

Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen.

Von

Fritz Neeff.

Mit 20 Abbildungen im Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die vorliegenden Mitteilungen schließen sich an meine 1914 erschienene Arbeit »Über Zellumlagerung« an. Ich zeigte dort, wie Kambiumzellen durch horizontale Querwände (»horizontal« ist auf die vertikal gedachte Längsachse der Zellen zu beziehen) in kurze Elemente zerfallen, wie dann diese Kambiumteilzellen die Fähigkeit haben, durch Längenwachstum weitgehende Richtungsänderungen bis zu völliger Umkehrung auszuführen, d. h. sich umzulagern. Die Kambiumteilzellen sind bestrebt, durch Spitzenwachstum an ihren Polen ihre normale Länge wieder zu erreichen. Auf Tangentialschnitten, die durch das Kambium während der Umlagerung geführt werden, läßt sich beobachten, daß benachbart liegende auswachsende Kambiumteilzellen verschiedene Längen besitzen, ein Umstand, der darin begründet ist, daß die einstigen Kambiummutterzellen durch verschieden zahlreiche Teilungen entweder in viele kleine, oder nur wenige, entsprechend größere Teilzellen zerfallen sind. Weiterhin konnte ich zeigen, daß früher benachbarte Kambiumzellen infolge des Zerfalls in Teilzellen und des darauf folgenden Längenwachstums dieser auseinander gedrängt werden dadurch, daß die auswachsenden Teilzellen sich zwischen einander schieben. So kommt es, während gleichzeitig nebenher Tangentialteilungen beim Dickenwachstum stattfinden, zur Erbreiterung der Kambiumfläche. Es sind dies Vorgänge, die sich der Hauptsache nach in der Kambiumzone vollziehen. Sie erfolgen nicht extrakambial wie beim gleitenden Wachstum der Jungholz- und Jungbastelemente, wenn diese sich z. B. als Holz- oder Bast-

fasern durch Längenwachstum mit ihren Spitzen zwischen einander keilen.

In jenen Untersuchungen verfolgte ich in erster Linie die Vorgänge im Kambium, sofern sie zu Richtungsänderungen der Zellen führen. In dieser vorliegenden Arbeit behandle ich ähnliche Erscheinungen im Kambium, wie sie schon beim normalen Dickenwachstum auftreten, ohne daß dabei aber ausgesprochene Richtungsänderungen der Zellen erfolgen. Es sind Erscheinungen, die bisher keine genügende Beachtung gefunden haben, die indessen von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum sind.

In normal wachsenden Stämmen und Wurzeln verschiedener Bäume beobachtete ich benachbart neben- und übereinander Kambiumzellen von normaler Länge und solche, die etwa nur halb so lang als jene sind. Zwischen diesen beiden Extremen fand ich Formen, die sämtliche Übergänge in allmählicher Reihenfolge von den kurzen zu den ausgewachsenen normal langen Elementen darstellen. Es boten sich mir also Bilder von Kambiumzellen, wie ich sie schon bei meinen früheren Untersuchungen im Kambium, das in Umlagerung begriffen ist, gefunden hatte. Wie mögen die merkwürdigen auffallenden Größendifferenzen der Kambiumzellen entstanden sein? Diese Frage führte zur Aufnahme eingehender anatomischer Untersuchungen. Zweierlei Möglichkeiten der Beantwortung legten sich mir nahe. Entweder können die kurzen Kambiumzellen im Wachstum zurückgebliebene Zellen sein, oder sie können durch horizontale Querteilungen aus Kambiumzellen von normaler Länge entstanden sein. Was nun den ersten Fall betrifft, so könnte man sich vorstellen, daß beim Dickenwachstum bei Gelegenheit von Tangentialteilungen die Tangentialwände die Kambiumzellen nicht genau in zwei gleiche Hälften halbieren würden. Erfolgt solche ungleiche Teilungen mehrmals nacheinander, so resultierten schließlich Initialen, die bedeutend kürzer wären als die einstigen normal langen Mutterinitialen. Bedenkt man aber, daß, abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit ungleicher Teilungen normaler Kambiumzellen, solche abnormen Teilungen sich öfters in derselben Richtung kumulieren müßten, d. h., daß gerade immer die nach einer Tangentialteilung

verbleibende kleinere Zelle die Initiale sein müßte, während die größere als Jungholz- bzw. Jungbastzelle abgegeben würde, — so erscheint die Annahme fortschreitender Größenabnahme einst normaler Kambiumzellen sehr unwahrscheinlich. Hingegen scheint die oben genannte zweite Möglichkeit viel näher liegend. Und in dieser Anschauung wurde ich bestärkt durch die mikroskopischen Bilder, die an die Vorgänge der horizontalen Zellteilung erinnern, wie sie der Umlagerung der Kambiumzellen vorausgehen. Freilich erhebt sich die Frage, ob die beiden im Effekt übereinstimmenden Erscheinungen in denselben Ursachen begründet sein können. Entstehen doch bei der experimentell hervorgerufenen Zellumlagerung anormale Querteilungen der Kambiumzellen, hier aber bei ungestörtem, ganz normalem Dickenwachstum von Organen fehlen äußere Eingriffe durch das Experiment.

Die Annahme, daß es sich bei meinen Beobachtungen um horizontale Querteilungen im Kambium handelt, findet eine Bestärkung durch Untersuchungen von Klinken. Dieser konnte zeigen, daß bei *Taxus* Kambiuminitialzellen sich quer teilen, worauf die entstandenen Tochterinitialen mit ihren zugespitzten Enden durch gleitendes Wachstum tangential sich aneinander vorbeischieben. Auf diese Weise, und nicht durch Radialteilungen, die den Initialzellen von *Taxus* völlig fehlen, erfolgt eine Vermehrung der Radialreihen. Klinken hat seine Untersuchungen auf *Taxus* beschränkt. Trotzdem glaubt er für die Kambiumtätigkeit der Koniferen und Dikotylen zwei verschiedene Typen aufstellen zu können, den »Koniferentypus« und den »Dikotylientypus«. Er schreibt¹⁾: »Aus all diesem aber ergibt sich die merkwürdige Tatsache, daß die Querschnittsbilder dikotyler und gymnospermer Kambien bis ins einzelne übereinstimmen, genetisch jedoch eine ganz verschiedene Deutung zu erfahren haben. Diese vollkommene Gleichheit der Querschnittsbilder mag auch wohl den wesentlichsten Grund darstellen, weshalb man bis heute die Kambiumtätigkeit der Koniferen und Dikotylen für identisch hielt und zwischen Koniferentypus

¹⁾ Klinken, J., Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde. *Bibl. botan.* Heft 84. 1914. S. 26.

und Dikotylientypus nicht zu unterscheiden wußte.« Für neu einsetzende Forschungen erhebt sich nun die doppelte Frage: erstens, trifft die für *Taxus* beschriebene Kambiumtätigkeit für alle Gymnospermen zu, und zweitens, besteht in der Tat der von Klinken behauptete Unterschied zwischen dem Koniferen- und Dikotylientypus? Die erste Frage muß durch weitere Arbeiten erst noch entschieden werden. Die zweite Frage aber dürfte durch meine vorliegenden Untersuchungen entschieden sein und zwar, wie ich vorausschicken will, in negativem Sinne: es besteht kein prinzipieller Unterschied in der Kambiumtätigkeit zwischen einem Koniferen- und Dikotylientypus.

Um das Zustandekommen der Größenunterschiede gleichaltriger, nebeneinander liegender Kambiumzellen zu erforschen, konnten zwei Wege eingeschlagen werden. Entweder mußte versucht werden, ob Kernteilungsfiguren in Kambiumzellen sich finden, die einen sicheren Schluß auf die Möglichkeit des Vorkommens horizontaler Querteilungen zulassen. Dieser Weg wurde besonders wegen der technischen Schwierigkeiten, die sich beim Mikrotomieren des Holzes und des Kambiums ergaben, nach anfänglichen Versuchen wieder aufgegeben. Jedoch nicht nur diese technischen Schwierigkeiten ließen mich von dieser an sich sonst nahe liegenden Arbeitsmethode Abstand nehmen, sondern vor allem die einfache Überlegung, daß gegenüber den häufig vorkommenden tangentialen Teilungen relativ selten horizontale Querteilungen während des Dickenwachstums erfolgen, die zum Auftreten neuer Radialreihen Anlaß geben. Es müßte durch einen selten glücklichen Zufall eine Kambiumzelle gefunden werden, die gerade sich anschickt, eine horizontale Querwand anzulegen. Wäre jedoch die Querwand schon fertig ausgebildet und hätten sich die beiden Teilzellen gegeneinander abgegrenzt und zugespitzt, so würde man wohl zwei fertig ausgebildete kurze Kambiumzellen übereinander sehen, jedoch über die Art der Teilungsvorgänge selbst, die sich zuvor abgespielt haben, wären nur noch Vermutungen möglich. Um also zu einem gewissen Ergebnis zu gelangen, blieb der zwar mühsame, aber sichere Weg, zunächst durch Tangential-, Quer- und Radialschnitte durchs Kambium selber einander ergänzende

und dadurch schon erläuternde Bilder der verschiedenartigen Größen der Initialen sich zu verschaffen, und weiterhin an Hand von Serienschnitten durch Holz und Rinde die Abkömmlinge einer bestimmten Kambiumzelle zu verfolgen, die von letzterer im Lauf des Dickenwachstums nach der Holz- bzw. Rindenseite abgegeben worden sind. Dieses Verfahren hatte ich bei meinen früheren Untersuchungen mit Erfolg benutzt und auch Klinken hat mit Hilfe dieser Methode seine schönen Ergebnisse erzielt.

Ist es aber überhaupt möglich, den Verlauf einer Radialreihe von Holz- und Rindenzellen auf Tangentialserienschnitten zu verfolgen? Während bei den Koniferen die Produkte der einzelnen Initialen in Radialreihen angeordnet sind und jede Radialreihe, sofern sie das Kambium noch erreicht, (was nicht immer der Fall sein muß), von einer einzigen Initialzelle abzuleiten ist, liegen diese Verhältnisse bei den Dikotylen ganz anders. Mit dem Auftreten der verschiedenartigen Holz- bzw. Rindenelemente, vor allem der Gefäße und Siebröhren, Holz- und Bastfasern, die voneinander völlig verschiedenen Durchmesser besitzen, wird die radiale Anordnung der Elemente gestört. Denn die Elemente reichen, wenn sie einen größeren Durchmesser als ihre Kambiummutterzelle besitzen (z. B. Gefäße und Siebröhren), über ihre Radialreihe hinaus und drängen sich dabei durch gleitendes Weitenwachstum zwischen Zellen benachbarter Radialreihen. Ist ihr Durchmesser aber kleiner wie der ihrer Kambiummutterzelle, so verursachen sie eine Verschmälerung ihrer Radialreihe und zwängen sich, wenn sie, wie z. B. Holz- und Bastfasern, ausgedehntes extrakambiales Längenwachstum besitzen, als schmale lange Fasern zwischen tangential nebeneinander liegende Nachbarzellen ein. Solche Störungen können so weit gehen, daß jede Radialanordnung der Elemente völlig verwischt erscheint. Nicht nur auf Querschnitten, sondern vor allem und fast noch mehr auf den für unsere Untersuchungen wichtigen Tangentialserienschnitten lassen sich infolge davon die Abkömmlinge bestimmter Initialen nicht mit Sicherheit auffinden. Mannigfache Versuche mit verschiedenen dikotylen Hölzern führten aus diesen Gründen zu negativen Ergebnissen. Es ließ sich allerdings in einzelnen Fällen der Weg, den eine bestimmte Kambiumzelle bei der Holz- bzw. Rindenbildung einst zurück-

gelegt hatte, eine kleine Strecke weit durch die Serie von Tangentialschnitten hindurch verfolgen. Aber sobald weite Gefäße und enge Fasern auftraten, hörte die Bestimmungsmöglichkeit auf. Zudem ist es praktisch fast unmöglich, Serienschritte so herzustellen, daß lange Faserelemente in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen sind, zumal sie sich meist nicht in einer Tangentialebene erstrecken, sondern vielfach in radialer Richtung mit ihren Spitzen zwischen Nachbarzellen ausbiegen. So erhält man auf Tangentialschnitten angeschnittene Faserelemente oder abgeschnittene Faserenden, über deren Zugehörigkeit sich nichts ausmachen läßt.

Nach langem Suchen und Probieren fand ich in dem Holz der Wurzel der Linde, *Tilia tomentosa*, ein wirklich geeignetes Untersuchungsmaterial. Es lassen sich nämlich im Holz die Zellen, besonders auch solche, die einzeln oder zu wenigen zwischen zwei Markstrahlen »eingeschlossen« sind, auf weiter

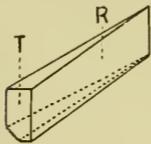


Abb. 1. Keilförmiges Holzstück, aus dem Holz der Wurzel von *Tilia tom.* zur Herstellung der Serien von Tangentialschnitten präpariert. Links unten abgegründete Kante. R = Radialfläche, T = Tangentialfläche.

Strecke in radialer Richtung hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Kambiumzelle, eben ihrer Mutterzelle, verfolgen. Die Zusammensetzung des Holzkörpers der Lindenwurzel ist bekannt: Gefäße, Tracheiden, Holzfasern, Holzparenchym und Markstrahlen. Infolge seiner Weichheit bietet das Holz der Lindenwurzel große technische Vorteile für die Bearbeitung mit dem Messer. Sämtliche Serienschritte stellte ich aus freier Hand her. Es gehört dazu allerdings viel Übung und einiges Geschick, daß aus der notwendig kontinuierlich erforderlichen Serie keine Schnitte als unbrauchbar ausfallen. Denn nur ununterbrochen durchgehende Serien können die Gewähr geben für die richtige Deutung der Entwicklung der Zellen im Laufe des Dickenwachstums.

Die zum Schneiden präparierten auf dem Querschnitt keilförmigen Holzstückchen hatten in Tangentialansicht die Form eines Rechtecks von etwa 1 mm Breite und 5 mm Höhe. In der Radialrichtung waren sie 1 bis 1,5 cm lang. Entsprechend der

Keilform des Querschnitts waren sie gegen die Rinde zu breiter, gegen das Innere des Holzkörpers zu verschmälerten sie sich dem radialen Bau dabei folgend. Vgl. Abb. 1. Um auf den Serienschnitten sich rasch zurecht zu finden, wurde eine der radialen Kanten abgeschrägt, so daß jeder Tangentialschnitt nun die Form eines an einer Ecke abgeschrägten Rechteckes hatte. So war es nicht schwer, sich bei der Durchsicht der Serienschnitte über deren obere bzw. untere, rechte bzw. linke Seite zu orientieren. Mein Bestreben war es natürlich, die Handschnitte so dünn als möglich herzustellen, um entscheidende Entwicklungsstadien auffinden zu können.

Die Kambiumzellen der Wurzel von *Tilia* sind von langgestreckter, tangential erbreiterter, an beiden Enden zugespitzter Form, tafelförmig, da sie radial schmal sind. Abb. 2 zeigt einen Tangentialschnitt durch das Kambium. An den Enden spitzen sich die Zellen meist meiselförmig zu. Doch kommen auch andere Formen vor, besonders an Stellen, wo eine Kambiumzelle über oder unter einem Markstrahl »steht«. Solche Zellen platten sich gegen den Markstrahl hin ab. Was uns aber an der Abb. 2 am meisten interessiert, ist das Auftreten kurzer Kambiumzellen zwischen solchen von normaler Länge. Der Schnitt zeigt neben der äußersten Zelle links zwei übereinander stehende kurze Kambiumzellen, a_1 und a_2 , die nur etwa zwei Drittel so lang als ihre Nachbarzellen sind. Auch diese letzteren zeigen ja kleine Längen-

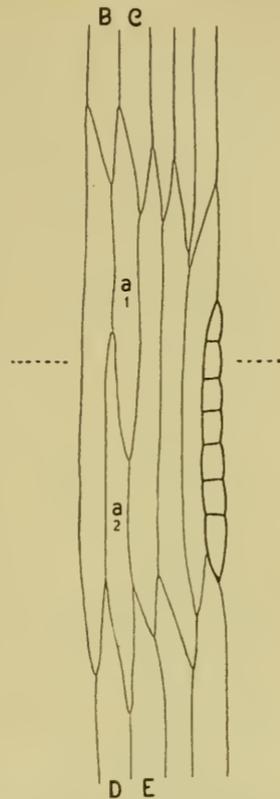


Abb. 2. *Tilia tomentosa*. Tangentialschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Zwischen Zellen von normaler Größe stehen zwei kurze Zellen a_1 und a_2 , die durch horizontale Querteilung einer Mutterinitiale entstanden sind, durch gleitendes Wachstum aneinander vorbeiwachsen und sich zwischen die Nachbarzellen über und unter ihnen, B-C und D-E, einzwängen. Über die Bedeutung der gestrichelten Linie siehe Text. Vergr. etwa 80mal.

unterschiede, die sich beim Vergleich mehrerer Schnitte erheblich vermehrt zeigen, so daß man, wie ich oben sagte, sämtliche Übergänge zwischen kurzen und langen Formen der Kambiumzellen finden kann. Besonders fällt an Abb. 2 auf, daß die beiden kurzen Zellen den »Etagenbau«, »Stockwerkbau« des Kambiums stören. Denn ihre einander zugekehrten Enden liegen etwa in der Höhe der Mitte der angrenzenden Kambiumzellen, also nicht in derselben Höhe wie die Enden der Nachbarzellen. Es fällt weiter auf, daß besonders die einander zugekehrten Enden solcher kurzer Zellen oft nicht wie sonst einseitig meiselförmig zugespitzt sind. Vielmehr sehen die Zellenden wie gleichmäßig sich zuspitzende Fortsätze aus, eine Erscheinung, die auf ein reges Spitzenwachstum der kurzen Zellen hinweist. Der Gesamteindruck der Abb. 2 ist der, als ob die beiden Zellen a_1 und a_2 durch horizontale Querteilung aus einer Kambiumzelle entstanden wären, die einst von annähernd gleicher Länge wie die angrenzenden Kambiumzellen gewesen sein muß. Eine direkte Beobachtung der Teilung ist nicht möglich, so bleibt nur die Methode der Vergleichung und Schlußfolgerung, eine Methode, die, richtig durchgeführt zu einer an absolute Sicherheit grenzende Wahrscheinlichkeit führt.

Wir können uns vorstellen, daß unmittelbar nach der Querteilung die beiden Kambiumteilzellen an ihren einander zugekehrten Enden sich zugespitzt haben, indem sie die anfänglich horizontale Trennungswand schräg aufrichteten und mit ihren Spitzen aneinander vorbeigewachsen sind. Wir hätten es also hier beim normalen Dickenwachstum mit Zellteilungs- und darauffolgenden Wachstumsvorgängen zu tun, wie sie auch bei experimentell hervorgerufenen Zellumlagerungen vorkommen. Und trotzdem es sich beim gewöhnlichen Dickenwachstum im Kambium um keine eigentlichen ausgesprochenen Richtungsänderungen der Zellen handelt, so können wir hier trotzdem von einem Grenzfall der Zellumlagerung reden: denn eine minimale Änderung der Wachstumsrichtung der horizontal geteilten Kambiumzellen muß ja eintreten, wenn die Horizontalwand sich schräg aufrichtet und die beiden kurzen Teilzellen sich also in schräger Richtung aneinander vorbeischieben.

Zur Ergänzung des Tangentialschnitts dient der Radial-

schnitt, wie ihn Abb. 3 wiedergibt. Rechts und links, d. h. außen und innen sieht man Jungholz- und Jungbastzellen, die äußerlich noch keine Differenzierung aufweisen. Die Mitte dieser jungen Elemente, also der Ort der Initialzelle, wird nun aber nicht von einer einzigen, sondern von zwei übereinander stehenden Zellen eingenommen. An Hand vieler Radialschnitte läßt sich durch fortgesetzte Vergleichung entscheiden, an welchem Ort die Initiale zu suchen ist. So auch im vorliegenden Fall. Wenn aber jene zwei übereinander stehenden kurzen Zellen die Initialzellen der Radialreihe sind, so erhebt sich sofort die Frage: wie ist es möglich, daß die von diesen Initialen nach außen und innen abgegebenen jüngsten Holz- und Rindenelemente eine ganz andere Stockwerkhöhe einnehmen als ihre zugehörige Initiale? Es müßte also geradezu die eine der Initialen sich von oben bzw. unten her eingeschoben haben. Aber damit wäre das Problem ihrer Herkunft im wahrsten Sinn des Wortes nur »verschoben«, aber nicht gelöst.

Unter normalen Umständen erwarten wir, daß auf einem Radialschnitt sämtliche radial zusammengehörigen Elemente der Kambiumzone selber ihre Zellenden ungefähr auf demselben Stockwerk stehen haben. Denn von einem ausgedehnten Spitzenwachstum, das den Stockwerkbau stören würde, ist bei den jüngsten, noch kambialen Zellen fast noch keine Rede. Der in Abb. 3 abgebildete Fall ist außerordentlich selten

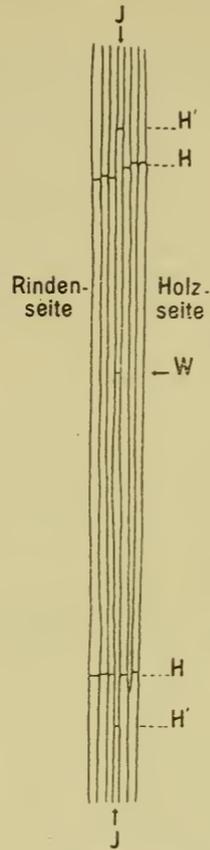


Abb. 3. *Tilia tomentosa*. Radialschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Zwischen den jüngsten Kambiumzellen, von denen je dreiauf der Holz- bzw. Rindenseite in der Stockwerkhöhe H-H stehend abgebildet sind, stehen in der Initialschicht I-I zwei kurze Initialen durch eine jüngst angelegte horizontale Querwand W geteilt in den Stockwerkhöhen H'W und WH' über- bzw. untereinander. Vergr. etwa 80mal.

so schön zu finden. Beim Vergleich von etwa 120 Schnitten gelang es mir nur dreimal, Initialzellen zu entdecken, die ganz allein für sich in einem anderen Stockwerk als ihre unmittelbar angrenzenden, radial zugehörigen Elemente stehen.

Die Erklärung solcher eigenartigen Verhältnisse, die zunächst einen ganz widersinnigen Eindruck machen, ist nur möglich, wenn wir annehmen, daß Initialzellen sich von Zeit zu Zeit auch durch horizontale Wände quer teilen, in Abb. 3 bei W, und daß die beiden resultierenden kurzen Initialen unmittelbar nachher durch Spitzenwachstum sich verlängern, um die normale Größe einer Initiale wieder zu erreichen. So und nur so kann die sonst unerklärliche Störung des Stockwerkbaues auf dem Radialschnitt, Abb. 3, verständlich erscheinen. Nun wird mit einem Male klar, wie die Initialzellen, um ein anschauliches Bild zu gebrauchen, um fast einen halben Stock tiefer, bzw. höher als ihre Nachbarzellen »gerutscht« sind. In Wirklichkeit dürfen wir sie ja gar nicht mehr als die Initialzellen für die benachbarten langen Elemente ansehen, sondern sie sind aus einer normal großen Initiale durch horizontale Querteilung entstanden, die den Ort der beiden bisher eingenommen und die Jungholz, bzw. Jungholzelemente nach außen und innen abgegeben hatte. In der Abb. 3 sind auf der Holz- und Rindenseite je drei Jungelemente gezeichnet. Diese in zwei kürzere Initialen zerfallene Mutterinitiale muß — diesen Schluß ziehen wir auch durch Vergleich mit der Abb. 2 — einst normale Länge besessen haben und daher auf dem gleichen Stockwerk wie ihre Abkömmlinge gestanden sein. Die Tochterinitialen hingegen haben durch Spitzenwachstum sich nach oben und unten etwas über, bzw. unter die Stockwerkhöhe HH verlängert bis $H'H'$.

Nachdem wir auf Tangential- und Radialschnitten diese eigenartigen Bilder studiert haben, vergleichen wir jetzt zur Ergänzung der gewonnenen Erfahrungen die Querschnittsbilder. Abb. 4 zeigt uns einen Fall, in dem wir allerdings wiederum nur indirekt auf Grund sorgfältiger Vergleiche des Durchmessers und der Wandstruktur der Zellen feststellen können, daß die mit i bezeichneten Zellen die Initialen sein werden. Während wir nun aber von den Initialen i ausgehend deren zugehörige Radialreihen nach dem Holz und der Rinde zu verfolgen können,

ist dies für die Initialen i_1 und i_2 nicht möglich. Die bisher geläufige Ansicht über das Auftreten der Radialwand zwischen den Initialen i_1 und i_2 durch Radialteilung einer Mutterinitiale, die früher den Ort von i_1 und i_2 eingenommen hat, muß nach den vorliegenden Untersuchungen aufgegeben werden. Noch neuerdings äußert sich Haberlandt im Anschluß an die bekannten zuerst von Nägeli angestellten Berechnungen: »Da wegen des konstanten Verhältnisses von Radius und Umfang bei gegebener Vergrößerung des ersteren das Maß des tangentialen Wachstums sich leicht berechnen läßt, so kann auf Grund bestimmter Messungen in jedem Einzelfalle durch

Rechnung ermittelt werden, nach wieviel Teilungen in einer Zellreihe des Verdickungsringes eine radiale Teilung eintritt¹.« Und Rothert schreibt in seinem Artikel über »Das Gewebe der Pflanzen«: »Dieser Breitenzunahme — des Kambiums — ist aber eine Grenze gesetzt; von Zeit zu Zeit teilt sich nämlich eine Kambiuminitiale durch eine radiale Wand in zwei Zellen, und jede von diesen produziert nun Zellen, die nur halb so breit sind wie die

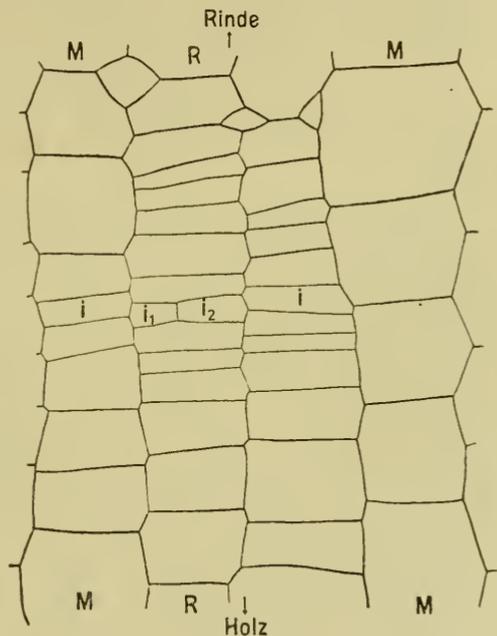


Abb. 4. *Tilia tomentosa*. Querschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. i = Initialzellen, M = Markstrahlen. Die Verdoppelung der Radialreihe $R-R$ wird in der Initialenschicht dadurch eingeleitet, daß nach einer vorhergehenden horizontalen Querteilung aus einer Mutterinitiale zwei Tochterinitialen i_1 und i_2 entstanden sind, deren horizontale Querwand sich schräg aufgerichtet hat und nun als Radialwand zwischen i_1 und i_2 erscheint. Vergr. etwa 340mal.

¹) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. 1918. S. 614.

unmittelbar vor der Radialteilung gebildeten. Solche Teilungen der Kambiumzellen treten einzeln an verschiedenen Stellen des Umkreises ein, und zwar in solcher Häufigkeit, daß die durchschnittliche Breite aller Kambiumzellen ungefähr die gleiche bleibt. Verfolgen wir im Querschnittsbild durch ein Holz mit nicht zu sehr gestörter Radialreihung eine Radialreihe von innen nach außen, so sehen wir sie allmählich an Breite zunehmen; hat sie ungefähr das Doppelte der ursprünglichen Breite erreicht, so zerfällt sie plötzlich in zwei schmalere Radialreihen, und mit diesen geschieht weiter nach außen wiederum dasselbe; so nimmt im Holz die Zahl der Radialreihen nach der Peripherie hin zu, proportional der Verlängerung des Radius. — Im Bast hingegen nimmt die Zahl der Radialreihen umgekehrt von außen nach innen zu¹.

Klein² schreibt über die Kambiumtätigkeit: »Der Verdickungsring rückt bei dieser Tätigkeit natürlich immer weiter nach außen, wodurch die Kambiumzellen in tangentialer Richtung gedehnt werden. Hat die Dehnung eine gewisse Größe erreicht, dann teilt sich die Initialzelle durch eine radiale Wand, so daß der Kambiumring, seiner Ausdehnung entsprechend, auch an Zellenzahl zunimmt.« Und Vöchting³ kommt in seinem letzten, schönen Werke an besonders wichtiger Stelle bei der Erklärung des Wachstums knollenförmiger Bildungen an verkehrt wachsenden Pflanzen auf die Vorgänge im Kambium beim Dickenwachstum zurück: »Der wichtigste Unterschied bestände darin, daß beim Dickenwachstum die tangentialen wie die radialen Teilungen auf der ganzen Mantelfläche des Zylinders nach der Nägelischen Regel gleichmäßig erfolgten, während sie im Ellipsoid von den Scheiteln aus nach dem Äquator mit wachsendem Radius zunähmen, vor allem die radialen Spaltungen ungleich häufiger aufträten.« Mit diesen bis heute noch allgemein angenommenen Erklärungsversuchen für die Erbreiterung des Kambiumringes während des Dicken-

¹) Rothert, W., Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1913. 4, 1260.

²) Klein, L., Forstbotanik 1913. Sond.-Abdr. aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 3. Aufl. S. 323.

³) Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1918. 2, 310.

wachstums stehen meine Beobachtungen im Widerspruch. Trotzdem Klinken schon einen entscheidenden Schritt mit seinen Untersuchungen bei *Taxus* durch die Deutung der plötzlich auftretenden Radialwände als aufgerichtete einstige Horizontalwände getan hat, können wir ihm bei seinen Schlußfolgerungen nicht folgen. Denn auch Klinken¹ behauptet noch immer, daß das Auftreten von Radialwänden bei den Dikotylen tatsächlich auf Radialteilungen beruhe. Unsere Beobachtungen bei *Tilia*, die als Typus für die Dikotylen gelten darf, ergaben, daß auch den Dikotylen Radialteilungen fehlen. Sie werden funktionell ersetzt durch horizontale Querteilungen.

Dementsprechend müssen wir Abb. 4 folgendermaßen verstehen: Zwischen den beiden Radialreihen links und rechts außen, die durch das Kambium ziehende Markstrahlen darstellen, sind zwei Radialreihen eingeschlossen, die nach außen bzw. innen in differenzierte Holz- und Rindenelemente übergehen. Während die rechte dieser Radialreihen ohne Störung durchs Kambium verläuft, tritt in der linken Reihe in der Initialschicht, und nur in dieser, eine Verdoppelung der Reihe ein. An Stelle der einen zu erwartenden normal breiten Initialen stehen zwei Initialen tangential nebeneinander, getrennt durch eine radial verlaufende Wand. Diese Radialwand — und darauf ist besonders zu achten — verläuft nicht median, sie halbiert also die linke und die rechte Zelle nicht genau in gleiche Hälften, wie es beim Zerfall der Initialzelle durch eine Radialteilung sein müßte. Vielmehr ist die linke der Initialen i_1 schmaler als die rechte i_2 . Diese verschiedene Breite läßt sich leicht verstehen, wenn wir den Querschnitt mit dem Tangentialschnitt vergleichen. Man denke sich in Abb. 2 in der Höhe der gestrichelten Linie einen Querschnitt durch die Kambiumzellen geführt. Auf diesem würden die Initialen folgendermaßen getroffen erscheinen: rechts zuerst eine Markstrahlzelle, dann 3 gewöhnliche Kambiumzellen, und nun entsprechend Abb. 4 zwei ungleich breite schmale Initialen, neben denen links wieder eine Zelle von gewöhnlicher Breite sich anschließt. Die Unterlassung solcher Vergleiche von Querschnitten mit Tangential- und Radialschnitten ist wohl die Ursache für die falsche

¹ a. a. O. S. 25.

Deutung der allein für sich betrachteten Querschnittsbilder. Wir verstehen aber die Abb. 4 erst mit Hilfe von Abb. 2 und 3, und zwar so, daß die linke schmale Initiale i_1 auf dem Tangentialschnitt betrachtet einem ziemlich schmalen auswachsenden Spitzenfortsatz, die rechte Initiale i_2 hingegen einem tangential schon stark erbreiterten Fortsatz je einer Tochterinitiale entspricht; beide Tochterinitialen leiten sich von derselben Mutterinitiale durch horizontale Querteilung und folgendes Längswachstum her.

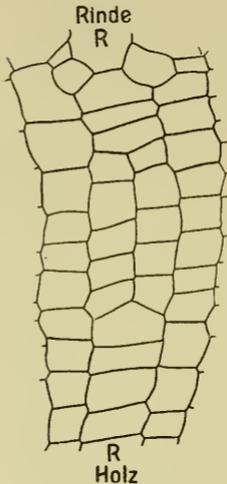


Abb. 5. *Tilia tomentosa*. Querschnitt durch das Kambium einer mehrjährigen Wurzel. Die Verdoppelung der Radialreihe R-R erstreckt sich schon auf fünf radial hintereinander liegende Zellen, die nach der horizontalen Querteilung und der Zellumlagerung von den Initialen durch Tangentialteilungen als jüngste Elemente nach der Holz- bzw. Rindenseite hin abgegeben worden sind. Vergr. etwa 180mal.

Es wäre verkehrt, erwarten zu wollen, daß derartige Ungleichheiten die Regel bildeten. Doch geben sie uns einen sehr wertvollen Wink für die Erklärung nicht nur dieser Ausnahmefälle, sondern vor allem auch der nicht so auffallenden gewohnten Verhältnisse. Abb. 5 gibt ein Beispiel dafür, wie die Vorgänge sich gestalten, wenn jene genannten Spitzenfortsätze sich gleichmäßig ausgebildet haben. Die mittlere breite Radialreihe zerfällt plötzlich in zwei einander annähernd gleich schmale Reihen. Wir haben anzunehmen, daß seit der Horizontalteilung der Mutterinitialzelle in kurze und durch Spitzenwachstum verschmälerte Tochterinitialen von diesen letzteren schon einige Elemente als Jungholz und Jungbast abgegeben worden sind. Dementsprechend erstreckt sich die Verdoppelung der mittleren Radialreihe schon auf 5 radial sich folgende Zellpaare. In Abb. 4 beginnt hingegen soeben die Verdoppelung in der Initialschicht. Von den Initialen und nur von diesen geht die Vermehrung der Radialreihen aus. Extrakambiale horizontale Querteilungen, sogenannte »Fächerungen«, z. B. im Holz- und Bastparenchym, haben für das Zu-

standekommen der Erbreiterung des Kambiums keine Bedeutung.

Nachdem wir bisher nur die Verhältnisse in der Kambiumzone selber beobachtet haben, ist es erforderlich, an Hand von Tangentialserienschnitten durch das Holz zu verfolgen, wie sich allmählich während des Dickenwachstums die Radialreihen im Holz ausgestaltet, vor allem vermehrt haben. Gibt doch gerade das Holz der Wurzel von *Tilia*, wie wenige andere dikotyle Hölzer, uns die Möglichkeit, die Abkömmlinge bestimmter Initialzellen mit voller Sicherheit durch aufeinanderfolgende Tangentialschnitte hindurch immer wieder aufzufinden. Es muß also möglich sein, wenn wir von innen nach außen Schnitt für Schnitt durchmustern, den Ort zu finden, wo mit einem Male eine Verdoppelung einer Radialreihe stattfindet. Die Markstrahlen geben dabei ein ausgezeichnetes Hilfsmittel für das Wiederauffinden der zusammengehörenden Abkömmlinge innerhalb einer Radialreihe. Sie dienen gleichsam als Wegweiser.

Auf Abb. 6 sehen wir die Zellen A und B zwischen zwei einreihigen Markstrahlen eingefast. Nachbarzellen rechts und links (in der Abb. nicht mitgezeichnet) können das Bild also nicht stören und daher zu Verwechslungen beim Vergleich mit den Zellen auf folgenden Schnitten keinen Anlaß geben. Die Zelle A hat sich einst beim Austritt aus dem Kambiumverband zu einer Holzfaser, B zu einer Holzparenchymzelle differenziert. Während dabei die letztere die Länge ihrer Initiale ziemlich beibehalten hat, hat sich die Holzfaser A bedeutend gestreckt und sich dabei zwischen ihre oben und unten angrenzenden Nachbarzellen durch extrakambiales gleitendes Wachstum eingeschoben. Abb. 7 gibt den unmittelbar auf Abb. 6 folgenden Serienschnitt wieder. Wiederum sieht man die beiden einreihigen Markstrahlen rechts und links. Zwischen ihnen liegen Holzparenchymzellen. Mit B ist wiederum eine Holzparenchymzelle bezeichnet, die von eben derselben Initiale abstammt wie die Zelle B in Abb. 6. Folgt sie doch genau an dem gleichen Ort wie jene Zelle, indem sie ebenfalls dem linken Markstrahl unmittelbar anliegt. An dem Ort aber, wo die radial nach außen auf die Zelle A (in Abb. 6) folgende Zelle sich finden müßte — indem sie sich als Abkömmling der

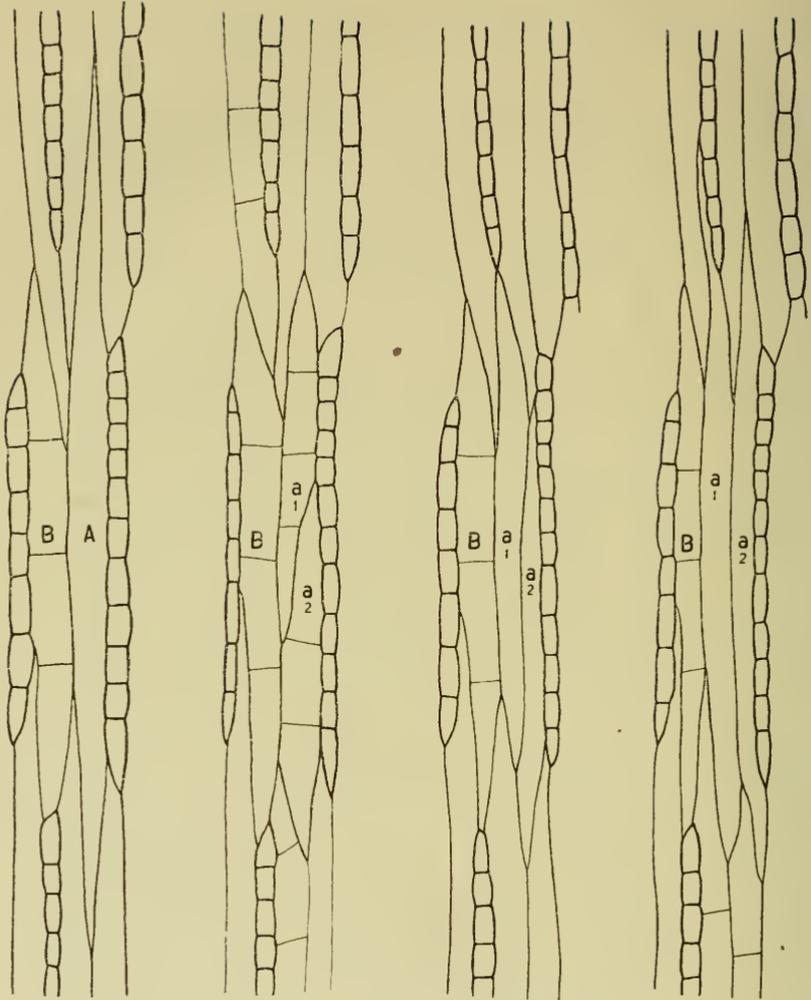


Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 6–9. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Die Entwicklung der Umlagerung. Das Holz ist von den Initialen in folgenden Zeitpunkten gebildet worden: Abb. 6 vor der Umlagerung; Abb. 7 nach der horizontalen Querteilung einer Mutterinitiale A in zwei Tochterinitialen a_1 und a_2 , die sich gegenseitig zugespitzt und dabei ihre horizontale Querwand schräg aufgerichtet haben; Abb. 8 nach weiterem Spitzenwachstum der Tochterinitialen; Abb. 9 nach völliger Umlagerung; Zelle a_1 liegt jetzt neben a_2 . Vergr. etwa 80mal.

gleichen Initiale ebenso wie Zelle A an den rechten Markstrahl angelegt hätte — stehen mit einem Male zwei überraschend kurze Holzparenchymzellen, a_1 und a_2 , übereinander. Beide zusammen haben ungefähr die durchschnittliche Länge einer normalen Kambiumzelle. Abb. 8 zeigt den folgenden Schnitt. Er unterscheidet sich vom vorhergehenden besonders dadurch, daß an dem Ort jener beiden kurzen Holzparenchymzellen a_1 und a_2 von Abb. 7 nunmehr zwei auffallend kurze schmale Holzfasern, wieder mit a_1 und a_2 bezeichnet, auftreten. In longitudinaler Richtung stehen sie noch etwas übereinander, ähnlich wie a_1 und a_2 in Abb. 7, jedoch haben sie sich tangential schon merklich nebeneinander geschoben.

Und schließlich auf Abb. 9 sieht man zwischen den beiden Markstrahlen links eine Holzparenchymzelle B, rechts zwei Holzfasern a_1 und a_2 , gegenüber normalen Fasern noch schmal und etwas gekürzt, jedoch im Vergleich zu den Holzfasern a_1 und a_2 in Abb. 8 an Länge bedeutend gewachsen. Sie stehen — und dies ist besonders interessant — nicht mehr übereinander, wie die ihnen entsprechenden Zellen a_1 und a_2 in Abb. 6 und 7, sondern in gleicher Stockwerkshöhe tangential nebeneinander.

Die Ausgestaltung des Holzteils beim Dickenwachstum wird im allgemeinen, was die Lage und Anzahl der Zellen betrifft, vom Kambium bestimmt. Wenn also im Kambium durch horizontale Querteilungen Lage und Zahl der Elemente geändert wird, so müssen sich derartige eingreifende Veränderungen sowohl im Holz wie in der Rinde bemerkbar machen; eben dadurch, daß nunmehr von den in ihrer Lage und Anzahl geänderten Initialen auch ihre Abkömmlinge beim Dickenwachstum in anderer Lage und Anzahl durch die normal verlaufenden Tangentialteilungen an das Holz und die Rinde abgegeben werden. Und deshalb kann aus dem Auftreten neuer Zellen in Holz und Rinde ein Schluß von ihnen auf die ihr Auftreten bedingenden Vorgänge im Kambium gezogen werden.

Inwiefern können die oben geschilderten Serienbilder aus dem Holzkörper unsere anfangs nur im Kambium selber gewonnenen Erfahrungen unterstützen? Zum besseren Verständnis der Serienschnitte aus dem Holz fügen wir hier eine aus sechs Tangentialschnitten durchs Kambium zusammengestellte Serie

von schematisch gezeichneten Bildern ein, Abb. 10a bis f, die als sechs aufeinanderfolgende Entwicklungszustände von Kambiumzellen aufzufassen sind. In Abb. 10a ist die Zelle A eine Initiale von normaler Größe, während in Abb. 10b eine derartige Initiale in zwei kurze Initialen durch horizontale Querteilung zerfallen ist. Diese verhalten sich nun wie selbständige Initialen, sie wachsen sofort nach der Teilung in die Länge,

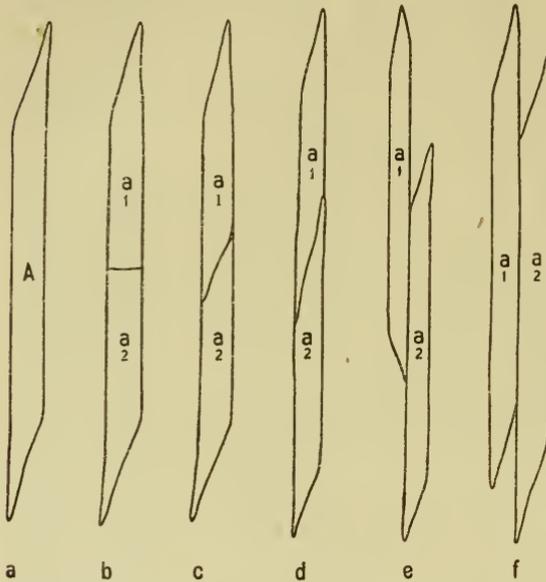


Abb. 10a—f. *Tilia tomentosa*. Zusammenstellung von Tangentialansichten sechs aufeinander folgender Entwicklungsstadien während der Umlagerung von Initialen aus einer mehrjährigen Wurzel. Schematisiert gezeichnet. Abb. 10a: Mutterinitiale von normaler Größe. Abb. 10b: Mutterinitiale durch horizontale Querwand in zwei Tochterinitialen a_1 und a_2 geteilt. Abb. 10c: Die horizontale Querwand hat sich schräg aufgerichtet. Abb. 10d: Die Tochterinitialen a_1 und a_2 haben lange Spitzenfortsätze gebildet und dabei sich verschmälert. Abb. 10e: Die Initialen haben auf größerer Strecke sich nebeneinander geschoben. Abb. 10f: Die Initialen stehen nach der Umlagerung in fast normaler Größe nebeneinander.

Vergr. etwa 80mal.

wodurch die anfangs

horizontal verlaufende Querwand sich schräg aufrichtet. Abb. 10c und d geben solche Entwicklungszustände wieder. Mit ihren einander zugekehrten Enden, die zu langen Fortsätzen ausgewachsen sind, schieben sich die kurzen Initialen a_1 und a_2 aneinander vorbei, wobei natürlich eine minimale Richtungs-

änderung aus der genau longitudinalen Lage in eine etwas schräge Stellung auftreten muß, was wir oben als einen Grenzfall von Zellumlagerung bezeichnet haben. Entsprechend der Verlängerung tritt Hand in Hand damit eine Verschmä-

lerung der Initialen ein. In Abb. 10e stehen die Initialen a_1 und a_2 schon in längerer Ausdehnung nebeneinander und schließlich in Abb. 10f sieht man zwei Initialen a_1 und a_2 zu beinahe normaler Länge und Breite wieder herangewachsen, auch annähernd in gleicher Höhe nebeneinander. Niemand würde beim Anblick nur dieser einen letzten Abbildung vermuten, daß die nebeneinander stehenden Initialen a_1 und a_2 von Initialen herzuleiten sind, die einst übereinander gestanden haben. Erst die entwicklungsgeschichtliche Methode läßt uns den Einblick in die Vorgänge der Zellumlagerung gewinnen. Diese Wachstumsbewegungen der Kambiumzellen erinnern an die Beobachtungen, die Jost¹ im Kambium am Astansatz gemacht hat und die ihn zu der Annahme geführt haben, daß die Kambiumzellen sich zwischeneinander schieben müssen, indem sie auf den Radialwänden gleiten.

Wir kehren zur Betrachtung der Serienbilder des Holzkörpers zurück und wenden die eben gewonnenen Ergebnisse dabei an. Abb. 7 ist nur so aus Abb. 6 abzuleiten, wenn man annimmt, daß die Initiale von A, nachdem sie diese letztere Zelle an das Holz durch eine Tangentialteilung abgegeben hatte, durch eine horizontale Querwand in zwei übereinander stehende kurze Initialen zerfallen ist. Diese müssen sofort nach der Teilung sich gegeneinander durch Spitzenwachstum verschoben haben, so daß nunmehr die einstige horizontale Trennungswand sich schräg aufgerichtet hatte. In diesem Entwicklungsstadium — das etwa dem in Abb. 10d wiedergegebenen entspricht — gaben die beiden Initialen durch Tangentialteilungen gefächerte Jungholzzellen (Holzparenchym) an den Holzkörper ab, wie sie in Abb. 7 mit a_1 und a_2 bezeichnet abgebildet sind. In einem weiter fortgeschrittenen Wachstumsstadium gaben die Initialen jene beiden Zellen, die sich zu kurzen Fasern, a_1 und a_2 in Abb. 8, entwickelt haben, an das Holz ab und in einem späteren Zeitpunkt die Zellen a_1 und a_2 in Abb. 9, die zu ziemlich langen Fasern herangewachsen sind. Wer die Abb. 6 mit Abb. 9 vergleicht, ohne die dazwischen liegenden Schnitte zu kennen, die gerade die entscheidenden Entwicklungsstadien

¹) Jost, L., Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901. S. 8.

enthalten, würde freilich wohl in der bisher üblichen Anschauung bestärkt werden, daß infolge einer Radialteilung der zu A in Abb. 6 gehörenden Initiale diese in zwei nebeneinander stehende schmale Initialen zerfallen wäre, eben jene, die dann die Fasern a_1 und a_2 in Abb. 9 an das Holz abgegeben hätten. So naheliegend diese bisherige Deutung des Auftretens der Radialwände ist, so muß sie aufgegeben werden, damit für das Entstehen der bisher nicht weiter beobachteten kurzen, übereinander stehenden Initialen und ihrer Abkömmlinge in Holz und Rinde eine Erklärung gefunden werden kann, die umfassender auch diesen neuen Beobachtungen gerecht zu werden vermag. Diese neue Erklärung haben wir oben gegeben.

Merkwürdig ist bei diesen Vorgängen, wie sich durch die horizontalen Querteilungen die Zellen zuerst in verschiedenen Stockwerken übereinander gruppieren, um dann nach und nach wieder in eine mit ihren tangential benachbarten Zellen gleiche Stockwerkhöhe zurückzukehren, der sie früher selber angehört hatten. Wir halten diese Wachstumsweise für einen regulatorisch gelenkten Vorgang. Eine kausale Erklärung dafür könnte man außer in inneren, uns noch unbekanntem Ursachen auch in mechanischen Bedingungen suchen. Ich denke dabei an die mit den Raumverhältnissen aufs engste zusammenhängenden Druckwirkungen der Kambiumzellen gegeneinander. Müssen doch die kurzen Initialen, wenn sie nach dem Zerfall ihrer Mutterinitiale durch Spitzenwachstum sich strecken (in Abb. 2 die Zellen a_1 und a_2), einen erheblichen Turgordruck ihrerseits erreichen, um den Turgordruck der Nachbarzellen (in Abb. 2 z. B. B und C, D und E) in den Stockwerken unter und über ihnen zu überwinden und auf diese Weise zwischen diese sich einzwängen zu können. Es ist dabei aber zu berücksichtigen, daß einem solchen einkeilenden Wachstum dann wohl keine so großen Widerstände von den zusammenhängenden Nachbarzellen (etwa D und E in Abb. 2) geleistet werden, wenn letztere nur noch ein geringes Ausdehnungsbestreben in tangentialer Richtung besitzen, d. h. also ihre normale Breite erreicht haben. Denn nunmehr müßte im Gegenteil bei weiterem Dickenwachstum, also bei Zunahme der Peripherie, in tangentialer Richtung eine »Lockerung« dieser Initialen eintreten; diese wird aber sofort

kompensiert eben durch das Vordringen der Spitzenfortsätze kurzer Initialen zwischen alte ausgewachsene Initialen. Mit diesen Raumbedingungen hängt offenbar auch die tangentielle Verschmälerung der heranwachsenden kurzen Initialen zusammen, die sich erst allmählich wieder zu normaler Breite ausdehnen.

Weitere Untersuchungen müssen lehren, wie der »Stockwerkbau« sich mit der geschilderten Kambiumtätigkeit, die wir als eine Zellumlagerung ansehen können (vgl. oben), in Einklang bringen läßt. Es wäre zu prüfen, ob verschiedene Typen sich unterscheiden lassen: solche, bei denen die Umlagerung der Initialen zu keiner dauernden Störung des Stockwerkbau führt, und solche, bei denen ein Stockwerkbau durch die Umlagerungen der Initialen gar nicht zustande kommen kann. Denn beim ersten Anblick will es scheinen, als ob Stockwerkbau und Zellumlagerung zwei antagonistische Erscheinungen seien.

Bisher schilderten wir nur, wie als Einzelfälle die Umlagerungen der Elemente auftreten. Verfolgt man aber tangentielle Serienschritte in Holz (bzw. Rinde) auf weiter Strecke, so findet man, daß ganz dieselben Vorgänge: Zerfall und darauf folgende Umlagerung der Elemente sich periodisch wiederholen. Es handelt sich also um gesetzmäßige Erscheinungen, die für das Dickenwachstum grundlegend sind und einen wesentlichen Teil der Kambiumtätigkeit ausmachen. Die in den Abb. 11—19 wiedergegebenen 9 Tangentialschnitte entstammen einer Serie von 80 Schnitten. Die entscheidenden Übergangsstadien wählte ich aus und ließ die für die Zellumlagerung als solche nicht in Betracht kommenden Schnitte außer Betracht. Es sind also die Abkömmlinge einer einzigen bestimmten Initiale dargestellt, wie sie jedesmal nach einer periodisch wiederkehrenden Initialenumlagerung vom Kambium an das Holz abgegeben worden sind. Nur dadurch war es aber überhaupt möglich, die Holzelemente als Abkömmlinge einer ganz bestimmten Initiale zu identifizieren, weil diese letztere im Lauf ihrer Entwicklung sich zwischen zwei Markstrahlen so eingeschoben hatte, daß sie als einzige gestreckte Zelle rechts und links unmittelbar von den benachbarten Markstrahlzellen begrenzt und gewissermaßen eingeschlossen war. Diese Serienbilder lassen uns wie in einer Geschichte den Ursprung und Verlauf einstiger Vorgänge im

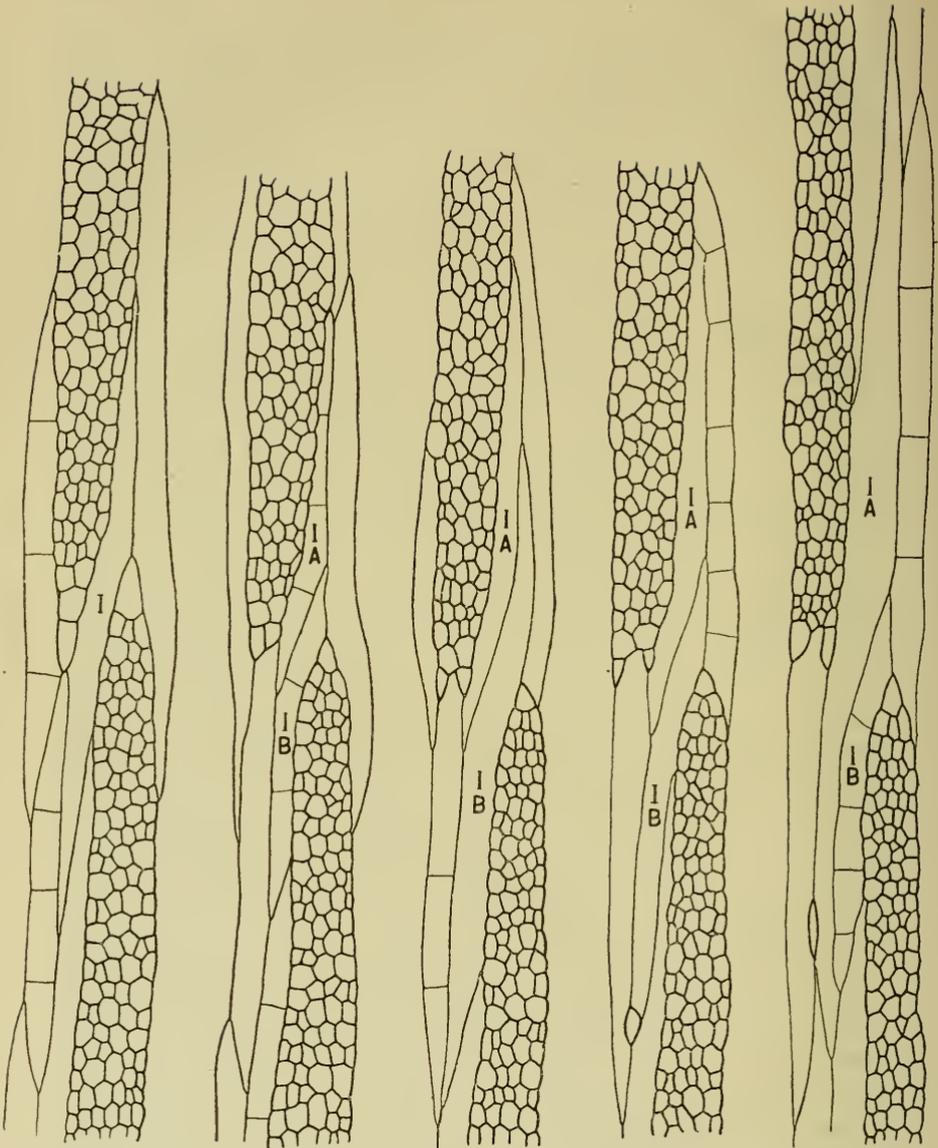


Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 11—15. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Periodisch wiederkehrende Umlagerungen, ausgehend von einer einzigen Initiale. Die Zahlen und Buchstaben bedeuten die Abstammungsfolge der Zellen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 80mal.

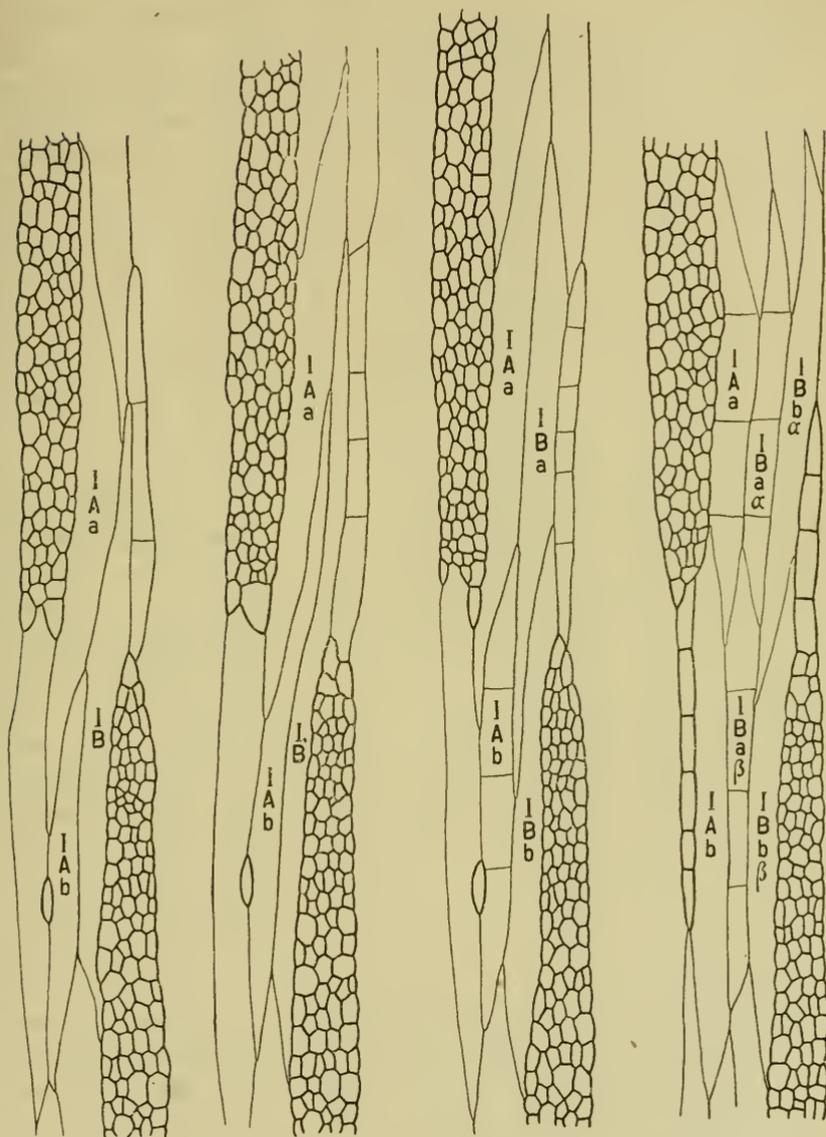


Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 19.

Abb. 16—19. *Tilia tomentosa*. Serie von Tangentialschnitten durch das Holz einer mehrjährigen Wurzel. Periodisch wiederkehrende Umlagerungen, ausgehend von einer einzigen Initiale. Die Zahlen und Buchstaben bedeuten die Abstammungsfolge der Zellen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 80mal.

Kambium lesen, die in den Holzschichten, um mit Berthold zu reden, »dokumentarisch niedergelegt« sind.

Abb. 11 zeigt die Zelle I (als Holzfaser entwickelt) zwischen den beiden Markstrahlen als einziges langgestrecktes Element. In Abb. 12 ist sie in zwei kurze Zellen IA und IB (gefächertes Holzparenchym) zerfallen. Abb. 13 gibt ein Stadium wieder, in dem die Zellen IA und IB (Holzfasern) durch Längenwachstum sich wieder merklich gestreckt haben. In Abb. 14 hat sich am unteren Ende der Zelle IB durch eine horizontale Querwand die Zellspitze abgeschnürt¹ und tritt von jetzt ab als selbständige einzelne Markstrahlzelle auf. Die Zelle IA (Holzfaser) erscheint in Abb. 15 schon beinahe auf das Doppelte ihrer Länge herangewachsen, während die Zelle IB, als Holzparenchymzelle ausgebildet, etwa die Durchschnittslänge einer normalen Kambiumzelle besitzt. Abb. 16 zeigt, wie durch Zerfall der großen Zelle IA diese in zwei kürzeren Elementen nun auftritt als IAa und IAb (Holzfasern), die ihrerseits wieder auswachsen. Denselben Vorgang finden wir in Abb. 17 und 18 bei der inzwischen ebenfalls ausgewachsenen Zelle IB eintreten, die in die Zellen (Holzfasern) IBa und IBb, Abb. 18, zerfällt. Und schließlich auf dem letzten Schnitt, Abb. 19, ist die Zelle IBa in die übereinander stehenden Zellen IBaa und IBa β (Holzparenchym) und die Zelle IBb in die übereinander stehenden Zellen IBba und IBb β (Holzfasern) zerfallen. Sechs Elemente nehmen nunmehr den einstigen Platz ihrer Mutterzelle als deren Abkömmlinge ein. Der Zunahme der Elemente entsprechend hat sich der Raum, die Lücke zwischen den beiden Markstrahlen, erbreitert. Diese Erbreiterung ist Hand in Hand mit dem Dickenwachstum gegangen, wie ja Radius und Umfang nur in konstanter Wechselbeziehung zunehmen können. Weiterhin aber fällt wiederum auf, wie die Stockwerksverhältnisse sich einschneidend geändert haben. An Stelle des einen Stockwerks, in dem die Zelle I (Abb. 11) steht, sind zwei Stockwerke mit Zellen übereinander (Abb. 19) entstanden.

¹) Das Auftreten ungleicher Zellteilungen im Kambium beim Entstehen »kleiner Markstrahlen«, auf die schon Klinken (a. a. O.) hingewiesen hat, ist eine merkwürdige Erscheinung, die mit besonderer Berücksichtigung der Kernlagen und Kernteilungsfiguren zu untersuchen wäre.

Ich habe mich auf das eingehende Studium der Serienschritte des Holzkörpers beschränkt.

Serienschritte durch die Rinde, die ich ebenfalls untersucht habe, führten zu analogen Ergebnissen, was das Prinzip der Zellumlagerung betrifft. Jedoch sind die Rindenschnitte infolge der in der Rinde gestörten Radialanordnung der Elemente durch das Auftreten der langgestreckten Bastfasern nicht geeignet, um eindeutige Bilder für die Erklärung der Kambiumtätigkeit zu erhalten. Und weiterhin ist zu bedenken, daß schon die Untersuchungen im Holzkörper eine sehr mühsame und zeitraubende Arbeit bedeuten, eine Arbeit, von der nur ein kleiner Bruchteil in den wiedergegebenen Abbildungen enthalten ist.

Es könnte die Frage aufgeworfen werden, warum ich mich auf die Untersuchung des Holzes gerade der Wurzel der Linde beschränkt habe, und nicht auch die Verhältnisse im Stamm

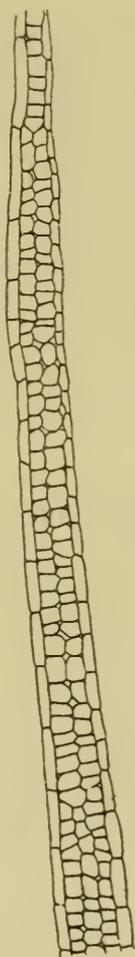


Abb. 20. *Tilia platyphyllos*. Sektor aus einem Querschnitt durch das Holz des Stammes, rechts und links eingefasst von einreihigen sekundären Markstrahlen. Zwischen diesen zieht sich von innen nach außen folgend zuerst nur eine einzige Radialreihe, diese verdoppelt sich und noch weiter außen verdoppelt sich von den entstandenen zwei Reihen die linke Reihe, so daß an Stelle der ursprünglichen einen nunmehr drei Radialreihen nebeneinander verlaufen. Erklärung im Text. Vergr. etwa 60mal.

ebenso studiert habe. Nach dem eben Ausgeführten und zu Eingang der Arbeit Erwähnten dürfte dies zu verstehen sein. Hätte es doch die Wiederholung der ganzen Arbeit bedeutet, eine Wiederholung, die ich auch aus dem Grunde zu unterlassen mich berechtigt gefühlt habe, weil gerade das Holz der Wurzel und des Stammes von *Tilia* in weitgehendem Maße anatomisch übereinstimmen. Trotzdem möge zum Schluß der Untersuchungen noch ein Querschnitt aus dem Stamm von *Tilia platyphyllos* abgebildet sein, auf dem die Vermehrung der Radialreihen in schönster Weise zu erkennen ist. Auf Abb. 20 sieht man einen sektorartigen Ausschnitt des Stammes im Querschnitt, rechts und links eingefast von einreihigen sekundären Markstrahlen. Zwischen diesen zieht sich von innen nach außen folgend zuerst nur eine einzige Radialreihe hin, von der acht Elemente abgebildet sind, dann verdoppelt sich die Reihe und auf längerer Strecke können wir zwei Reihen verfolgen, bis die linke von ihnen wiederum sich verdoppelt, so daß wir zuletzt drei Radialreihen nebeneinander finden, wodurch eine erhebliche Erbreiterung des Holzkörpers eingetreten ist, die sich auch an dem Auseinanderrücken der beiden Markstrahlen bemerkbar macht und den strahlenförmigen Bau des Holzkörpers auf dem Querschnitt hervorruft. Die Abb. 20 mag gleichzeitig als eine Ergänzung der Abb. 11—19 gelten, denn sie zeigen zusammen in schönster Übereinstimmung, wie aus einer einzigen Zelle, die zwischen zwei Markstrahlen eingeschlossen ist, im Lauf des Dickenwachstums drei Zellen tangential nebeneinander entstehen können: nicht durch Radialteilungen, sondern durch horizontale Querteilungen und nachfolgende Umlagerung der Kambiumzellen¹.

¹) Ich erwähne hier nur kurz, daß die Feststellung horizontaler Querteilungen der Kambiumzellen beim Dickenwachstum von entscheidender Bedeutung für die Erklärung des Zustandekommens von Längenänderungen, besonders der Längenzunahme des Kambiums, ist, wie sie bei aktiven geotropischen und anderen Krümmungen verfolgter Organe auch nach Beendigung ihres Längenwachstums auftreten. Ich werde a. a. O. auf diese schon von Frank, Goebel, Jost, Vöchting aufgeworfenen Fragen eingehen und sie auch im Zusammenhang mit dem Problem des »Drehwuchses« der Bäume weiter verfolgen. Denn die hierbei auftretenden anatomischen Erscheinungen hängen aufs engste mit der Umlagerung der Kambiumzellen zusammen und dürften in einer außergewöhnlichen Steigerung der Horizontalteilungen der Kambiumzellen ihre kausale Erklärung finden.

Zusammenfassung.

1. Die Initialen im Kambium der Wurzel von *Tilia tomentosa* können sich, wenn sie eine bestimmte Größe (Länge und Breite) erreicht haben, durch eine horizontale Querwand in zwei kurze übereinander stehende Zellen teilen, die ihrerseits den Initialencharakter ihrer Mutterzelle übernehmen. Diese kurzen Initialen strecken sich durch gleitendes Wachstum in die Länge. Haben sie die normale Durchschnittslänge erreicht, so können sie wiederum durch horizontale Querteilung in zwei kurze Initialen zerfallen, die aufs neue in die Länge aneinander vorbei wachsen. Diese Vorgänge wiederholen sich periodisch im Kambium und gehen als Parallelerscheinungen mit den Tangentialteilungen der Initialen vor sich.

2. Radialteilungen fehlen im Kambium der Wurzel von *Tilia*. Die Radialwände im Kambium, die eine Verdoppelung der Radialreihen in Holz und Rinde einleiten, rühren nicht von Radialteilungen, sondern von horizontalen Querteilungen der Initialen her: Die horizontalen Querwände richten sich durch das Spitzenwachstum der geteilten kurzen Initialen schräg auf und erscheinen nunmehr auf dem Querschnitt als Radialwände.

In Berücksichtigung der Übereinstimmungen des anatomischen Baues mehrjähriger Wurzeln und Zweige von *Tilia* können wir die in den Wurzeln gefundenen Verhältnisse auch auf den Stamm übertragen und für die Kambiumtätigkeit beider Organe gleiche Gesetze aufstellen.

3. Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen einem »Koniferentypus« und »Dikotylientypus«, wie ihn Klinken für die Kambiumtätigkeit annimmt. Vielmehr können wir aus den vorliegenden Ergebnissen den Schluß ziehen, daß die normale Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum sowohl der Koniferen, wahrscheinlich aber auch aller Gymnospermen, als auch der Dikotylen sich zusammensetzt einerseits aus Tangentialteilungen, die die radiale Zunahme der Elemente veranlassen, und andererseits aus Horizontalteilungen mit nachfolgendem gleitendem Spitzenwachstum der kurzen Initialen, wodurch die tangentiale Erbreiterung des Umfangs der Organe ermöglicht wird.

Frankfurt a. M. Senckenbergisches Botanisches Institut der Universität. Im November 1919.

Herrn Geh. Rat Prof. Dr. M. Möbius danke ich auch an dieser Stelle herzlich für seine große Güte und Freundlichkeit, mit der er mir nach Beendigung meiner Kriegsdienste die Wiederaufnahme der wissenschaftlichen botanischen Arbeit ermöglicht hat.

Literatur.

1. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. 1918.
2. Jost, L., Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg. 1901.
3. Klein, L., Forstbotanik, Sonderabdruck aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 3. Aufl. 1913.
4. Klinken, J., Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde. Bibl. botan. Heft 84. 1914.
5. Neeff, F., Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschr. f. Bot. 1914.
6. Rothert, W., Das Gewebe der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1913. 4.
7. Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II. 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Neeff Fritz

Artikel/Article: [Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. 225-252](#)