen den Fällen, wo durch die Lage einer Wand entweder auf einem festen oder in entsprechender Nähe vor einem weiterrückenden Wendekreise die Hartig'schen Doppelinitialen entstehen, an Stelle der Wand eine die Zellen im Verhältniss von 1 : 2 theilende Linie, so ist klar, dass die so gelegenen Zellen niemals Wände bilden werden, die so lange im Cambium verweilen können, dass sie sich durch Dicke vor den übrigen derselben Radialreihe erheblich auszeichnen würden; vielmehr werden in solchen Fällen immer zwei an Dicke mit einander correspondirende Wände zu finden sein.

Dies eben geschilderte Verhältniss zwischen Initialen und Wendekreis würde also, wenn die Sanio'sche Theorie ohne die Hülfshypothese der Verschiebungen radialer Reihen gegen einander auskommen wollte, wenigstens ideel obwalten müssen. Die mannigfaltige Verschiedenheit der einzelnen Reihen erklärte sich ungezwungen aus den ganz verschiedenen Theilungsstadien, in denen sich dieselben befinden.

In Wirklichkeit nun kommen nicht nur die extremen Fälle, d. i. die einfachen oder die Doppelinitialen vor, sondern auch alle Uebergänge, wie sie die Consequenz unserer Auffassungsweise verlangt, und zwar dies nicht nur ausnahmsweise, sondern fortwährend.

Den besten Beweis hierfür gaben die doppelten Radialreihen, welche auch dann, wenn sie durch Theilung der Initiale entstanden, keineswegs auch nur annähernd von dem Wendekreis, wo man ihn auch annehmen wollte, nach demselben Verhältniss getheilt werden, sondern sich sogar, wie wir gesehen haben, bisweilen ausschliesslich nach dem Holze oder nach der Rinde zu fortsetzen können.

Bemerkenswerth ist die Auffassung, welche Dr. Röseler parallel der unseren in seiner Inauguraldissertation (Das Dickenwachsthum und die Entwicklungsgeschichte der secundären Gefässbündel bei den baumartigen Lilien. Berlin 1889. Pringsheim's Jahrb. Bd. XX.) in diesem Punkte hat. Wenn, führt er ungefähr aus (Seite 312), die Vermehrung der Radialreihen im Verdickungsringe in derselben natürlichen Weise erfolgte wie bei den Laub-

und Nadelhölzern — also durch Initialen — so müsste die Länge einer solchen aus einer Zelle entstandenen Doppelreihe in der Rinde zu der im Holze in einem Verhältniss stehen, welches dem für den Zuwachs von Holz und Rinde angegebenen wenigstens annähernd entspräche.

Um einen bestimmten Fall ins Auge zu fassen, so mag dies an einer Figur, welche Sanio selbst giebt, erläutert werden. Bei der Fig. 1, Taf. V (Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IX.) bezeichnet er in der Reihe c die Zellen 7 und 8 als Initiale; folglich können in der Reihe b doch nur die Zellen 6′ und 6″ oder im besten Falle 7′ und 7″ die Initialen für die Doppelreihen sein. Die Initialen haben also mindestens viermal soviel Rinden- als Holzzellen abgegeben, und doch soll dies Bild gerade die Thätigkeit einer Initiale beweisen! Wie kommt denn da der notorische Mehrzuwachs an Holz für diese Reihe zustande?

Stellen wir zum Schluss die Thatsachen zusammen, welche gegen die Sanio'sche Initialentheorie sprechen, so ergeben sich folgende Hauptpunkte:

1. Die Initialentheorie vermag entweder die vereinzelten dicken, also ungleich älteren tangentialen Wände im Cambium nur durch Annahme erheblicher Verschiebungen der radialen Reihen gegen einander, also nur durch eine Hülfshypothese, die längeren Kurzstäbe überhaupt nicht zu erklären, oder

2. sie widerspricht, wenn sie durch Annahme ungleich höherer Theilungsfähigkeit einzelner Tochterzellen ohne Hülfshypothese die dicken Wände und alle Kurzstäbe erklärt, ihrem eigentlichen Sinne und wird durch solches Verwischen des Initialenbegriffes entbehrlich.

3. Es giebt kein äusseres Merkmal und keine individuelle Eigenschaft, welche nach den bisherigen Erfahrungen eine der Cambiumzellen vor den übrigen derselben Radialreihe auszeichneten:

a) Unter den Zellen einer Radialreihe haben stets mehrere in der Längs- und der radialen und tangentialen Querrichtung gleiche Dimension und zeigen alle in gleicher Weise die Plasmaströmung und die Primordialtüpfel (Russow: Bot. Centralbl. X., S. 63 und Strasburger: Bau und Wachsthum der Zellhäute S. 42).

b) Die Bildung von Stäben und neuen radialen Wänden, welche die Existenz einer Initiale beweisen sollten (Krabbe: Wachs-

thum des Verdickungsringes etc. und Mischke, Sanio: Jahrbücher f. wissensch. Bot. IX. S. 58. Russow: Bot. Centralbl. X., S. 63), zeigen auch Zellen, welche nicht dauernd theilungsfähig sind.

Was die ersteren betrifft, so haben wir oben gesehen, dass es ausser den früher ausschliesslich beobachteten Langstäben auch Kurzstäbe giebt; und die jungen radialen Wände habe ich auf meinen Querschnitten in allen Theilen, in den jungen, sich offenbar nicht mehr theilenden Xylem- und Phloëmzellen und in dem noch theilungsfähigen Cambium gefunden.

Die intercalare Theilung der Cambiumzellen.

Im zweiten Theil der vorliegenden Arbeit sind einige Beobachtungen mitgetheilt worden, welche gegen die Sanio'sche Initialentheorie sprechen. Die ungleich dickeren tangentialen Wände, welche nicht selten in den radialen Zellreihen des Cambiums zu finden sind, und das Vorkommen einzelner durch unverhältnissmässig viele Holzzellen reichender Kurzstäbe liessen sich mit der geringen Theilungsfähigkeit, welche den Tochterzellen der Initiale bisher zugeschrieben worden ist, und auch, dem Sinne jener Theorie entsprechend, nur zugestanden werden kann, nicht vereinbaren. Dagegen fanden beide, wenn man das Cambium lediglich als eine theilungsfähige Schicht gleichwerthiger Zellen ansieht, die, zu radialen Reihen angeordnet, sich durch intercalare Theilungen vermehren, eine genügende Erklärung.

Während bis dahin also nur negative Gründe entwickelt worden sind, soll im Folgenden durch positives Beweismaterial die Richtigkeit unserer, der Initialentheorie gerade entgegengesetzten Auffassung darzuthun versucht werden.

Da meine Schlussfolgerungen dem aus directen Beobachtungen abgeleiteten Theilungsgesetze, welches Herr Dr. Mischke in seiner Inauguraldissertation (Separat-Abdruck aus Bot. Centralbl. 1890, Bd. XLIV) aufgestellt hat, widersprach, so waren schon dieserhalb weitere den Gegenstand betreffende Untersuchungen nothwendig.

Für die Bereitwilligkeit, mit der Herr Dr. Mischke mir das bereits bei seiner Arbeit benutzte Material zur Verfügung gestellt

hat, darf ich umsomehr nicht unterlassen, demselben auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen, als er mit dankenswerther Uneigennützigkeit mir dadurch die denkbar leichteste Möglichkeit verschaffte, den Widerspruch unserer fast gleichzeitigen Untersuchungsresultate zu lösen.

Es ist schon früher betont worden, dass der Dickenunterschied der tangentialen Wände einer radialen Cambiumzellreihe — abgesehen von den früher behandelten, vereinzelten ungleich dickeren Wänden — zu gering ist, als dass man mit Sicherheit auf das relative Alter derselben schliessen könnte.

Günstiger verhalten sich die Wände des Wintercambiums, da dieselben während der langen Vegetationsruhe nicht ganz unverändert bleiben, sondern sich durch Dicke und Färbung — letzteres wenigstens bei meinem Alkoholmaterial — vor den so sehr viel jüngeren, im ersten Frühling gebildeten Wänden deutlich auszeichnen.

Diesen Umstand benutzend, wollen wir durch Vergleich aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien zeigen, dass sich in der That die zu radialen Reihen angeordneten Zellen des Cambiums durch intercalare Theilungen vermehren.

Die im Folgenden benutzte Materialsammlung, welche in Intervallen von acht bis vierzehn Tagen durch Herrn Dr. Mischke einer üppig wachsenden, etwa 60jährigen Picea excelsa entnommen wurde, beginnt mit dem 15. April.

In diesem Stadium befindet sich zwischen Holz und Rinde eine Lage von sieben bis neun, meistens acht dünnwandigen Zellen, das noch völlig unveränderte Wintercambium (Fig. 1, Taf. XXX). Die Zellen sind alle nahezu einander gleich und lassen bisweilen — nach den von Sanio angegebenen Kennzeichen (relative Dicke der tangentialen Wände und grössere oder geringere Abrundung der Zellen an den Insertionsstellen der ersteren) — ihre genetische Zusammengehörigkeit zu grösseren oder kleineren Gruppen deutlich erkennen; besonders ist man über ihre Zwillingsnatur meist ausser Zweifel. Die relativ dicksten Wände finden sich in allen Theilen, bald in der Mitte der Schicht, bald mehr auf der Holz- oder Rindenseite.

Der Vergleich mit einem Herbststadium vom 28. Sept. ergab, dass während der winterlichen Vegetationsruhe keine wesentlichen Veränderungen eingetreten waren, nur treten die Dickenunterschiede der tangentialen Wände im Frühjahr doch nicht mehr so deutlich

hervor wie im Herbst, auch haben sich die Zellen, wie genaue Messungen ergaben, in radialer Richtung um ein Viertel gestreckt.

Eine auffälligere Veränderung hatten die auf das Cambium nach aussen folgenden Siebröhren erlitten; während dieselben im Herbst dieselbe etwa quadratische Form wie die übrigen zeigten, waren sie zu Beginn der Vegetationsperiode sehr stark eingeschrumpft und unterschieden sich augenfällig von den übrigen normal gestalteten Siebröhren des vorigen Jahres.

Da diese Eigenschaft, um dies vorwegzunehmen, eine dauernde ist (Fig. 1 bis 3), so bietet sie eine Handhabe, den jeweiligen Zuwachs an Rindenzellen leicht zu constatiren, was für unsere weiteren Untersuchungen von Wichtigkeit sein wird[1]).

Am 24. April, unserem zweiten Stadium, haben die Cambiumzellen begonnen, sich in radialer Richtung etwas zu strecken, doch ist noch keine neue Theilung erfolgt; die letzte Cambiumzelle, welche sich schon am 15. April durch Grösse etwas auszeichnete, hat angefangen sich zu einer Siebröhre zu differenziren.

Am 3. Mai finden wir an Stelle der acht Wintercambiumzellen zwischen Holz und dem Ring eingeschrumpfter Siebröhren durchschnittlich acht durch relativ dicke, gelbliche Wände abgegrenzte Zellgruppen, welche auf der Holzseite aus ein bis drei, in der Mitte aus vier, dann nach der Rinde zu aus drei oder zwei dünnwandigen Zellen und dicht an der Rinde aus einzelnen, bereits differenzirten Siebröhren bestehen (Fig. 2, Taf. XXX).

---

1) 1. Dieser Kreis eingeschrumpfter Zellen, den ich auch bei anderen Bäumen derselben Species, sowie auch bei Abies pectinata, nicht aber bei Pinus beobachtet habe, ist nicht mit dem Wigand'schen Hornparenchym zu verwechseln. Letzteres, gleichfalls aus eingeschrumpften Siebröhren bestehend, entwickelt sich aus den gesammten Siebröhrenlagen, welche allmählich zu festen Massen comprimirt zwischen den sich nähernden Parenchymzellen zu finden sind.

2. Auf Grund des aus dem vorhergehenden Jahre stammenden Ringes eingeschrumpfter Siebröhren, der gleichfalls noch deutlich zu erkennen ist, kann man sich überzeugen, dass abgesehen von einzelnen eingesprengten Zellen nur einmal des Jahres ein zusammenhängender Ring parenchymatischer Rindenzellen gebildet wird, und dass man somit in der That bei den Abietineen das Alter der noch lebenden Rinde nach der Anzahl der vorhandenen Parenchymringe feststellen kann.

3. Da die vorjährigen Siebröhren schon während des folgenden Sommers anfangen einzuschrumpfen und sich auch in ihrer Färbung — besonders beim Alkoholmaterial — verändert haben, so dürften die Siebröhren hier, wie bei den Laubhölzern, überhaupt nur ein Jahr lang functionsfähig sein.

Die mittleren vierzelligen Gruppen sind unschwer als aus zwei Zellzwillingen, die dreizelligen als aus einem stets auf der Cambiumseite gelegenen Zwilling und einer einzelnen Zelle bestehend zu erkennen. Die zartesten, also jüngsten Wände enthalten stets die am meisten rindenwärts gelegenen vier- oder dreizähligen Gruppen. In Reihe I, Fig. 2 z. B. ist die Wand zwischen Zelle 15 und 16 die zarteste, dasselbe gilt von den Wänden 14/15 und 13/14 der Reihen V und VI u. s. w.

Diese vierzelligen Gruppen, welche Mischke bei einem gleichfalls am 3. Mai von Pinus silvestris entnommenen Untersuchungsobject fand, gaben ihm die Veranlassung, seine über die Sanioschen Angaben hinausgehende Theilungsregel aufzustellen. Nach ihm sollten diese Gruppen durch die Thätigkeit einer Initiale entstehen, deren Tochterzellen sich durch zweimalige Theilung in vier Zellen theilten (cfr. S. 5 und 6 des Separatabdruckes).

Dass nun diese Auffassung nicht die richtige ist, sondern dass die Gruppen durch eine zweimalige intercalare Theilung des Wintercambiums entstehen und die abgrenzenden älteren Wände mit denen des Wintercambiums identisch sind, ist leicht aus der gleichen Anzahl an Zellgruppen und an Wintercambiumzellen ersichtlich.

Wir haben uns also vorzustellen, dass z. B. Reihe VI aus acht Mutterzellen entstanden ist, und zwar haben sich die ersten sechs Zellen je einmal getheilt; darauf sind, nachdem sich die Zellen wieder genügend radial gestreckt hatten, durch nochmalige Theilung die mittleren vierzelligen Gruppen, also Zelle 3—6, 7—10 und 11—14, entstanden.

Dass dies in der That die richtige Auffassung ist, geht aus dem folgenden Stadium vom 13. Mai hervor (Fig. 3, Taf. XXX). Hier finden sich nämlich an Stelle der vierzähligen Gruppen solche von acht Zellen, wie sie ja durch eine dreimalige Theilung entstehen müssen; z. B. Reihe I Zelle 16—23 und 24—31; II 10 bis 17; III 17—24; IV 10—17 und 18—25 u. s. w.

Wo die Gruppen kleiner sind, weist schon die Form der Zellen darauf hin, dass die intercalare Theilung an dieser Stelle nicht vollständig durchgeführt ist. So ist z. B. die Gruppe 25—30 III nur deswegen sechszählig, weil die Theilung in den am Rande der Zone lebhaftester Theilung gelegenen Zellen 29 und 30 noch unterblieben ist. Dasselbe gilt von den Zellen 11 und 12

derselben Reihe, den Zellen 24 II, 30 und 31 IV, 11, 12 und 13 I. Ja, es ist sogar auch in diesem Stadium, wenn auch wegen der angefangenen Differenzirung auf der Holz- und Rindenseite, mit einiger Mühe möglich, die ursprünglichen acht bis neun Gruppen zu reconstruiren. So besteht Reihe I aus den neun Gruppen 1—2, 3—6, 7—10, 11—15, 16—23, 24—31, 32—34, 35, 36 und 37; Reihe III aus den Gruppen 1—3, 4—6, 7—10, 11—16, 17—24, 25—30, 31—32, 33, 34 u. s. w.

Vergleichen wir nun die fünften bis sechsten Zellgruppen dieses Stadiums (Fig. 3) mit den gleichen der Fig. 2, so fällt auf, dass jene nur aus so wenig (gewöhnlich 2) Zellen bestehen, während die sechs- bis achtzähligen Gruppen der Fig. 3 doch eine zweite Theilung (in vier Zellen) voraussetzen. Wir müssen also annehmen, dass die fünften und sechsten Gruppen der Fig. 2 sich noch weiter theilen werden.

Bei anderen Reihen desselben Schnittes hatten sich diese Theilungen auch bereits theilweise vollzogen, und bei dem gleichalterigen Objecte von Pinus silvestris (3. Mai) reichten die Viertheilungen in einzelnen Reihen sogar bis zur siebenten und achten Gruppe; entsprechend dem um eine Zelle mächtigeren Wintercambium dieses Baumes.

Wir sehen also die Zelltheilungen auf der Holzseite etwas schneller erfolgen als auf der Rindenseite und dementsprechend die intercalaren Theilungen der ganzen Reihen nicht völlig gleichzeitig, sondern im Grossen und Ganzen mehr in centrifugaler Reihenfolge vor sich gehen.

Wenngleich dies schon durch directe Beobachtung aus den in centripetaler Richtung dicker werdenden Wänden ersichtlich ist, so aus den Wänden 28/27, 26/25 u. s. w. bis 14/13 der Reihe III, den Wänden 31/30, 29/28 u. s. w. bis 15/14 I, so wollen wir dies doch durch das folgende Stadium vom 19. Mai noch weiter zu demonstriren versuchen (Fig. 1, Taf. XXXI).

Dass hier bereits eine vierte intercalare Theilung stattgefunden hat, können wir nicht nur aus dem um sechs Tage späteren Datum schliessen, sondern auch aus dem Vorhandensein grösserer Zellgruppen folgern. So besteht die Gruppe 14—26 I aus 13 Zellen (ebenso die Gruppen 11—23 III und IV), die Gruppen 24—33 IV und 21—30 VI aus 10 Zellen. Noch grössere Gruppen von 15 und 16 Zellen waren an anderen Stellen des Präparates zu finden.

Es fragt sich nun, wie sind z. B. die vier zarten Wände der Gruppe 24—33 IV zu erklären? Gehören die Wände 24/25, 26/27 und 30/31, 32/33 derselben oder verschiedenen intercalaren Theilungen an? Um diese Frage zu beantworten, wollen wir diese Gruppe mit einer ebenso weit vom Ring eingeschrumpfter Siebröhren entfernten Zellgruppe der Fig. 3, Taf. XXX, nämlich Zelle 25—30 III, vergleichen. Innerhalb der letzteren ist in den Zellen 29 und 30, wie oben gezeigt, die dritte intercalare Theilung noch nicht erfolgt. Wir könnten also daraus schon schliessen, dass die Wände 30/31 und 32/33 noch der dritten, die Wände 24/25 und 26/27 dagegen schon der vierten intercalaren Theilung angehören.

Denn denken wir uns die letzteren weg, so erhalten wir eine vollständige dreimalige Theilung der Mutterzelle. Wir haben uns also vorzustellen, dass die vierte intercalare Theilung mit der Zelle 14 + 15 beginnend, wie wohl deutlich sichtbar, in centrifugaler Folge bereits bis zur Zelle 26 + 27 gekommen ist, während die Zwillinge 30 + 31 und 32 + 33 soeben erst durch die dritte intercalare Theilung entstanden sind. Wir verstehen damit, weshalb die Zellen 28 und 29 scheinbar übersprungen sind.

Dass die gegebene Erklärung die richtige ist, geht aus der in centrifugaler Folge abnehmenden Dicke der tangentialen Wände 14/15, 16/17 bis 26/27 und aus dem Vergleich mit der völlig analog gebauten Reihe VI, sowie den ähnlich sich verhaltenden Reihen III und I hervor.

In der letzteren reicht die vierte intercalare Theilung von Zelle 15—24; die Zelle 14 in dieser Gruppe dürfte sich nicht mehr, wohl aber 25 und 26 noch weiter theilen. Die engere Zusammengehörigkeit der Zellen innerhalb dieser aus einer Wintercambiumzelle hervorgegangenen Gruppe lässt sich durch Angabe der intercalaren Theilungen, welcher die einzelnen Wände angehören, wie folgt, ausdrücken: $0_3 2_4 3_4 1_4 3_4 2_4 3_0$. Hierin sind die Winterwände mit 0, die Wand der ersten intercalaren Theilung mit 1 etc. bezeichnet.

Noch übersichtlicher dürfte dies durch das Schema:

$$[(1 + 1) + (2 + 2)] + [(2 + 2) + (2 + 1)]$$

geschehen, in welchem (gleichfalls von oben nach unten) die Klammern den Untergruppen entsprechen.

Es sei nur noch auf die Reihe II hingewiesen, in der die Zellen 31—18 nach dem Schema:

$$[(1 + 1) + (2 + 2)] + [(2 + 2) + (2 + 2)]$$

zusammengehören und der Intercellularraum zwischen Zelle 31 und 32 offenbar einer Wand des Wintercambiums entspricht.

Das an dieser Fig. 1, Taf. XXXI ganz besonders deutliche gleichzeitige Auftreten der jüngsten Theilungen an verschiedenen Stellen ein und derselben Radialreihe ist bei Bäumen mit breiter Cambiumschicht eine häufige Erscheinung und findet in der centrifugalen Folge der Theilungen eine ungezwungene Erklärung.

Hierher gehört auch die bemerkenswerthe Beobachtung, dass nicht selten eine Reihe, eben intercalar getheilt, aus lauter kleinen Zellen besteht, während die Nachbarreihe, noch frei davon, dementsprechend grosslumige Zellen enthält. Auch diese — von Sanio übrigens richtig gezeichnete Erscheinung — kann ungezwungen doch wohl nur durch unsere Theorie erklärt werden.

In ähnlicher Weise, wie bisher, liessen sich die Theilungsvorgänge der beiden folgenden Stadien vom 27. Mai und 6. Juni untersuchen; doch konnten wegen der zu weit vorgeschrittenen Differenzirung nicht mehr die ganzen Reihen, sondern nur noch die in das Cambium hineinragenden Gruppen mit überzeugender Sicherheit reconstruirt werden. So bildeten z. B. in Fig. 2, Taf. XXXI die Zellen 23—41, Reihe II eine zusammenhängende Gruppe, in welcher Wand 23/24, 25/26 etc. bis 33/34 der fünften, die Wände 24/25, 28/29, 32/33, 35/36 und 37/38 der vierten intercalaren Theilung angehören.

Diese Gruppe hat das Schema (von oben nach unten)

$$[(1 + 1) + (1 + 2)] + [(2 + 4) + (4 + 4)];$$

Wand 36/37 ist also die älteste nächst den aus dem Wintercambium stammenden Wänden 22/23 und 41/42.

In der cambialen Region der Reihe I findet sich nur noch eine dem Wintercambium angehörige Wand, nämlich 30/31. Da die äusseren Grenzwände der hier zusammenstossenden Gruppen nicht mehr deutlich hervortraten, so war eine Reconstruction nicht wohl möglich; doch liess sich durch Vergleich mit der Nachbarreihe II und anderen (nicht gezeichneten) schliessen, dass die Wände 25/26, 27/28, 29/30 und 31/32 der fünften, die Wand 36/37 der vierten intercalaren Theilung angehören dürften.

Fig. 1, Taf. XXXII stellt die Thätigkeit der sechs ersten intercalaren Theilungen dar. In der mittelsten Reihe gehören die Zellen 33—62 einer Zellgruppe an. Die älteste nächst den beiden Winterwänden 32/33 und 62/63 ist die Wand 40/41. Der sechsten Theilung gehören die Wände 50/51, 52/53 etc. bis 60/61 an.

Die Gruppe hat also (von oben nach unten genommen) die Formel:

$$[(7+7)+(4+4)]+[(2+2)+(2+2)].$$

In der rechten Reihe gehören die Zellen 47—68, in der linken die Zellen 45—70 zusammen. Die erstere hat das Schema:

$$[(1+1)+(2+4)]+[(4+5)+(3+2)],$$

die letztere:

$$[(1+2)+(4+8)]+[(4+3)+(2+2)].$$

Wand 60/61 rechts und 55/56 links gehören also der ersten, Wand 55/56 rechts und die vier zarten Wände der Untergruppe 56—63 links der sechsten intercalaren Theilung an.

Aus den bisherigen Untersuchungen gewinnen wir folgende Resultate:

1. Das Cambium wächst durch intercalare Theilung seiner zu radialen Reihen angeordneten Zellen, und

2. die Wachsthumsintensität des Cambiums ist auf der Xylemseite stärker als auf der Phloëmseite und nimmt allmählich nach der Rindenseite zu ab, wodurch die Theilungen in centrifugaler Folge weiterschreiten.

Was nun wiederum die Initialentheorie betrifft, so ergiebt sich aus dem bisherigen, dass sich in den radialen Reihen des Cambiums keine Zelle findet, welche sich durch Wachsthumsintensität vor den übrigen irgendwie auszeichnete.

Höhere oder, wenn jemand vielleicht gar wollte, geringere Wachsthumsintensität, müsste man doch wenigstens als eine charakteristische Eigenschaft der Initiale vermuthen dürfen.

Nebenbei sei bemerkt, dass auch ein Ergebniss für die Zeitdauer von einer Zelltheilung bis zur folgenden aus obigen Untersuchungen resultirt. Da die Vegetation am 24. April mit radialer Streckung schon begonnen hatte, und die sechste intercalare Theilung am 6. Juni etwa zu einem Dritttheil beendet war, so kommen für

die Xylemseite, wenn wir zwei Tage bis zum Beginn der sechsten Theilung zurückrechnen, auf 6 intercalare Theilungen 42 Tage, also durchschnittlich 7 Tage auf eine Theilung. Etwas langsamer erfolgen die Theilungen auf der Rindenseite; denn da wir bis zur Vollendung der letzten intercalaren Theilung noch etwa 5 Tage dürften hinzurechnen können, so kommen im Ganzen 48 Tage heraus; von einer Cambiumzelltheilung auf der Rindenseite bis zur anderen vergehen demnach etwa 8 Tage.

Der Wendekreis.

Aus der dauernden Function des Cambiums folgt, dass in jeder einzelnen radialen Reihe auch eine dauernd theilungsfähige Zelle vorhanden sein muss, und aus dem Wachsthum, gleichsam dem fortgesetzten Auseinandergehen des cambialen Gewebes, dass — abgesehen von der centrifugalen Bewegung des ganzen Cambiumcylinders — auf der Grenze zwischen den xylem- und den phloëmwärts auseinander rückenden Elementen ein Kreis indifferenter Punkte zustande kommen muss, den wir den Wendekreis genannt haben.

Die dauernde Theilungsfähigkeit der Zellen in ihrer Abhängigkeit von der Lage zum Wendekreis und die Abhängigkeit des Wendekreises von dem jeweiligen Zuwachs an Holz- und Rindenelementen sind früher ausführlich behandelt worden.

Versuchen wir nun die gewonnenen Vorstellungen auf den praktischen Fall der vorliegenden Untersuchung anzuwenden, so fällt uns der unverhältnissmässig geringe Zuwachs an Rindenzellen auf. Während durch die 6 ersten intercalaren Theilungen bereits über 50 junge Tracheïden gebildet wurden, finden sich nur 5—6 differenzirte Rindenzellen.

Diesem ganz ungleichen Verhältniss entspricht das Endergebniss an Holz- und Rindenzuwachs vom 27. September; denn dort finden wir im Ganzen 105—110 Xylem- und 10—11 Phloëmzellen, also zehnmal so viel Holz- als Rindenelemente.

Hieraus können wir schliessen, dass der vom Holz- und Rindenzuwachs abhängige Wendekreis und damit die wegen ihrer günstigen Lage dauernd theilungsfähigen Cambiumzellen der Rinde ausserordentlich nahe liegen müssen.

Betrachten wir nunmehr das Stadium vom 27. Mai und 6. Juni (Fig. 2, Taf. XXXI und Fig. 1, Taf. XXXII) und sehen allemal auf 3—4 Siebröhren je eine (schraffirt gezeichnete) Parenchymzelle folgen, während die darauf folgenden Zellen am 27. Mai meist frisch getheilt sind, so können wir bei Fig. 1, Taf. XXXI nur etwa die Zellen 32 I, 30 III, 32 IV und 29 VI als die auf dem Wendekreis gelegenen, dauernd theilungsfähigen Zellen oder, wenn jemand will, als Initialen der Reihen ansprechen. Wir können dies um so mehr, als die Zellen 34 IV und 31 VI, wie die dunkle Innenlamelle dieser Zellen beweist, angefangen haben, sich in Parenchymzellen zu differenziren.

Schliessen wir auf Grund dieses, durch Erfahrung gewonnenen Resultates rückwärts, so können wir in Fig. 3, Taf. XXX etwa die Zellen 33 I, 26 II, 31 III, 30 oder 31 IV etc. oder möglicherweise sogar der Rinde noch näher liegende Zellen als die Initialen mit einiger Wahrscheinlichkeit ansehen.

Dem entsprechend dürften in Fig. 2, Taf. XXX der Wendekreis über die Zellen 17 oder 18 IV, d. i. im allgemeinen über die sechste Zellgruppe (vom Holze aus) und endlich im Wintercambium über die sechste Zelle gehen.

Wir ersehen hieraus, dass die dauernd theilungsfähigen Zellen jedenfalls nicht auf der Zone lebhaftester Zelltheilung zu suchen sind, und dass die zartesten Wände zur „Feststellung der Initiale" ganz unbrauchbar sind.

Natürlich macht diese Untersuchungsweise nicht Anspruch auf mathematische Genauigkeit, da man ja zu sehr mit den lokalen Verschiedenheiten der immer wieder an einer anderen Stelle des Baumes herausgeschnittenen Untersuchungsobjecte und mit dem individuell stets verschiedenen Bau der Reihe zu rechnen hat.

Gleichwohl dürfte die Uebereinstimmung der Bilder, deren Auswahl bei der schwierigen Technik lediglich die Güte des Schnittes bestimmen musste, in Bezug auf Anzahl der Zellgruppen und die Gesetzmässigkeit der Veränderungen gross genug sein, um uns zu überzeugen, dass wir mit für unsere Zwecke genügender Genauigkeit dem wahren Sachverhalte wenigstens sehr nahe gekommen sein müssen und die Lage der wirklichen Initialen, wenn man so will, annähernd richtig bestimmt haben.

Nicht nur unsere, auf blosser Erfahrung beruhende Methode, die Initiale festzustellen, weicht von der Sanio'schen ab, sondern vor allem auch das Resultat ist ein erheblich anderes.

Im Winterstadium ist also nicht durchschnittlich die vierte Zelle, wie Mischke will, sondern die sechste Initiale; in Fig. 2, Taf. XXX nicht die neunte, wie Mischke nach seiner Theorie kaum anders schliessen konnte, sondern durchschnittlich die achtzehnte. Dem entsprechend ist bei Mischke's Fig. 1 die Initiale nicht in der fünften Gruppe (Reihe A, Zelle 15 und 16 und B 14 und 15), sondern, wie aus der Untersuchung desselben Objectes constatirt werden konnte, in der nicht mehr gezeichneten siebenten Gruppe (durchschnittlich die 21. Zelle) zu suchen.

Am 13. Mai ist die Initiale nicht zwischen der 16. u. 21. Zelle zu suchen, sondern ist durchschnittlich die 28.—29. Zelle unserer Fig. 3, Taf. XXX, am 19. Mai nicht die 20.—25., sondern die 31. Zelle etc.

Natürlich kann und soll dies Ergebniss das Verdienst des Herrn Dr. Mischke, welches ja der Hauptsache nach auf einem anderen Gebiet liegt, keineswegs herabsetzen, oder die von ihm aufgestellte Zuwachscurve berichtigen, sondern nur die durch unsere Auffassung bedingte Verschiedenheit der Resultate hervorheben.

Es ist wohl kaum nöthig, zu bemerken, dass diese Resultate, besonders die der Rinde so nahe Lage des Wendekreises, nur eben für unser Untersuchungsobject giltig sein können und bei einem Baum mit anderem Zuwachsverhältniss dementsprechend variiren werden. Bei einer Wurzel z. B. mit etwa vier- bis fünfmal grösserem Rinden- als Holzzuwachs wird naturgemäss der Wendekreis dem Holze fast ebenso nahe liegen, wie im obigen Beispiel der Rinde.

Um indessen nicht den Anschein zu erwecken, als hätten wir uns durch das Feststellen der Initialen, was eben nur auf eine andere Art geschehe, der Initialentheorie wieder genähert, so mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass dadurch an unserer ursprüglichen Auffassung des Cambiums durchaus nichts geändert wird; denn unsere dauernd theilungsfähigen Zellen unterscheiden sich nach wie vor von den Initialen durch die wesentliche Eigenschaft, dass die Segmente der Initialen sich immer in eine wenigstens annähernd gleiche Anzahl — bei Sanio in 2—3, bei Mischke für den normalen Fall in 4 — Zellen theilen sollten, während die

Tochterzellen unserer dauernd theilungsfähigen Zellen sich nicht nur in sehr viel mehr, sondern hauptsächlich in sehr verschieden viele Zellen, sowohl hinter einander in derselben Reihe, als auch gleichzeitig in benachbarten Reihen theilen, je nach der Lage der Mutterzellen zum Wendekreis oder, was dasselbe ist, zu den Zellen der Nachbarreihen.

Es leuchtet ein, dass die intercalaren Theilungen, durch die sich die cambiale Zellschicht vergrössert, noch keineswegs die Existenz einer Initiale ausschliesst.

Man kann sich z. B. für unsern Fall ja denken, dass die von der dauernd theilungsfähigen Zelle xylemwärts abgegebenen Segmente sich eben intercalar theilen, und dass jedesmal oder ein- ums anderemal zugleich mit den intercalaren Theilungen auch rindenwärts eine Zelle abgegeben wird. Es könnte der Vorgang also allgemein so sein, wie er in der linken Reihe Fig. 1, Taf. XXXII, Gruppe 45—69 sich darstellt. Wenn nun dies richtig wäre, so müssten, abgesehen von den hier nicht zu berücksichtigenden Winterwänden, von dem Kreis der Initialen aus rinden- und xylemwärts nur verhältnissmässig zarte Wände zu finden sein.

Dass nun dem keineswegs so ist, beweist Fig. 2, Taf. XXXI Wand 30/31 I und Fig. 1, Taf. XXXII Wand 62/63. In der letzteren Figur liegen ungefähr die Zellen 65 I, 64 II, 67 III auf dem Wendekreise und somit die dickste Wand auf der Xylemseite.

Wenn Initialen vorhanden wären, so müssten aus den Segmenten derselben wenigstens nahezu immer die gleiche Anzahl Zellen — auch bei intercalarer Theilung — hervorgehen.

Doch auch dies findet, wie aus Fig. 1, Taf. XXXII leicht ersichtlich ist, nicht statt. In der linken Reihe müsste die Mutterzelle der Gruppe 45—70 offenbar Initiale gewesen sein. Nun haben wir gesehen, dass die Wand 55/56 die älteste der Gruppe ist. Somit ist also die Untergruppe 45—55 als Tochterzelle der Initiale anzusprechen. Da nun keine dieser Zellen sich noch weiter theilen dürfte, so wären demnach 11 Zellen aus einem Segment entstanden. Diese Anzahl entspräche nun in der That den Theilungen, welche bei Annahme von Initialen die Segmente erfahren mussten, wenn, wie hier, die theilungsfähige Schicht aus 11 bis 12 Zellen besteht.

In der rechten Reihe wären aus gleichem Grunde die Zellen 47—60 als Segment zu betrachten. Da sich die Zellen 57—60 voraussichtlich noch theilen werden, so entstehen hier aus dem Segment 18 Zellen.

In der mittleren Reihe vollends sehen wir die Gruppen 33—62 aus 30 Zellen bestehen. Da sich die inneren derselben offenbar noch weiter theilen werden, so erführe hier das Segment, welches wir möglicher Weise noch gar nicht in seinem ganzen Umfange vor uns haben, Theilung in über 30 Zellen, sicher also die dreifache Anzahl wie die Gruppe 45—55 der linken Reihe.

Diese Beispiele, welche sich noch beliebig vermehren liessen, dürften die bald hohe, bald geringe Anzahl der Theilungen, welche die Tochterzellen der dauernd theilungsfähigen Zellen nach unserer Auffassung des Cambiums erfahren müssen, genügend demonstriren und die Nichtexistenz der „Initialen“ beweisen.

Wenn nun also das Cambium lediglich als theilungsfähige Schicht gleichwerthiger Zellen aufzufassen ist, so entsteht die Frage, was wird aus allen den Wänden, welche ja doch im Laufe der Zeit auf dem Wendekreise müssen entstehen können und wegen dieser ihrer Lage gezwungen wären, dauernd im Cambium zu verbleiben? Es leuchtet ein, dass, wenn diese Wände für immer fest ständen, bald sehr viele Radialreihen Doppelinitialen haben müssten.

Schliesslich müsste sogar der Fall eintreten können, den wir oben als Axiom für die Richtigkeit der Hartig'schen Theorie aufgestellt haben, dass nämlich in jeder einzelnen Radialreihe eine dicke, alte Wand zu finden wäre, und dass alle diese Wände genau auf der Peripherie eines Kreises lägen. Durch Annahme eines weiterrückenden Wendekreises entgehen wir dieser Schwierigkeit, wie wir früher gesehen haben, keineswegs, denn dann würde in der entsprechenden Entfernung vor dem Wendekreise dasselbe entstehen können. Ausserdem hat diese Forderung um so mehr Berechtigung, als ja die Wände infolge ihrer bald erlangten Dicke und des verringerten Wachsthums der radialen Wände an den Insertionsstellen den neuen Wänden, welche nur ungefähr auf demselben Kreise gebildet werden, gleichsam leichter Halt gewähren würden und sie leichter in den Stand setzen müssten, den Ring dicker Wände bilden zu helfen.

Thatsächlich nun finden wir keineswegs so viele dicke Wände auf einem Kreise im Cambium, wie die Consequenz unserer Auffassung verlangt.

Dies erklärt sich aus folgender Beobachtung. Je älter eine auf dem Wendekreise befindliche tangentiale Wand wird, um so mehr

runden sich die Zellen an dieser Stelle gegen einander ab (Fig. 3, Taf. XXXI und Fig. 1, Taf. XXXII, Wand 62/65 II); darauf schieben sich die Zellen der Nachbarreihen allmählich in die entstandene Lücke hinein und drängen gleichsam die Reihe an dieser Stelle auseinander (Fig. 1, Taf. XXXI, 31/32 II). Auf diese Weise hören also die Reihen, in denen sich gerade auf dem Wendekreise eine Wand gebildet hat und dieselbe, ohne entweder holz- oder rindenwärts zu rücken, fest stehen bleiben würde, auf, im Cambium zu existiren.

Diesen Vorgang kann man von der ersten Abrundung der Zellen gegen einander bis zum gänzlichen Auseinanderweichen und Aufhören der Reihe in allen Uebergängen vielfach beobachten.

Bisweilen kommen auf diese Weise an solchen Stellen sogar mit Luft gefüllte Intercellulargänge zu Stande (Fig. 1, Taf. XXXI).

Findet diese Trennung einer Zellreihe nur von einer Seite her statt, was dann, wenn derselben auf der anderen Seite ein Markstrahl anliegt, stets der Fall ist, so erkennt man die auseinander weichende Reihe entweder an der Convergenz der radialen Wände oder, wenn dies, wie sehr häufig, nicht möglich ist, daran, dass die tangentialen Wände der sich hineindrängenden Zellen gegen die Zellen der eigenen Reihe erheblich dünner sind als gegen die der fremden (Fig. 4, Taf. XXXI).

Was die Mechanik dieses Vorganges betrifft, so kann man sich denselben folgendermassen denken.

Die beiden Lamellen solch einer tangentialen Wand verlieren allmählich mit zunehmendem Alter den innigen Contact, dessen Vorhandensein man bei jüngeren Wänden beobachtet. Der hohe hydrostatische Druck, unter welchem das Cambium wächst, muss in Folge dessen an dieser Stelle eine stärkere polygonale Abplattung der Zellen gegen einander und damit ein Schmalerwerden der tangentialen Wand bewirken. Gleichzeitig bleiben die von der dicken Wand getrennten Zellen allmählich im Wachsthum gegenüber den Zellen der Nachbarreihe, wie man an dem verminderten Querschnitt und an der geringeren Länge sehen kann, zurück. Man hat sich wohl vorzustellen, dass die dicke Wand dem Austausch der xylem- und phloëmwärts kommenden Nährstoffe grösseren Widerstand entgegensetzt als die dünnen Wände der Nachbarreihe und die ersteren dadurch benachtheiligt.

Das Ineinandergreifen dieser beiden Factoren muss natürlich zunächst die Trennung der beiden Lamellen und dann, wenn der Vorgang sich auf dem Wendekreis abspielt, das völlige Auseinanderweichen der Reihe bewirken.

Bei diesem Vorgang findet jedenfalls nicht ausschliesslich Gleiten, sondern auch — nach der Divergenz der tangentialen Wände zu urtheilen — vermehrtes locales Wachsthum der Zellmembran an der Stelle statt, wo sich die Zellen zwischen die Lamellen der Nachbarreihe hineindrängen.

Ausser dem oben beschriebenen vollständigen kommt auch bisweilen ein unvollständiges Auseinanderweichen der Reihe zu stande; wenn nämlich die Wand, nachdem sie lange auf dem Wendekreise verharrt und dementsprechend ein gewisses Alter erlangt hat, langsam durch die ja oft breite Cambiumschicht zum Holze rückt, so vollzieht sich derselbe Vorgang, doch so, dass dadurch die Reihe nicht aufhört weiter zu existiren, sondern nur eine locale Unterbrechung erleidet. Beispielsweise dürfte in Fig. 1, Taf. XXXII die mittlere Reihe an der Stelle, wo sich die Wand 62/63 befindet, bei ihrer weiteren Entwicklung solch eine theilweise Unterbrechung erleiden.

Dies Verschwinden einzelner Radialreihen aus dem Cambium, was übrigens bei den parenchymatischen Zellreihen der Markstrahlen in ähnlicher Weise stattfinden dürfte, ist durchaus nicht eben selten. Bisher sind die von diesem Vorgange verursachten Querschnittsbilder — wenigstens nach meiner Erfahrung — stets mit Spitzenwachsthum erklärt worden. Von der Unrichtigkeit dieser Auffassung kann man sich leicht durch Vergleich von Serienschnitten überzeugen; denn wenn Spitzenwachsthum vorläge, so müsste man ja bei den folgenden Schnitten immer mehr Zellen und schliesslich die ganze Reihe finden. An Stelle dessen bleiben aber die Zellen auf ihrer ganzen Länge – wenigstens annähernd – immer gleich weit von einander getrennt. So haben die Zellen der Fig. 5, Taf. XXXI auf acht Mikrotomschnitten, welche zusammen 0,6 mm, also einen grossen Theil der gesammten Zelllänge austrugen, immer annähernd dieselben Bilder ergeben[1]).

---

1) Dies soeben beschriebene Auseinanderweichen der Reihen, zweitens das wirkliche Spitzenwachsthum der sich zu Tracheïden differenzirenden Zellen und drittens das energischere Längenwachsthum der durch Quertheilung entstandenen Zellhälften, welche die Vermehrung der Reihen verursachen, sind die drei Momente, mit denen man beim Studium der oft so verwirrten Cambiumbilder zu rechnen hat.

Wir sehen also, um auf unser eigentliches Thema zurückzukommen, die Bildung einer tangentialen Wand auf dem Wendekreise der Reihe gleichsam zum Verhängniss werden. Man könnte darin gewissermassen ein Streben des Baumes nach einfachen Initialen sehen. Andererseits ist dieser so häufige Vorgang bezeichnend für die Entbehrlichkeit des Initialbegriffes; man braucht ja nur zu fragen: wo lag denn nun die Initiale, lag sie in dem zum Phloëm oder in dem zum Xylem zurückweichenden Zweige der Reihe?

Als Beispiel für das Auseinanderweichen einer Reihe gerade auf dem Wendekreise mag auf die Reihe II der Fig. 1, Taf. XXXI hingewiesen sein. Denn, wie oben gezeigt, befindet sich hier der Intercellularraum, dessen Bildung dem Auseinanderweichen der Reihe vorangeht, einerseits an Stelle einer Wand des Wintercambiums und andererseits auf dem Wendekreise, dessen Lage wir gerade in diesem Falle ganz besonders genau anzugeben vermochten.

Dieser Vorgang wurde, obgleich als Spitzenwachsthum fälschlicher Weise erklärt, nicht mit Unrecht von Mischke zur Feststellung der Initialen (S. 6 und Fig. 1 seiner Inauguraldissertation) benutzt, da ja in der That die Lage des Wendekreises hierdurch ziemlich genau angegeben wird.

Dies Kriterium kann daher, besonders bei gleichzeitigem Vergleich von Holz- und Rindenzuwachs, auch weitere Anwendung finden, nur muss man sich vor Verwechselungen mit anderen Erscheinungen hüten.

Bei Mischke's Fig. 1 dürften z. B. die Zellen a bis n — wenn sie überhaupt ein und derselben Reihe angehörig sind — folgenden Ursprunges sein.

Die Mutterzelle der Gruppe a—f ist die Hälfte einer durch Quertheilung verdoppelten Cambiumzelle, welche nicht auf dem Wendekreise lag. Dasselbe gilt von der Gruppe, der m und n angehören, nur mit dem Unterschiede, dass diese Mutterzelle, wie es scheint, zufällig die dauernd theilungsfähige Zelle der Reihe war. Es erfuhren hier also zwei, nicht unmittelbar nebeneinander liegende Zellen der Reihe, wie in den beiden früher mitgetheilten Fällen, sondern zwei durch eine dritte Zelle getrennte Elemente eine Quertheilung. Da nun auf die Quertheilung einer Cambiumzelle allemal ein energisches Längenwachsthum folgt, so konnten die Zellen a—g und m, n u. s. w. durchschnitten werden, während die übrigen Zellen

derselben Reihe über oder unter dem Niveau des Schnittes liegen blieben.

Mit anderen Worten, wir haben es hier nicht mit dem Auseinanderweichen radialer Zellreihen im obigen Sinne oder mit dem Spitzenwachsthum der sich zu Dauerzellen differenzirenden Zellen, sondern mit dem energischeren Wachsthum der durch Quertheilung entstandenen Zellhälften zu thun.

Auch dieser Vorgang mit den dadurch bedingten Querschnittsbildern ist häufig genug und konnte durch Vergleich von Serienschnitten als Thatsache nachgewiesen werden.

Die Gestalt der Cambiumzelle.

Für das richtige Verständniss der Vorgänge im Cambium ist es nothwendig, die Gestalt der Cambiumzelle zu kennen. Da über dieselbe irrthümliche Ansichten in der Litteratur Platz gegriffen haben, so soll hier eine kurze Beschreibung folgen. Die Cambiumzellen haben die Form langgestreckter, prismatischer Körper mit rechteckigem Querschnitt; ihre Endigungen sind prosenchymatisch. Da sie sich behufs tangentialer Längstheilung auf ihrer ganzen Länge, also auch an den Spitzen, radial strecken, so gehen die „Spitzen“ in keilförmige, etwas abgerundete Schneiden über. „Der Radialschnitt zeigt,“ wie Velten (Bot. Ztg. 1875, S. 811) richtig sagt, „die radial gestellten Querkanten, der Tangentialschnitt die Zuspitzung derselben.“ Indess ist die radiale Streckung an den Spitzen keineswegs so gross, dass die Zellen einer Radialreihe auch an ihren Endigungen immer im Contact mit einander blieben, vielmehr findet meist eine geringe Trennung statt, und es neigen die genetisch gleichalterigen Zellen mit ihren Endigungen zusammen. Auf einem durch die Spitzen einer Radialreihe geführten Querschnitt scheinen deswegen die Zellgruppen durch unverhältnissmässig dicke, tangentiale Wände von einander getrennt (Taf. XXX, Fig. 2, Reihe II).

Nach Mischke sind die Cambiumzellen „aufrechte Prismen, die an ihrem oberen und unteren Ende einseitig dachförmig zugeschärft sind, und deren schiefe Endflächen sich gegen die Radialebene neigen.“

Dass diese Beschreibung unrichtig ist, darüber lassen Tangentialschnitte durch das Cambium keinen Zweifel. Die von Mischke in Fig. 6 zur Demonstration seiner Beschreibung gezeichneten schiefen

Wände findet man allerdings — wenn auch nur selten —, doch sind dieselben dann im Vergleich zu den Nachbarwänden viel zarter als in der Figur und dadurch schon als junge, die Cambiumzellen halbirende Querwände unverkennbar. Obwohl die Endigungen der Tracheïden aus solchen „einseitig dachförmigen Zuschärfungen" hervorgehen, so ist die Beibehaltung dieser Form schon wegen des fortgesetzten Längenwachsthums der Zellen undenkbar, vielmehr müssen sie sich naturgemäss, abgesehen von localen Ausnahmen, im Allgemeinen bald der von uns beschriebenen, langsam convergirenden, keilförmigen Zuschärfung nähern.

Der wesentliche Unterschied zwischen unserer und der älteren Beschreibung liegt darin, dass, während in Wirklichkeit die Zuspitzung der Zellenden mit dem Alter der Querwände zunimmt, nach Mischke und Krabbe die Initialen ihre dachförmige Zuschärfung durch schiefe Endflächen erhalten sollten, deren Neigung zur Radialebene immer annähernd dieselbe sein sollte. Dies beweist ganz klar die von Mischke angewandte Methode, aus der Entfernungsdifferenz der aneinander vorbeigeschobenen Zellspitzen in Cambium und Holz das nachträgliche Spitzenwachsthum der jungen Tracheïden zu berechnen. Dass mit der Voraussetzung, auf welcher diese Methode Mischke's beruht, auch die Resultate für das „gleitende Wachsthum" der Tracheïden hinfällig werden, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden.

Die ältere Beschreibung der Cambiumzelle hing natürlich mit der Vorstellung vom Vorhandensein einer Initiale und der Vermehrung der radialen Reihen durch „radiale Längstheilungen" zusammen und wurde durch die bei Coniferen nur vereinzelt, bei Laubhölzern dagegen häufig zu findenden schiefen Quertheilungen gestützt.

Es erübrigt, noch einmal auf das Längenwachsthum der Cambiumzellen und die Vermehrung der radialen Zellreihen durch Quertheilungen kurz einzugehen. Für das fortgesetzte Längenwachsthum spricht nicht nur die Länge der Tracheïden, welche trotz der wiederholten Quertheilungen der Cambiumzellen durchschnittlich am dicker werdenden Stamme constant bleibt oder sogar bis zu einer bestimmten Grenze zunimmt, sondern auch die auf Radialschnitten direct zu machende Beobachtung, dass die Tracheïden einer Reihe in centrifugaler Richtung an Länge zunehmen. Die scheinbaren Ausnahmen, welche man hiervon bisweilen findet, sind als Schwan-

kungen des nachträglichen Spitzenwachsthums der Tracheïden unverkennbar, welches natürlich vom Längenwachsthum der Cambiumzellen zu unterscheiden ist. Da diejenigen Reihen, deren Zellen wirklich kürzer werden, auch auf genau radial geführten Schnitten schnell aufhören, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie mit den oben beschriebenen auseinander weichenden Reihen identisch sind; denn die letzteren Zellen derselben, d. i. die den dicken Wänden zunächst liegenden, bleiben im Wachsthum hinter den übrigen zurück und zeigen sowohl einen verringerten Querschnitt, als auch eine geringere Länge im Vergleich zu den übrigen Cambiumzellen derselben Reihe.

Was die Quertheilung der Cambiumzellen anbelangt, so bleibt noch die Frage zu beantworten, ob die Wand von vornherein radial schief zur Zellaxe gebildet wird und wir es somit mit einer Ausnahme von dem bekannten Zelltheilungsgesetze zu thun haben, oder ob die Wand ursprünglich horizontal, d. i. senkrecht zur Zellaxe, angelegt, erst allmählich durch Streckung der Zellhälften in die schiefe Lage übergeht.

Obgleich es mir nicht gelungen ist, auf Tangentialschnitten wirkliche zarte Querwände im Cambium untrüglich nachzuweisen — und das dürfte wegen Verwechslung mit dem zu Rinden- oder Holzparenchym (das Holzparenchym, welches die Harzgänge umgiebt, cfr. Kny: Wandtafeln) sich differenzirenden Zellen nicht immer leicht sein — sondern immer nur schiefe Theilungen fand, so neige ich doch zur letzteren Annahme, zumal ich durch folgende Beobachtung darin bestärkt werde.

Im fertigen Holze sieht man nämlich auf Radialschnitten bisweilen eine Zellreihe plötzlich von zwei anderen fortgesetzt, deren Endigungen anfänglich mit senkrechten Querwänden auf einander stossen und sich dann allmählich mehr und mehr mit den Spitzen aneinander vorbeischieben. Die Erklärung dieser Beobachtung durch Quertheilung der Mutterzelle, deren Scheidewand, anfänglich horizontal bleibend, erst durch eine gelegentliche Schwankung schief gestellt wird, dürfte viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich haben als die andere Möglichkeit, dass ja hier die Spitzen zweier verschiedener Reihen auf einander treffen können.

Schlusswort.

Ehe ich die Arbeit aus den Händen gebe und mit der Bitte um wohlwollende Beurtheilung dem geehrten botanischen Publikum unterbreite, glaube ich mich gegen einen zweifachen Vorwurf verwahren zu sollen, weil ein solcher einerseits — wenigstens bei oberflächlicher Durchsicht des Stoffes — nahe genug liegt und andererseits auch von Herren, welche ich für meine Untersuchungen zu interessiren gesucht habe, thatsächlich erhoben worden ist.

Man wird nämlich sagen: Meine Polemik gegen die Cambium-Initiale gehe von einer falschen Interpretation der Sanio'schen Abhandlung aus, denn derselbe habe sein Theilungsgesetz nur auf Grund von Untersuchungen an alten, also langsam wachsenden Stämmen aufgestellt und nirgends gesagt, dass er dasselbe auch auf junge, üppig wachsende Bäume ausgedehnt wissen wolle. Deswegen stehe eine Erweiterung des Theilungsgesetzes — und das sei doch nur das Resultat meiner Untersuchungen — mit dem Sanio'schen Initialbegriff durchaus nicht im Widerspruch. Damit werde aber ein grosser Theil meiner Ausführungen, so besonders die Verschiebungen der radialen Reihen gegen einander zu gänzlich müssigen Erörterungen und meine Polemik zu einer eitlen Spiegelfechterei gegen eine von mir selbst erst geschaffene Position; die Initiale bleibe nach wie vor bestehen; es sei das eben meine „dauernd theilungsfähige Cambiumzelle."

Was nun den ersten Punkt betrifft, so hat sich Sanio allerdings sehr vorsichtig ausgedrückt; aber er hat auch nicht gesagt, dass er seine Theilungsregel auf alte Bäume beschränkt wissen wolle, sondern diese nur als brauchbare Untersuchungsobjecte bezeichnet. So wie ich, haben ihn auch diejenigen Autoren, welche diesem Stoffe näher getreten sind, besonders Krabbe, Roeseler (cfr. oben S. 611) und Mischke verstanden. Wenn ferner andere Autoren nicht etwas Besonderes und allgemein Gültiges in dem Sanio'schen Theilungsgesetze gesehen hätten, so würde Russow in seiner Entgegnung (bot. Centralbl. X. S. 63) den Nachweis, dass die Bäume mit einer Initiale in die Dicke wachsen, nicht als ein

Verdienst Sanio's bezeichnet haben, und vor allen Dingen würde die Sanio'sche Theilungsregel in den Lehrbüchern nicht solche Verbreitung gefunden haben (cfr. de Bary: Vergleichende Anatomie S. 475, Strasburger: Das bot. Practicum S. 142 und Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen S. 32, Kny: Text zu den Wandtafeln S. 204, Tschirch: Angewandte Pflanzenanatomie I. S. 381 etc.).

Ausserdem lässt sich aus Sanio's eigenen Worten beweisen, dass ich ihn richtig verstanden habe. Wenn er nämlich sagt: „Später (bot. Ztg. 1863. p. 108 in der Anm.) theilte ich, der Hartig'schen und meiner früheren Ansicht entgegen, mit, dass ich bei Pinus silvestris drei eben tangential getheilte Cambiumzellen gefunden, wonach also die Bildungsschicht aus mehr als zwei Zellen zu bestehen scheine" und darauf im Gegensatz hierzu zu dem Schlusse gelangt, dass doch eine Initiale vorhanden sei, so heisst doch das nichts weiter als, Sanio würde den Initialbegriff auf das Cambium nicht angewandt haben, wenn er seine einmalige Beobachtung, das Bestehen der Bildungsschicht aus mehr als zwei Zellen, auch ferner bestätigt gefunden hätte. Hiernach muss doch der weitere Schluss berechtigt erscheinen, dass er es noch viel weniger gethan haben würde, wenn er, wie wir, gefunden hätte, dass das Cambium aus zehn und noch mehr theilungsfähigen Zellen bestehen kann.

Da nun die Sanio'sche Theilungsregel auch nicht einmal für alte, langsam wachsende Cambien zutrifft — ich erinnere nur an die vier- und sechsgliedrigen Kurzstäbe in schmalen Jahresringen von nur 11—14 Zellen und an vereinzelte dicke Wände in schmalen Cambien (cfr. Fig. 3 auf Taf. XXXI) — so muss man auch den von ihm gerade auf Grund seines Theilungsgesetzes eingeführten Initialbegriff fallen lassen.

Eine Erweiterung desselben ist doch nur bis zu einem gewissen Grade statthaft, und Mischke hatte, die Richtigkeit seiner Beobachtung vorausgesetzt, Recht, wenn er ihn beibehielt. Dagegen, ihn soweit zu verallgemeinern, dass er auch auf unser Theilungsgesetz passte, wäre historisch und auch sachlich unzulässig. Wollte man den Initialbegriff beibehalten, so könnte man mit demselben Recht auch für jeden Vegetationskegel eine Scheitelzelle annehmen, in der ja doch die Initiale so recht eigentlich ihr Analogon finden

sollte. Denn, dass in einem Vegetationskegel nur eine Zelle — vermöge ihrer lokal bevorzugten Lage — dauernd theilungsfähig ist, daran wird niemand zweifeln; und doch unterscheidet man Vegetationskegel mit und ohne Scheitelzelle.

Aus den soeben entwickelten Gründen glaube ich berechtigt zu sein, die Sanio'sche Initiale durch den Begriff der dauernd theilungsfähigen Cambiummutterzelle zu ersetzen.

Figurenerklärung.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Radialer Längsschnitt durch Holz, Cambium und Rinde von Pinus silvestris, welcher das Verhalten eines Stabes in den verschiedenen Gewebearten (Frühlingsholz, Harzgang (h), Herbstholz, Jungholz (x), Cambium (c), Siebröhren (r) und Rindenparenchym (p) zeigt. Im Frühjahrsholz zwei Tüpfelrudimente, im Holzparenchym des Harzganges ein Intercellularraum. 250 : 1.

Fig. 2—6. Verschiedene Querschnittsbilder von Stäben; Tangentialschnitte von Abies.

Fig. 2. Tracheïdenstück von Abies pectinata mit 7 Stäben.

Fig. 7. Die verschiedene Structur der Mittellamelle an vier Schnittpunkten eines Stabes mit Tracheïdenwänden. Die Mittellamelle des Stabes geht bei a continuirlich durch diejenige der Wand hindurch; bei b, c und d bildet sie mit derjenigen der Wände „Zwickel". Bei c hat eine Verschiebung der beiden primären Membranlamellen gegen einander stattgefunden und die schwach S förmige Trennungslinie in den Zwickelhälften verursacht. (Etwas schematisirt.)

Fig. 8. Zerreissungsstellen eines Stabes („Durchschmelzung") und zackigknorrige Verdickungen (cfr. Fig. 9 bei b). Pinus Strobus.

Fig. 9. Drei zweizellige Stäbe; bei a schalenförmige Einsenkung der Wand und Spaltung der Mittellamelle.

Fig. 10. Vierzelliger, breiter, bandartiger Stab von Pinus silvestris in der vierten bis siebenten Zelle eines 14zelligen Jahresringes, welcher tiefere Einsenkungen der begrenzenden Tracheïdenwände verursacht; p Parenchymzellen eines Harzganges.

Fig. 11—18. Tüpfelrudimente; vergl. Text S. 571 und 572.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Radialschnitt von Pinus silvestris; rechts der getüpfelten Wand 2 zweizellige breite Stäbe; bei b ein Tüpfelrudiment; bei a in beiden Zellen eine kurze frei endende Zwischenwand mit Hoftüpfel.

Fig. 2. Theilstück eines breiten, 6zelligen Kurzstabes von Araucaria imbricata mit zwei Tüpfeln und einem Rudiment.

Fig. 3. Frei endende zungenförmige Zwischenwand mit 4 Hoftüpfeln und ein breiter Stab auf einem Tangentialschnitt von Araucaria imbricata.

Fig. 4. Zwei Verwachsungsstellen tangentialer Wände, an die sich je eine Zwischenwand und ein (rechts isolirter) Stab anschliesst.

Fig. 5 (incl. a—d). Schematische Figuren der Verwachsungsstellen tangentialer Wände: Fig. 5 Radial-, a und d Tangential- und b und c Querschnitt; a und b eine seitliche, der radialen Wand anliegende, c und d eine in der Mitte des Tracheïdenlumens befindliche Verwachsung tangentialer Wände. Fig. 5 kann zu a und b und auch zu d und c gehören.

Fig. 6. Verwachsung der tangentialen Wände in der oberen Zelle, welcher zwei Stäbe in der unteren entsprechen.

Fig. 7. Stab und Verwachsung in den beiden ersten Zellen des Jahresringes.

Fig. 8. Das untere Ende eines mit Verwachsungen tangentialer Wände beginnenden breiten bandartigen Langstabes, welcher allmählich in einen dünnen fadenförmigen Rundstab überging. Pinus silvestris.

Fig. 9. Verwachsung (a) und dreigliedriger Kurzstab (b) neben einander bei Pinus Strobus.

Fig. 10. Zweigliedriger Stab mit tiefen Einsenkungen der begrenzenden tangentialen Wände.

Fig. 11. Eine durch Verwachsung bewirkte trichterförmige Einsenkung, welche durch die erste Frühlingsholzwand hindurch bis zur letzten Wintertracheïde reicht.

Fig. 12. Achtgliedriger breiter Stab von Araucaria imbricata.

Fig. 13. Drei Verwachsungsstellen tangentialer Wände; bei a deutet die Vereinigung dreier Wände auf nachträgliche Theilung hin.

Fig. 14. Ein der vorigen Figur fast analoger Fall, nur dass die Verwachsungsstelle der nachträglich getheilten Zelle bei a zu einem zweigliedrigen Kurzstab ausgezogen ist.

Fig. 15. Vierzelliger Kurzstab von Hippophaë rhamnoides, welcher durch drei dazwischen geschobene Zellen in vier einzelne Stäbchen getheilt ist.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Cambiumquerschnitt von Pinus austriaca mit zwei ausnehmend dicken, alten tangentialen Wänden.

Fig. 2. Zwei Cambiumzellen von Pinus Strobus, welche soeben unabhängig von einander durch radial schiefe Wände getheilt sind (die zarten Linien sind die bei tieferer Einstellung des Mikroskops sichtbaren Schnittlinien mit der unteren Fläche des Präparats).

Fig. 3. Schematische Figur zur Veranschaulichung des längeren Verharrens einer Wand α bei fortgesetzter intercalarer Theilung der Zellen A und B. Die Reihen 1—12 bedeuten die aufeinander folgenden Theilungsstadien, die Kurve a b' stellt den mit abnehmender Beschleunigung fortschreitenden Wendekreis dar, von dem aus sich die mit jeder neuen Theilung dicker werdende Wand stets um das Doppelte entfernt. Vergl. Text S. 607.

Fig. 4. Monströse Verwachsungen, Stab- und Zwischenwandbildungen dreier Holzzellen von Pinus silvestris.

Tafel XXX.

(Fig. 1—3, sowie Taf. XXXI, Fig. 1 und 2 und Taf. XXXII, Fig. 1 gehören zusammen und stellen die Theilungsvorgänge im Cambium eines üppig wachsenden Picea-Stammes vom 15. April bis zum 6. Juni dar. Oben in den Figuren allemal Phloëm, unten Xylem, im ersteren bildet ein Kreis eingeschrumpfter Siebelemente, im letzteren die dickwandigen englumigen Tracheïden die Wintergrenze. Die Untersuchungsobjecte waren demselben Stamme entnommen. Das Nähere vergl. Text S. 614—620.)

Fig. 1. Wintercambium. 15. April.

Fig. 2. Zweimalige intercalare Theilung. 3. Mai.

Fig. 3. Dreimalige intercalare Theilung. 13. Mai.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Viermalige intercalare Theilung. 19. Mai.

Fig. 2. Fünfmalige intercalare Theilung. 27. Mai.

Fig. 3. Vereinzelte dicke alte Wand, mitten im Cambium einer sehr alten, langsam in die Dicke wachsenden Kiefer.

Fig. 4. Eine durch die Nachbarreihe im Cambium auseinander gedrängte Zellreihe. Pinus silvestris.

Fig. 5. Wie Fig. 4. Pinus Strobus.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Sechsmalige intercalare Theilung. 6. Juni.

Fig. 2. Convergenz und Verschmelzung zweier Stabreihen. Pinus silvestris.

Fig. 3. Convergenz und Verschmelzung zwischen einem Stabe und der darunter liegenden radialen Wandreihe. Pinus silvestris.

Fig. 4. Grosse Verwachsungsstelle in der tiefer liegenden und partiellen Zwischenwand in der darüber befindlichen Zelle. Am Ende der letzteren ein Tüpfelrudiment. Thuja occidentalis

Fig. 5. Faltenbildung an dem Tracheïdenende. Pinus silv. (Radialschnitt.)

Fig. 6. Endständiges Tüpfelrudiment an einer partiellen Zwischenwand von Thuja occidentalis.

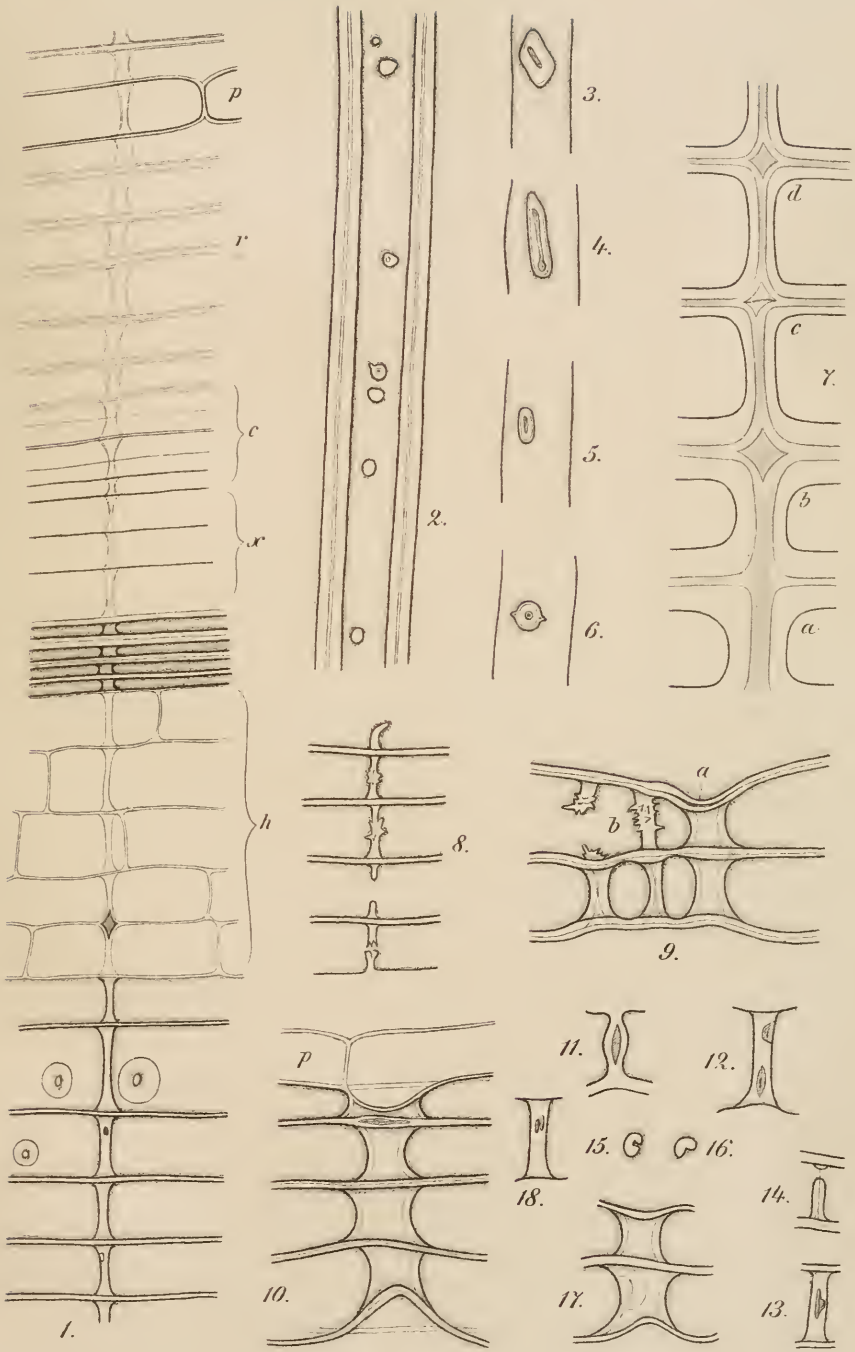
Fig. 7. Verwachsungsstelle mit Zwischenwand. Pinus Strobus.

Fig. 8. Faltenbildungen an den Enden durch Maceration isolirter Tracheïden.

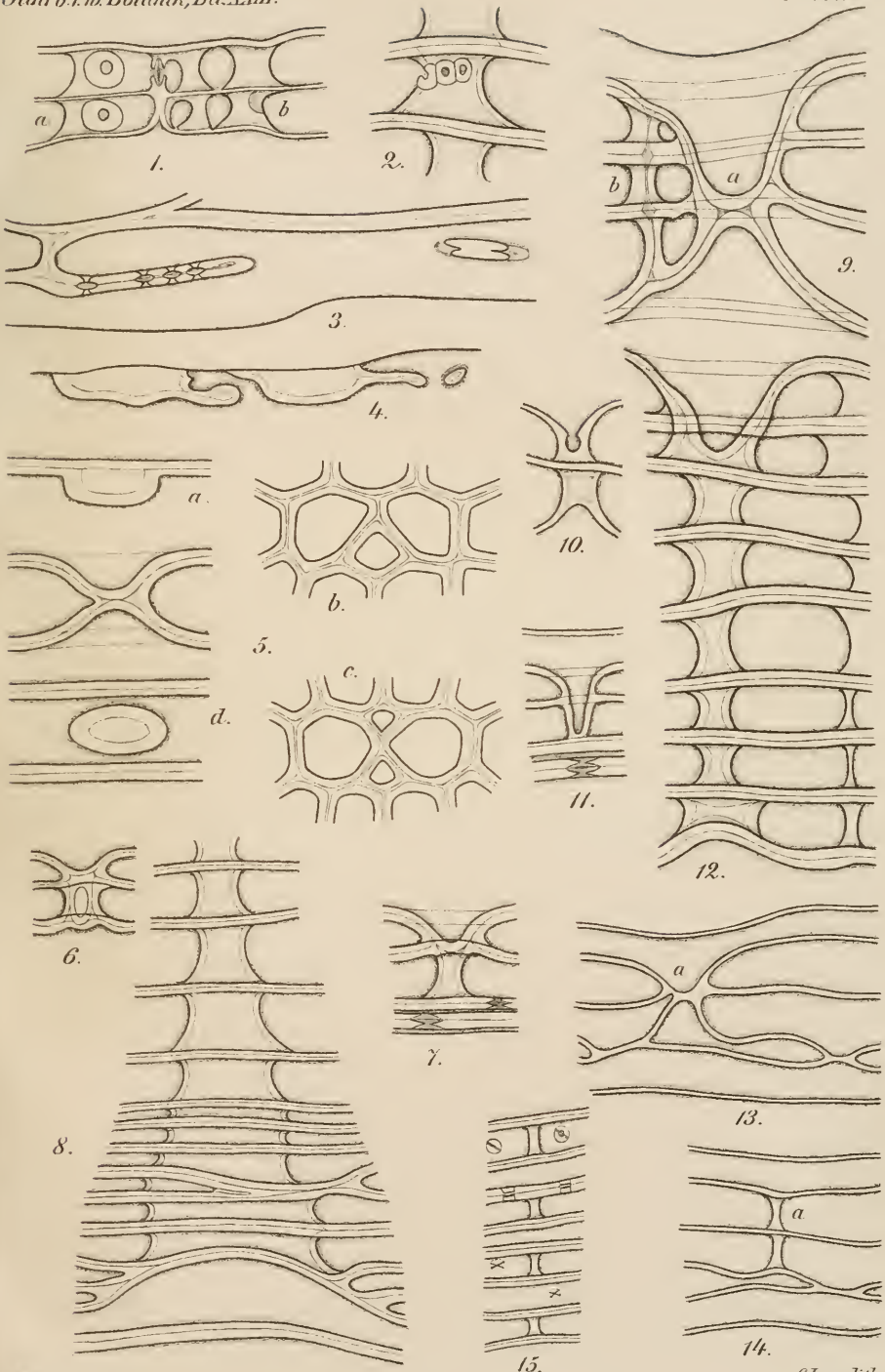
Fig. 9. Verwachsungsstelle mit Zwischenwand und endständigem Tüpfelrudiment von Thuja occidentalis.

Fig. 10. Partielle Zwischenwand mit Hohlraum. Abies pectinata.

Fig. 11. Faltenbildung in der ersten Frühlingstracheïde. Pinus Strobus.

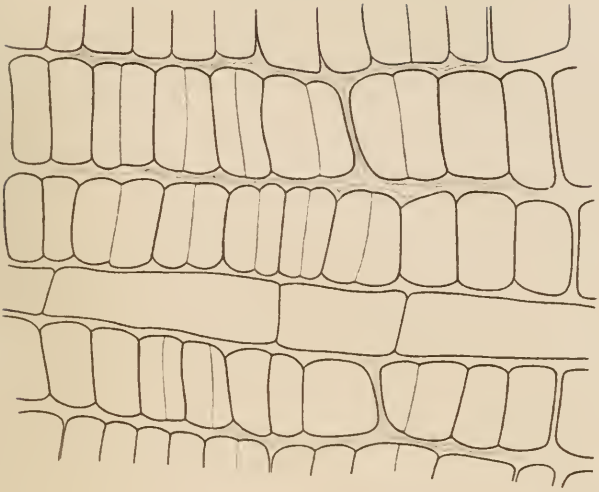


W. Raatz del. C. Lane lith.

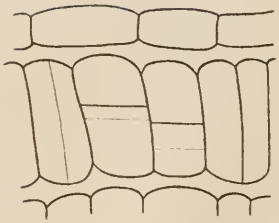


W. Raatz del. C. Lanelith.

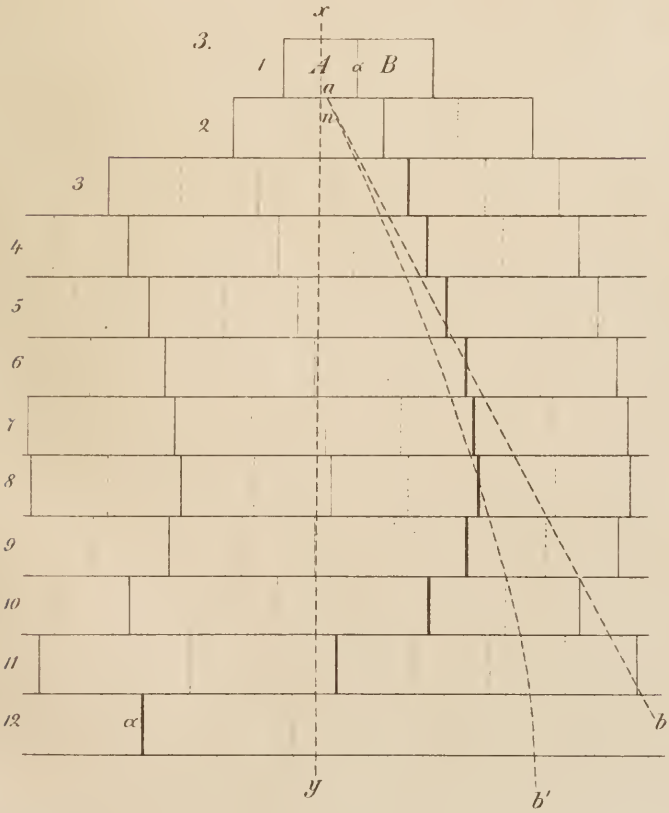
1.



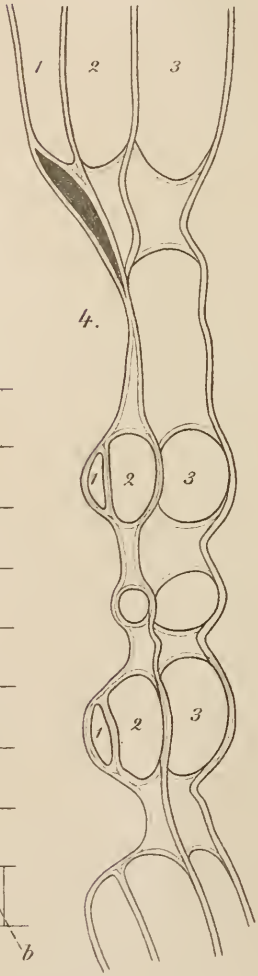
2.



3.

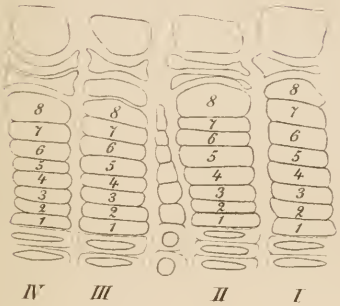


4.

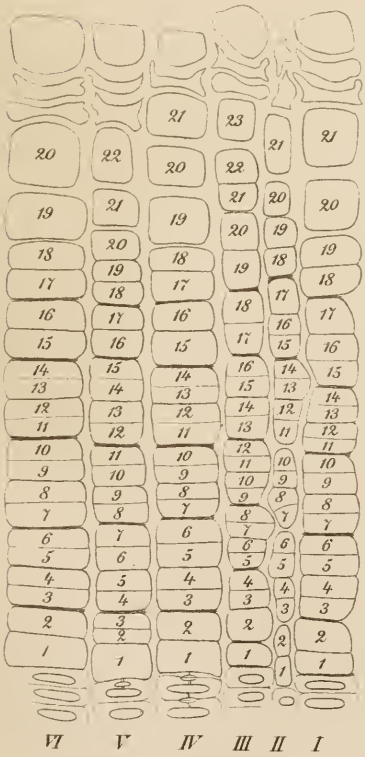


W. Raatz del. C. Laue lith.

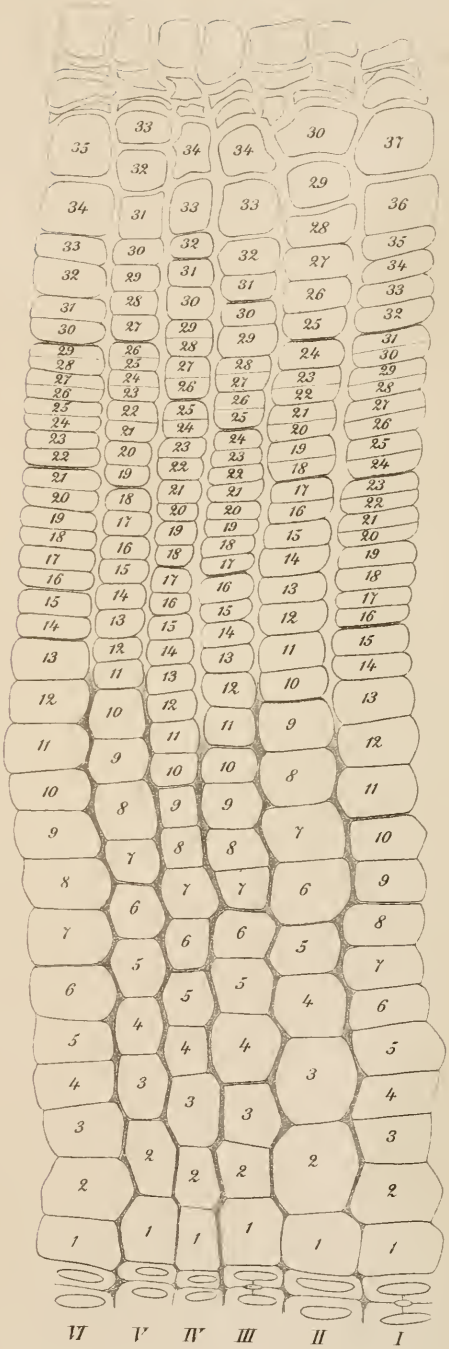
1.



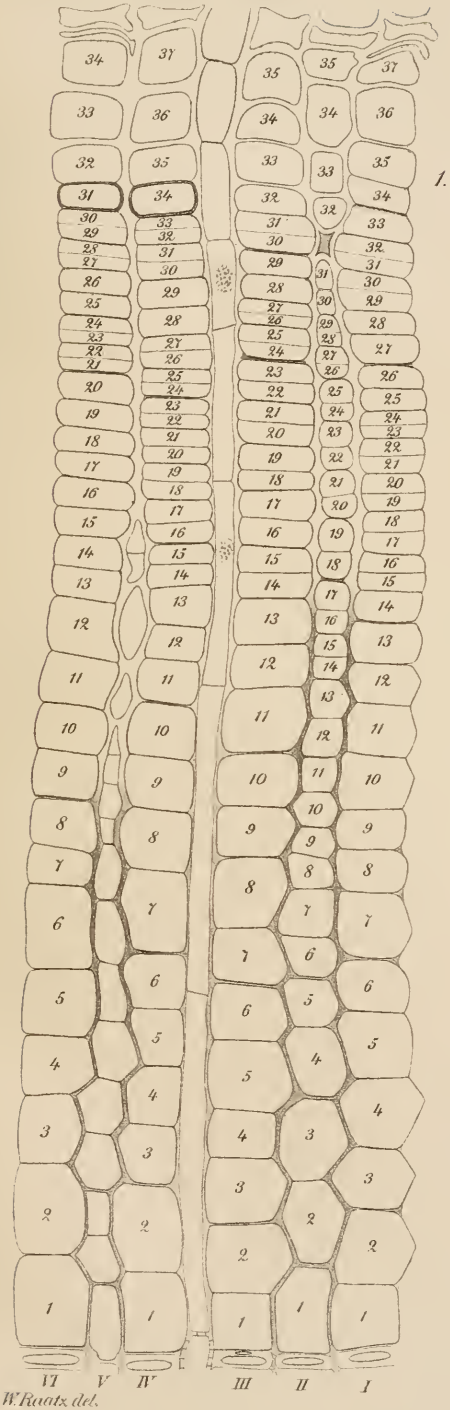
2.

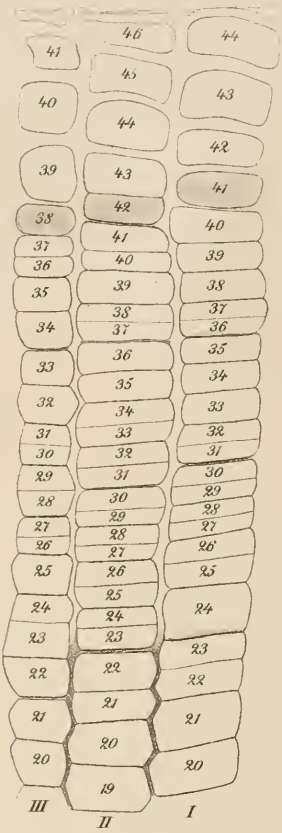


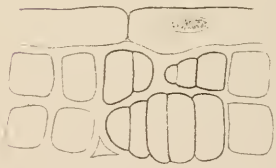
3.

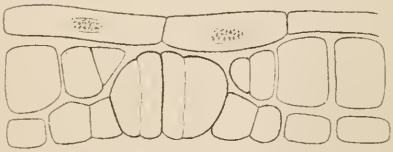


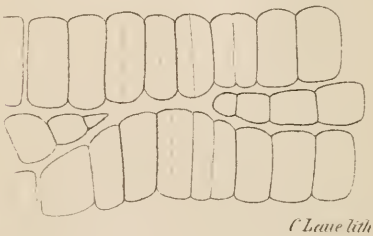
W. Raatz del. C. Lane lith.



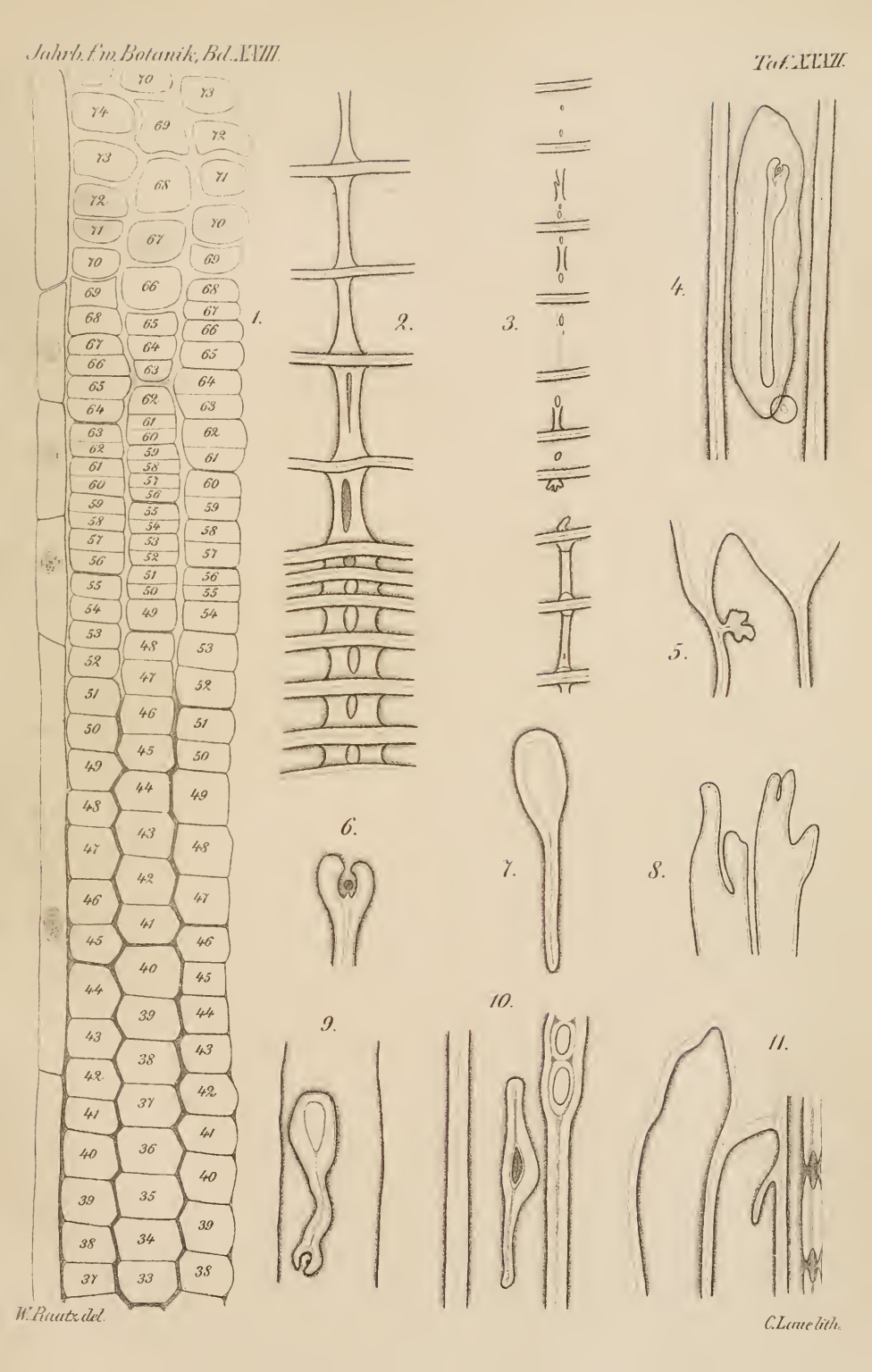








W. Ruatz del. C. Leuze lith.



W. Rautz del. C. Laue lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 23

Autor(en)/Author(s): Raatz Wilhelm

Artikel/Article: Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie. 567-636