Ueber Wundholz.

Von Dr. Hugo de Vries.

Einleitung.

Seit einigen Jahren habe ich die Abweichungen, welche die normale Thätigkeit des Cambiums durch äussere Eingriffe erleidet, zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht. Ich hoffte auf diesem Wege wenigstens einiges Licht werfen zu können auf die Ursachen, welche die normalen Wachsthumsvorgänge des Cambiums beherrschen, und es schien mir, dass diese Ursachen wenigstens zum Theil der physiologischen Forschung zugänglich gemacht werden konnten.

Im Jahre 1868 wurde von Sachs [1]) die Vermuthung ausgesprochen, dass der Unterschied zwischen dem Frühlingsholz und dem Herbstholz auf dem veränderlichen Druck beruhe, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist bekanntlich im Sommer bedeutend grösser als im Frühjahr. Diese Vermuthung wurde von mir 1872 experimentell bestätigt. [2]) Später gelang es mir nachzuweisen, dass die Abhängigkeit der Herbstholzbildung von dem Rindendruck nur einen speciellen Fall einer allgemeinen Regel darstellt. Ich zeigte, dass zu jeder Jahreszeit nach künstlicher Druckverminderung die neuen Holzschichten weitzelliger und gefässreicher sind, während umgekehrt durch Druckerhöhung jedesmal die Entstehung von engzelligem, gefässarmen Holz veranlasst werden kann [3]). In jenen Versuchen wurde die Verminderung des Rindendruckes durch Längseinschnitte in die Rinde herbeigeführt; es lag nahe, nun auch den Einfluss anderer Verwundungen auf das Holzwachsthum zu untersuchen. Zumal quere Wunden waren zu studiren; ihre Folgen müssten doch voraussichtlich von denen der Längswunden am meisten abweichen. Bei diesem Studium ergab sich bald eine so erhebliche Abweichung des Wundholzes vom normalen Holzbau, dass es durchaus nothwendig erschien der physiologischen Erforschung der hier beobachteten Erscheinungen eine ausführliche anatomische Untersuchung der betreffenden Gewebspartien vorangehen zu lassen. Um so mehr war dies der Fall, als ein ausführliches Studium der

1) Sachs, Lehrb. d. Botanik, 1. Aufl. 1868, S. 409.

2) Flora 1872, p. 241; cf. Sachs, Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. 1874. p. 784.

3) Flora 1875, p. 97; die ausführlichere Beschreibung der dort nur vorläufig mitgetheilten Befunde erscheint dieser Tage in den Archives Néerlandaises, Tom. XI. 1876.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0004-5

Litteratur lehrte, dass die fraglichen Abweichungen bis jetzt zum Theil noch gar nicht, zum Theil nur fragmentarisch beobachtet, und wohl nie zum Gegenstand einer zusammenhängenden Untersuchung gemacht worden waren.

Die Resultate der erwähnten anatomischen Untersuchung über das um quere Wunden entstehende Wundholz übergebe ich in dem vorliegenden Aufsatz der Oeffentlichkeit. Die physiologische Verwerthung der mitgetheilten Thatsachen behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor, deren nächste Aufgabe ich am Schlusse klar zu legen versuchen werde. Die Verwundungen, deren Folgen hauptsächlich untersucht wurden, waren Ringwunden und einseitige, quere und schiefe Einschneidungen. Als Anhang dazu ist ferner die Holzbildung an abgelösten Rindenstreifen, und der Einfluss von oberflächlichen, das Cambium nicht erreichenden Wunden berücksichtigt worden.

Die botanische Literatur enthält eine lange Reihe von Aufsätzen über die Folgen von Verwundungen an Bäumen. Zum Theil behandeln diese nur die äussere Form der Ueberwallungswülste, und beschreiben die Vernarbungsvorgänge nur insofern, als sie sich mit dem unbewaffneten Auge wahrnehmen lassen. Die microscopischen Arbeiten auf diesem Gebiete behandeln hauptsächlich das Callusgewebe, und die Holzbildung in diesem. Sie führten zu der Kenntniss der Thatsache, dass der aus den Wundflächen hervorwachsende Callus anfänglich ein homogenes Gewebe darstellt, das sich später durch eine Korkschicht nach aussen abschliesst, und in welchem sich bald eine meristematische Schicht diffferenzirt, deren Zellen ungefähr eben so hoch als breit sind. Aus diesem Callusmeristem entsteht zunächst noch Callusgewebe, bald aber nach innen eine Zwischenform zwischen diesem und Holz, und nach aussen bastähnliches Gewebe. Später verwandelt sich das Callusmeristem in gewöhnliches Cambium, und sind seine Producte dementsprechend gewöhnliches Holz und Bast. Jene Zwischenformen können wir als Callusholz und Callusbast bezeichnen. Vieles Einzelne ist über sie bekannt, eine genaue Beschreibung ihres Baues und ihrer Entstehung fand ich in der mir zugänglichen Literatur nicht.

Auch in der Nähe der Wunde, aus dem benachbarten Cambium entsteht abnormales Holz. Auch dieses Wundholz war, zumal früher, oft Gegenstand der Untersuchung. Ihm sind nämlich die meisten der Beobachtungen entnommen, welche in dem bekannten Streit über die Knospenwurzeltheorie von Du-Petit-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0005-0

Thouars, sowohl von deren Vertheidigern als von ihren Gegnern als Beweise für ihre Ansichten angeführt wurden. Mehrere werthvolle Einzelheiten wurden dabei an's Licht gefördert; irgend welche Einsicht in den Bau der betreffenden Schichten aber nicht erreicht.

Da in meiner Abhandlung die Darstellung der Einzelheiten nicht der Zweck ist, sondern nur das Mittel um den gesetzmässigen Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen klar zu legen, erscheint es als von untergeordneter Wichtigkeit, was von dem hier mitgetheilten gelegentlich schon von Anderen gesehen ist. Aus diesem Grunde glaube ich eine ausführliche Besprechung der einschlägigen Literatur gänzlich unterlassen zu dürfen, und werde besser stellenweise einige der wichtigeren Beobachtungen anderer Forscher erwähnen.

Die abnormal gebauten Holzpartieen, welche aus echtem Cambium in der Nähe von queren Wunden entstehen, sind in der vorliegenden Untersuchung Hauptsache; das Callusholz hat nur in zweiter Linie Werth. Ich nenne sowohl jene als das Callusholz Wundholz, wie überhaupt *alles Holz, das in der Nähe einer Wunde entsteht, und vom normalen Holzbau der Species abweicht*, Wundholz zu nennen ist. Also ist auch das weitzellige gefässreiche Holz, das neben Längswunden entsteht als Wundholz zu betrachten. Dieses kommt in den folgenden Mittheilungen aber nur nebenbei in Betracht; es ist deshalb unter dem Ausdruck Wundholz, wenn er ohne weitere Zusätze benützt wird, hier stets speciell das Wundholz an queren (resp. schiefen) Wunden und das Callusholz zu verstehen.

Gegenüber dem regelmässigen Bau der normalen Holzschichten zeigt das in der Nähe von Querwunden gebildeteWundholz gewöhnlich auf dem ersten Blick eine so grosse Unregelmässigkeit dass es ohne sehr genaue Untersuchung und Vergleichung verschiedener Fälle nicht möglich scheint, eine Beziehung zwischen ihm und dem normalen Holz aufzufinden. Untersucht man aber eine grössere Reihe von Wundholzbildungen, so trifft man darunter gewöhnlich auch solche an, welche eine klare Einsicht gestatten; und mit deren Hülfe kann man dann leicht auch in den verwickelteren Fällen das Wichtige von dem Nebensächlichen unterscheiden.

In solchen klaren Fällen erkennt man nun, dass das Wundholz von dem auf seiner Innenseite angrenzenden, vor dem Verwunden schon dagewesenen normalen Holz vollkommen scharf und ohne Uebergang abgegrenzt ist. Ferner findet man, dass der

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0006-6

Bau des Wundholzes selbst keineswegs überall derselbe ist. Erstens zeigt schon seine innerste, zuerst gebildete Schicht in verschiedenen Entfernungen von der Wunde eine verschiedene Zusammensetzung; sie weicht vom normalen Holzbau um so mehr ab, je näher der Wunde man sie untersucht. Zweitens ist der Bau des Wundholzes auch in jeder einzelnen Horizontalschicht nicht constant, sondern in jeder Höhe sind die nach aussen aufeinanderfolgenden Schichten dem normalen Holz um so ähnlicher, je später sie nach dem Augenblick der Verwundung entstanden, je weiter sie also von der innersten Wundholzschichte entfernt sind. Nach Verlauf längerer oder kürzerer Zeit nach der Verwundung wird dann, zumal wenn die Wunde vollständig vernarbt war, auf der Aussenseite des Wundenholzes wieder normales Holz abgelagert; eine scharfe Grenze nach aussen besitzt das Wundholz also nicht.

Man kann sich dieses Verhältniss vielleicht am einfachsten durch folgende Betrachtung klar machen. Der Einfluss der Verwundung ist ein plötzlicher; er ist in der unmittelbaren Nähe der Wunde am grössten, und nimmt von da aus mit zunehmender Entfernung von der Wunde ab. Die einmal eingetretene Aenderung nimmt in den nachfolgenden Holzschichten nicht mehr zu, sondern stets ab; höchstens bleibt sie einige Zeit lang ungefähr constant. M. a. W., während und nach der Vernarbung der Wunde kehrt die Thätigkeit des Cambiums allmählig wieder zur normalen zurück. Die erste plötzlich eingetretene Abweichung ist also eine primäre Erscheinung, der gegenüber die übrigen nur secundäre Folgen der Wunde sind. Dieser Unterschied scheint mir für eine spätere physiologische Behandlung des Thema's von prinzipieller Bedeutung. Um ihn gleich bei der anatomischen Beschreibung hervorzuheben, werde ich *die inneren, nach der Verwundung zuerst entstandenen Wundholzschichten, soweit sie den Bau der allerersten noch unverändert beibehalten*, primäres Wundholz nennen, *alle folgenden Schichten* dagegen, als secundäres Wundholz zusammenfassen. Die Anwendung dieser Bezeichnungen bei der anatomischen Darstellung wird übrigens, wie ich hoffe, ihre Zweckmässigkeit darthun.

Betrachten wir nun die innerste Schicht des Wundholzes genauer, so sehen wir, dass ihre Zellen in der nächsten Nähe der Wunde abnormal kurz sind, und zwar ist durchschnittlich jede Zelle um so kürzer, je näher sie der Wunde liegt. In etwas grösserer Entfernung haben alle Zellen die normale Länge, obgleich der Bau des Holzes noch abnormal ist. Dieses giebt mir Ver-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0007-2

anlassung zur Unterscheidung von zwei Zonen im primären Wundholz, eine kurzzellige, der Wunde am nächsten liegende, und eine entferntere langzellige (von normaler Zellenlänge).

Das Gesagte galt für die innerste, primäre Schicht des Wundholzes. Bei Vergleichung der in radialer Richtung auf einander folgenden Schichten findet man nun, dass in der Höhe der langzelligen Zone die Länge der Zellen immer die normale bleibt. In der kurzzelligen Zone nimmt die Zellenlänge, nach der Vernarbung, nach aussen immer zu, bis sie wieder normal geworden ist. Dann aber ist die Grenze des Wundholzes erreicht, indem fernerhin nur noch normales Holz an dieser Stelle gebildet wird. Wir können also die Bezeichnungen des langzelligen und des kurzzelligen Wundholzes auch auf die äusseren secundären Schichten anwenden.

Das Callusmeristem besteht gleich nach seiner Entstehung aus (im Tangentialschnitt betrachtet) isodiametrischen Zellen, das anfangs aus ihm hervorgehende Holz ist also kurzzellig. Die nach und nach entstehenden Schichten weisen aber eine immer grössere Zellenlänge auf, bis endlich die normale Länge und damit die äussere Grenze der Wundholzbildung erreicht wird. Alles aus dem Calluscambium entstandene Wundholz ist also kurzzellig.

Das Callusholz ist dem undifferenzirten Callus gegenüber als secundäre Erscheinung aufzufassen. Dazu kommt, dass seine innersten Schichten in jeder Hinsicht am meisten vom normalen Holzbau abweichen, während die folgenden immer mehr mit diesem übereinstimmen. In dieser wichtigen Eigenschaft stimmt das Callusholz ganz mit dem secundären Wundholz überein. Auch schliesst es sich an dieses ohne jede Grenze an, und es wird daher zweckmässig sein *beide Gewebepartieen unter dem Namen secundäres Wundholz zusammenzufassen.*

Das Mitgetheilte möge zur vorläufigen allgemeinen Orientirung und zum Verständniss der anatomischen Beschreibungen dienen. Diese Beschreibungen selbst habe ich immer möglichst kurz gefasst, um dadurch diejenigen Verhältnisse, welche mir für meinen Zweck die wichtigsten schienen, besser hervorheben zu können. Auch erlaubte der Umfang dieser Arbeit eine bis in's feinste Détail gehende Behandlung aller Versuchsreihen nicht. Ich habe deshalb hier nur beispielsweise einen Fall ausführlich beschrieben, und finde vielleicht später Gelegenheit andere wichtige Fälle in gleicher Weise zu behandeln. Zu dieser ausführlichen Besprechung habe ich einen möglichst schematischen Fall ausgewählt, in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0008-8

welchem keine Callusbildung stattgefunden hatte, und der Bau der nacheinander abgelagerten Wundholzschichten noch kaum eine merkbare Verschiedenheit darbot. Dieser Fall schien mir am meisten geeignet, um den anatomischen Bau der zuerst gebildeten, primären Schicht des Wundholzes klar zu legen, von deren Kenntniss die Behandlung der übrigen Schichten nothwendigerweise ausgehen muss.

Es erübrigt noch, einiges über die benützten Arten und Zweige, sowie über die Ausführung der Versuche selbst mitzutheilen.

Im Ganzen sind etwa fünfzig der bei uns am häufigsten wildwachsenden und cultivirten Laubbäume und Sträucher in die Untersuchung hineingezogen. Dabei wurden gewöhnlich in jeder Versuchsreihe eine oder zwei Arten eingehender studirt, während die übrigen nur vergleichsweise untersucht wurden. Die Untersuchung galt in allen Fällen nur dem Holz; der Bast wurde nur gelegentlich mit berücksichtigt, und ist von den Mittheilungen in dem vorliegenden Aufsatze gänzlich ausgeschlossen. Ich glaube, dass durch die Thatsache, dass sich alle untersuchten Species in der Hauptsache gleich verhielten, die allgemeine Gültigkeit meiner Resultate hinreichend bewiesen wird.

Für die Versuche wurden meist junge Zweige benutzt, da in diesen das Dickenwachsthum am ausgiebigsten ist. Auch aus einem anderen Grunde war ich gezwungen fast ausschliesslich junge Zweige zu benutzen. In jeder Versuchsreihe müssen immer zahlreiche Versuche, jeder mit zahlreichen verschiedenen Arten angestellt werden, weil erstens viele Einzelversuche durch Absterben der Zweige oder aus anderen Gründen verloren gehen, und zweitens, weil nicht jede Art sich für jeden Versuch in solcher Weise eignet, dass die späteren anatomischen Befunde in jeder Hinsicht klar und beweiskräftig sind. Die Zweige, mit denen die Versuche angestellt waren, wurden meist erst im Winter abgeschnitten und untersucht, die radiale Reihenfolge der Holzschichten giebt dabei den Gang der Entwickelung an; in vielen Fällen wurden die Zweige aber auch im Sommer zur Untersuchung junger Gewebe im frischen Zustande eingesammelt.

In diesem Aufsatze erwähne ich nur selbstgemachter einfacher Wunden; sowohl zufällige oder natürliche Verletzungen als die complicirteren Fälle sind von der Besprechung ausgeschlossen. Ich habe oft die Gelegenheit gehabt, solche zu untersuchen und mich überzeugt, dass ihre Wundholzbildungen sich in diesen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0009-6

Fällen nach den für die einfachen Wunden aufgefundenen Principien erklären liess. Ferner erwähne ich nur der Wundholzbildungen, welche in demselben Sommer, in welchem ich die Wunde gemacht hatte, um diese herum abgelagert worden sind; die dickeren Schichten, welche sich um klaffende Wunden im Lauf mehrerer Jahre absetzen, lassen sich leicht erklären, wenn man ihre ersten Anfänge genau kennt. Fast ausnahmslos habe ich meine Verzuchszweige spätestens im ersten, auf den Versuchsanfang folgenden Winter abgeschnitten.

(Fortsetzung folgt.)

Was heisst: rudimentär?

In seinen vielfach anregenden „Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe" (Dorpat 1875) sagt Russow p. 4: „die Stränge der Moose als rudimentäre Leitbündel oder Fibrovasalstränge zu bezeichnen, wie Sachs es thut, erscheint aus phylogenetischem Gesichtspunkt unstatthaft."

Mir war dieser Satz anfangs unverständlich, da ich nicht einsah, was die Bezeichnung „rudimentär" Unrichtiges enthalten sollte. Die Aufklärung fand ich jedoch sofort in den folgenden Zeilen, wo es heisst: „dagegen dürfen wir wohl aus demselben Gesichtspunkte die oben erwähnten Stränge einiger phanerogamer Wasserpflanzen als rudimentäre oder besser reducirte Leitbündel auffassen" u. s. w. Hier wird also das Wort: reducirt nur als ein besserer Ausdruck für „rudimentär" genommen und in diesem Sinne wäre meine oben citirte Ansicht allerdings phylogenetisch unrichtig. Ich kann jedoch nicht dafür, dass rudimentär thatsächlich etwas anderes bedeutet, nämlich nicht: reducirt, sondern etwas von Anfang an Unausgebildetes. Um ganz sicher zu sein, schlage ich das lateinisch deutsche Handwörterbuch von Mühlmann (Leipzig 1871) auf: da seht: rudis bedeutet roh, unausgearbeitet, tropisch genommen: unausgebildet; dem entsprechend heisst rudimentum ein erster Versuch, eine erste Probe.

Ich hätte also in meinem oben citirten Satz auch sagen können, ohne den Sinn zu ändern: die Stränge mancher Laubmoosstämme seien erste Versuche, oder erste Proben von Fibrovasalsträngen oder auch es seien unausgebildete Fibrovasalstränge. Mit dieser Uebersetzung wird Russow gewiss zufrieden sein, da er die fraglichen Objecte (p. 5) für „Urleitbündel" hält, „bei denen es

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03643-0010-7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: 59

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: Ueber Wundholz 2-8